UNTERSUCHUNGEN

ZUR

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELTHIERE

VON

Dr. CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR DER ANATOMIE IN JENA.

ERSTES HEFT.
CARPUS UND TARSUS.

MIT SECHS TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1864.

Vorwort.

Einige umfangreichere Untersuchungen, die ich, zum Theil schon seit längerer Zeit, über theils weniger bekannte, theils in ihren grossen Zusammenhängen nicht näher gewürdigte Organreihen der Wirbelthiere begonnen habe, beabsichtige ich in mehreren Heften zu veröffentlichen, von welchen ich das erste den Fachgenossen hiermit vorlege.

In der dieses Heft füllenden Abhandlung übergebe ich eine Arbeit, welche versuchen soll, eine bis jetzt bestandene, nicht unbedeutende Lücke der vergleichenden Osteologie auszufüllen. Während über alle grösseren Skelettheile nicht bloss in zahlreichen Monographien, sondern auch in grösseren, zusammenfassenden Werken beschreibendes Material und vergleichende Beurtheilungen zahlreich vorliegen, waren Carpus und Tarsus relativ nur gering beachtete Theile und ausser gelegentlichen Beschreibungen dieser Abschnitte und wenigen vergleichenden Bemerkungen, wie wir sie z. B. Owen verdanken, lagen keine belangreichen Vorarbeiten vor. Von Cuvier werden zwar in dessen „Ossemens fossiles" von Reptilien mehrfache, von Säugethieren zahlreiche Beschreibungen vor der Hand- und Fusswurzel gegeben und die Correctheit der schriftlichen wie der bildlichen Darstellung machte das berühmte Werk auch für die genannten Zwecke zu einer wichtigen Fundgrube: allein Amphibien und Vögel sind so gut wie gar nicht berücksichtigt und alle Vergleichungen einfach auf die beim Menschen sich treffenden Einrichtungen bezogen, so dass eigentlich nur die Organisation des Carpus und Tarsus der Säugethiere darin eine strengere vergleichende Beurtheilung erfährt. Aehnlich verhält sich die bekannte Abhandlung von Dugès über die Amphibien, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Erklärungen, ohne Berücksichtigung der Kluft, die gerade zwischen den unge-

schwänzten Amphibien und den Säugethieren besteht, meist ganz willkürlich oder unter unbegründeten Voraussetzungen aus der menschlichen Anatomie entnommen wurden. Die meisten der sehr zahlreichen Osteographen sind diesen Vorgängern entweder einfach gefolgt oder glaubten mit einer Angabe der Anzahl der betreffenden Knochenstücke allen Anforderungen Genüge geleistet zu haben. Bei dieser Sachlage war es für mich nöthig nicht bloss das anatomische Material, welches die letzten 60 Jahre zu Tage gefördert, vergleichend zu benutzen, sondern auch zahlreiche eigene Untersuchungen anzustellen, wobei mir die Berücksichtigung der embryonalen Zustände von grossem Werthe war und in mehr als einem Falle von günstigem Erfolge begleitet wurde. Wie aber die Berücksichtigung der früheren Zustände des Individuums für die Beurtheilung der späteren vom wichtigsten Einflusse ist, so musste auch hier von den einfacheren Zuständen der Organismen zu den complicirteren höheren vorgeschritten werden. Die Untersuchung der bezüglichen Organisation der Amphibien war mir daher unerlässlich und ich glaube dadurch nicht nur das, worin ich mit den Vorgängern übereinstimme, fester begründet, sondern auch die Puncte, in welchen ich von früheren Ansichten abweichen musste, genügend aufgeklärt zu haben. Weshalb ich auch hier die Fische noch ausser Betracht liess, habe ich ausführlich in dem Abschnitt über den Carpus dargelegt.

Meine Aufgabe zerfällt in einen allgemeinen und einen besonderen Theil, beide innig vereinigt. Bezüglich des allgemeinen Theils meiner Aufgabe wollte ich versuchen, ob und wie die bei den höheren Wirbelthieren gegebenen Verhältnisse aus den unteren Formen ableitbar wären, ob gewissermassen gemeinsame Verhältnisse den Einrichtungen aller Classen zu Grunde lägen, und in welcher Art die Modificationen sich verhielten, welche die, die einzelnen Abtheilungen auszeichnenden Einrichtungen bedingten. So sehr auch von vorn herein eine Uebereinstimmung der Einrichtung des Carpus und Tarsus, aus der bei den meisten Wirbelthieren bestehenden äusseren Aehnlichkeit von beiderlei Extremitäten zu bestehen scheint, die vielleicht dem weniger Kundigen grösser sich darstellt als dem mit den Organisationsverhältnissen Vertrauten: so geht doch aus den schon zu Cuvier's Zeit bekannten Thatsachen soviel hervor, dass an den gleichen Abschnitten der Extremitäten verschiedener Wirbelthierclassen ganz gewaltige Veränderungen der specielleren Organisation vorhanden sind. Diese, beim ersten

Blicke höchst abweichenden Verhältnisse aufzuhellen, indem ich sie aus successiven, bald im Individuum bald in niederstehenden Zuständen hervorgegangenen Umwandlungen nachwies, war mir mehr angelegen als eine Zusammenstellung der formenreichen Variationen einzelner bereits erklärter Theile innerhalb engerer Ordnungen. Daher waren auch die Säugethiere relativ am wenigsten berücksichtigt worden. Mit Zugrundelegung der von mir aufgestellten Gesichtspuncte der Beurtheilung wird es Jedem leicht sein auch jene Variationen aus dem ohnehin zur Genüge vorliegenden Materiale auszusuchen und zu verstehen.

Das Speciellere meiner Aufgabe ist dahin gerichtet, neben den Verhältnissen der Zahl und des Volumens der einzelnen Theile das Charakteristische der Verbindungsweise derselben und der Gestaltung hervorzusuchen und es mit niederen und höheren Zuständen des Gesammtorganismus in Einklang zu bringen. Für jede einzelne untersuchte Abtheilung der Wirbelthiere konnten so ziemlich scharf umgrenzte Merkmale aufgestellt werden, aus denen vielleicht auch für die Zoologie — die Paläozoologie mit inbegriffen — noch manche Förderung erwächst. Indem ich nachweisen konnte, dass selbst innerhalb kleinerer Abtheilungen im Carpus — und Tarsusbaue ganz bestimmte Modificationen bestehen, wird es möglich, diese bis jetzt nur wenig zur Beurtheilung des ganzen Organismus verwendeten Abschnitte des Skeletes gründlicher in Betracht zu ziehen und besonders zur Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse grösserer Classen zu benützen. In der Beurtheilung der Extremitäten des schon früher einmal von mir berücksichtigten Compsognathus, sowie der Hand- und Fusswurzel der Protorosauri habe ich versucht, schon jetzt die an den lebenden Amphibien und Reptilien getroffenen Thatsachen für die untergegangenen zu verwerthen und hätte gern gewünscht, Solches in einem grösseren Maasstabe ausführen zu können, da ich der Ueberzeugung bin, dass in den Skeletelementen des Carpus und Tarsus mindestens ebenso charakteristische und für die Beziehungen des Gesammtorganismus zu anderen wie zur Aussenwelt ebenso wichtige Bildungen, wie in den übrigen dem Volum nach ansehnlicheren Theilen des Skeletes sich vorfinden. Leider sind aber viele der paläontologischen Werke bei aller Genauigkeit und Sorgfalt, die auf Beschreibung und Abbildung verwendet ist, für obige Zwecke nicht gut dienlich und es bedürfte auch hier wieder der nur im seltneren Falle durchführbaren Autopsie.

Es zog sich also auch hier eine Grenze, wie sie auf der andern Seite durch die Absicht, alle für die Vergleichung überflüssige Detailbeschreibung zu vermeiden,

sich erhob; die Fasslichkeit wird darunter nicht gelitten haben. Zudem geben die Abbildungen, welche der geehrte Herr Verleger beizugeben gestattet hat, auch dem mit den Objecten nicht unmittelbar Vertrauten die nöthigen Unterlagen der Anschauung.

So glaube ich nicht nur durch die vorstehende, wenn auch in gar vielen Stücken noch lückenhafte Untersuchung die Erkenntniss der Organisation der Wirbelthiere um Einiges zu fördern, sondern hoffe auch Anregung zu geben für das Verständniss allmählichen Werdens, durch welches allein die vergleichende Anatomie ihre wissenschaftliche Bedeutung empfängt.

Jena, im Mai 1864.

C. Gegenbaur.

Inhalt.

Erster Abschnitt.

Zweiter Abschnitt.

Dritter Abschnitt.

Erster Abschnitt.

Vom Carpus.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung des Handwurzelskelets müsste, wie jede ähnliche Arbeit, der herrschenden Meinung gemäss mit der die niederste Stufe der Wirbelthiere einnehmenden Classe der Fische beginnen, hier die Ausgangspuncte suchen, von denen zu den höheren Formen vorzuschreiten wäre, und somit in den niedersten Organisationszuständen eine feste Basis für die Beurtheilung des Weitergebildeten gewinnen. Von vornherein halte auch ich die Behandlung vergleichend osteologischer Gegenstände nach jener Auffassung für vollkommen richtig und wünschenswerth, aber eine sorgfältige Erwägung der Sachlage hat mich belehrt, dass es für jetzt nicht möglich ist in der Classe der Fische die Grundlagen für die Vergleichung des Extremitätenskelets der Wirbelthiere aufzufinden. Wenn es auch möglich war die diesseits des Carpus gelegenen Abschnitte der Vorderextremität der Fische auf ihre Homologa bei den übrigen Wirbelthieren zurückzuführen, wie aus der gründlichen Arbeit Mettenheimer's*) hervorgeht, so widerstrebt gerade der als Carpus anzusehende Abschnitt an der Hand der Fische jeder specielleren Deutung seiner einzelnen Theile, ebenso wie die Theile der Mittelhand und der jenseits derselben liegenden Flossengebilde. Der Umstand, dass bei den Knochenfischen und Ganoiden eine einzige Reihe von Knochen als Carpus angesehen werden kann, verbietet diese Stücke mit dem mehrreihigen Carpus der Wirbelthiere in engeren Zusammenhang zu bringen, sowie auf der andern Seite der vielgliedrige Carpus bei Selachiern (Rajidae) und Dipnois durch das Uebermaass der an ihm hintereinander gefügten Stücke jede speciellere Vergleichung unmöglich macht. Wir müssen uns somit begnügen bei den Fischen einen Abschnitt der Extremität zu kennen, der dem Carpus der übrigen Vertebraten in toto entsprechen mag, der aber in seinem

*) Disquisitiones anatomico-comparativae de membro piscium pectorali institutae in Museo regio Berolinensi. Berolini 1847. 4.

engeren Verhalten eine Vergleichung der Einzelstücke für jetzt wenigstens als unzulässig erachten lässt. Auch darin bietet sich bei den Fischen, jedenfalls unter den Knochenfischen, eine Erscheinung dar, die uns diese Abtheilung als eine von den übrigen Wirbelthieren weiter entfernte zu erkennen giebt, indem sie uns das Vergebliche der Bemühung zeigt, die Vergleichung bis auf die kleinere Ausführung der Theile fortzusetzen. Es fehlen eben die Zwischenformen, durch welche die Fische mit den übrigen Wirbelthieren verbunden sind.

Da es aber sicherlich besser ist, Dinge die noch ganz ausserhalb des Bereiches der Vergleichung liegen, Verhältnisse, für welche bis jetzt noch gar keine engere Verbindung mit den übrigen Vertebraten nachweisbar ist, gar nicht in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, als durch mehr künstliche als natürliche Erklärungsversuche der Natur Gewalt anzuthun, durfte ich auch zu dieser Untersuchung die Fische nicht herbeiziehen. Mögen also spätere Forschungen das bis jetzt noch Fremdartige des als Carpus angesehenen Abschnittes der vorderen Extremität der Fische, durch Nachweis von Zwischengliedern morphologisch verständlich machen, Forschungen die eher auf dem Gebiete der Palaeontologie, als durch Untersuchung lebender Formen gefördert werden möchten *).

---

*) Anmerkung. Die Zusammensetzung des Skelets der gesammten vorderen Extremität bietet bekanntlich bei den Teleostiern und Ganoiden so viele Eigenthümlichkeiten dar, dass sich dadurch gegen alle übrigen Wirbelthiere eine viel tiefere Kluft ergiebt, als die ist, welche zwischen den einzelnen Abtheilungen der letzteren sich findet. Es erscheint mir selbst das gänzliche Fehlen oder die rudimentäre Bildung der Extremitäten in einzelnen Gruppen nicht so sehr wichtig, als die sonderbaren Verbindungsweisen und Anfügungen der einzelnen Stücke am Schultergürtel. Selbst wenn man zugiebt, dass alle jene Skelettheile in der Weise wie es z. B. von Mettenheimer geschah, gedeutet werden dürfen, bleibt soviel des Eigenthümlichen übrig, dass an einen Uebergang in die Verhältnisse der höheren Organismen kaum gedacht werden kann. Für die Beurtheilung der Extremitätengebilde genannter Fische sind nach meiner Meinung zwei Gesichtspuncte denkbar. Erstlich könnte man sie einfach als niedere Bildungen ansehen, von denen die höheren sich ableiteten; zweitens können sie als Zustände betrachtet werden die, von einfacheren ausgegangen, in complicirtere zwar, allein nicht weiter sich fortsetzende, übergegangen wären. Prüfen wir diese beiden Auffassungsweisen näher. Im ersten Falle würden die genannten Gebilde gewissermassen als embryonalen Zuständen analog zu betrachten sein. Sie müssten denn die Charaktere der Biegsamkeit an sich tragen, einfachere Verhältnisse bieten, als die entsprechenden Theile der höheren Thiere. Davon ist aber keine Spur vorhanden. Die dem Armskelet entsprechenden Theile sind um vieles mehr complicirt als bei den übrigen Wirbelthieren, die Verbindungen völlig abweichend. Auf die Verhältnisse des Radius, der so oft in grosser Ausdehnung mit der Clavicula verbunden ist, auf jene der Ulna die als platter Knochen ebenfalls der Clavicula angefügt ist, aufmerksam zu machen, bedarf es wohl nicht. Da ist nichts was unentschieden wäre, was das Armskelet nur vorbildete. Alles ist vielmehr in starre Formen, in feste Beziehungen getreten. Damit ergiebt sich denn die zweite Auffassung von selbst als die richtigere; eine dritte ist unmöglich. Die

So mag also die Darlegung meiner Untersuchungen über den Carpus sogleich mit den Amphibien beginnen, von welchen ich zuerst die Urodelen vorführe, da bei diesen sich solche Verhältnisse finden, die für die ganze Lehre vom Baue des Carpus von grosser Wichtigkeit sind. Da mir aber die Entwickelung des Carpus nur bei den Salamandrinen zugänglich war, aus der Entwickelung jedoch gar Manches für das Verständniss des Carpus anderer Amphibien Erspriessliche hervorgeht, so muss ich die Salamandrinen den Perennibranchiaten und Derotremen vorgehen lassen.

Vom Carpus der Salamandrinen finden sich durch Cuvier *) ausführlichere Beschreibungen gegeben, welche wahrscheinlich den nicht speciell genannten gefleckten Landsalamander zum Objecte hatten. Bis auf Unbedeutendes finde ich die Cuvier'schen Angaben zutreffend. Ebenso genau sind die Angaben von Dugès über Triton marmoratus. Man zählt am Carpus erwachsener Exemplare vom Salamander sieben Stücke, von denen fünf aus verkalkten platten Knorpeln bestehen, an denen nur die Ränder noch unverändert knorpelig zu treffen sind, indess im Innern vielfach fetttropfenhaltige Zellen einen Markraum ausfüllen. Der grösste dieser Knochen entspricht der Ulna, und nimmt auch noch die Hälfte des distalen Endes des Radius auf. (Taf. I. Fig. 2. *ul.*) Am radialen Rande dieses Carpusstückes schliesst sich ein viel kleineres nur mit einem unansehnlichen central gelagerten Knochenkerne versehenes knorpeliges Stück (*r*) an, welches gegen den Metacarpus zu ein zweites noch kleineres, ähnlich beschaffenes Knorpelstückchen (^{2}) trägt. Ulnarwärts von diesem trifft man ein fast die Mitte des Carpus einnehmendes verkalktes Stück (*c*), welches zum Theil von den schon beschriebenen Stücken, zum Theil von den drei noch übrigen begrenzt wird. Die letztern bieten die Anfügestellen für die vier Metacarpusstücke. An das, von dem Ulnarrande aus gerechnet, erste Stück fügt sich das vierte Metacarpale, das dritte an das zweite, und das erste und zweite ist

---

vordere Extremität der Fische scheint in der Form wie wir sie kennen durch eine Reihe von Umbildungen entstanden zu sein, die von einer auch in die übrigen Wirbelthiere (zunächst Amphibien) sich fortsetzenden einfacheren, oder Grundform, ausging, aber allmählich sich von dieser Grundform viel weiter verlor als die Extremitäten der übrigen Wirbelthiere, welche unter sich in der Extremitätenbildung mehr gemeinsames besitzen als mit den Fischen, und, in den unteren Classen wenigstens, in der ganzen Anlage des Extremitätenskelets, durch grössere Einfachheit ausgezeichnet sind. Dass mit dieser Auffassung auch die anatomischen Verhältnisse der übrigen Organisation zusammenstimmen, ist nicht sehr schwer zu erkennen.

*) Ossemens fossiles. Ed. IV. vol. X. p. 324. — In der Abbildung die Cuvier auf Pl. 254 in Fig. 15 vom Vorderarm des „Wassersalamanders" (Salamandre aquatique) gegeben hat, finden sich nicht unbedeutende Abweichungen von der citirten Beschreibung, bei welcher sich übrigens nicht auf die Figur speciell bezogen wird.

am ersten Carpusstücke dieser Reihe befestigt, welches zu diesem Behufe zwei in einem Winkel zusammenstossende Gelenkflächen besitzt.

Da bei den Amphibien mit vierfingrigen Vorderextremitäten der innerste Finger oder Daumen verkümmert und schwindet — wie das bei den ungeschwänzten Amphibien sich erweisen lässt — so ist es der zweite und dritte Metacarpusknochen, den wir an einem einzigen Carpalstücke befestigt finden, während der 4. und 5. sein eigenes Carpusstück besitzt. Darin muss ich von Cuvier's Angaben abweichen, dass — beim erwachsenen Thiere — jedes Metacarpusstück seinen Carpusknochen besitze, in welchem Falle das zweite Knorpelstück an der Radialseite des Carpus den Träger fürdas zweite *) Metacarpale abgeben würde, der mit einer ganz kleinen Parthie seines Basalknorpels es allerdings berühren kann. Bei alledem ist Cuvier's Angabe nicht ganz unrichtig, denn bei ganz jungen Larven (Taf. I. Fig. 1) ist das zweite Metacarpusstück (II) jenem ersten knorpeligen Carpusstücke (2) angefügt, und es ist leicht möglich, dass ein solches Verhalten persistiren kann.

Es ist ersichtlich, dass nach dem Geschilderten eine Anordnung der Handwurzelstücke in Querreihen, und zwar ganz speciell in drei aufeinander folgende, wie solches manchmal sich angegeben findet, in keiner andern Weise erkannt werden kann, als wenn man offenbar zusammengehörige in Eine Reihe zu rechnende Stücke, wie z. B. jene drei, welche die Metacarpusknochen tragen, als mehreren Reihen angehörig ansieht, was doch durchaus unstatthaft ist. Zudem ist mit einer solchen Vertheilung für die Deutung, für die eigentliche Erklärung der einzelnen Stücke gar nichts geleistet, da ja damit nicht nachgewiesen wird, wie die den Reptilien und Säugethieren zukommenden Carpusbildungen, die von jener vermeinten dreireihigen Anordnung so sehr abweichen, daraus hervorgehen. Lassen wir also zunächst jegliche Beurtheilung der Reihenbildung zur Seite, und nicht minder jegliche in weitem Sprunge von dem Säugethiercarpus entlehnte Deutung, die uns, wie das durch Stannius **) geschah, den inmitten der übrigen Carpusstücke liegenden Knochen als Os lunatum bezeichnen liesse; oder den diese Verhältnisse unter allen Autoren sonst am richtigsten beurtheilenden Dugès ***) dazu brachte, in dem inmitten aller übrigen gelegenen Knochen das Pisiforme zu vermuthen, und das Hamatum in einem Knochen zu suchen der nur einen einzigen Finger trägt. Suchen

---

*) Anmerkung. Bei der Bezeichnung der Metacarpusknochen will ich fortan jeden mit der ihn bei der fünffingrigen Hand treffenden von der Radialseite aus gezählten Ziffer belegen, so dass also bei den vierfingrigen Amphibien der erste Metacarpusknochen als zweiter u. s. f. aufgeführt werden soll.

**) Zootomie der Amphibien pag. 81.

***) Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. pag. 166.

wir vielmehr vor Allem die realen Verhältnisse genauer und in grösserem Kreise als das bisher geschah festzustellen. In dieser Beziehung bietet der Carpus neugeborner Larven manchen interessanten Aufschluss. (Vergleiche Taf. I. Fig. 1.) Alle Stücke sind in diesem Stadium zwar vollständig differenzirt, allein noch durchaus knorpelig. Das distale Ende des Radius (*R*) ist im Vergleiche mit späteren Stadien etwas breiter, in einen griffelförmigen Fortsatz am äusseren Rande ausgezogen. Statt der zwei Knochen beim Erwachsenen fügen sich drei einzelne Stücke an den Vorderarm an. Einer (*r*) entspricht dem Radius, verbindet sich mit einem Theile von dessen Endfläche, und ist im Carpus des erwachsenen Thieres das nur mit einem kleinen Knochenkern versehene radiale Stück. An der Stelle des sowohl der Ulna als auch dem Radius sich anfügenden, grösseren Stückes, sind bei der Larve zwei völlig discrete Knorpel vorhanden, von denen der eine grössere (*i*), beiden Vorderarmknochen correspondirende, an seiner ulnaren Seite eine Concavität besitzt, in welche der kleinere, am ulnaren Rande des Carpus gelegene (*u*) und mit einem kleinen Theile der Ulna verbundene Knorpel eingreift. Die Grenzmarke zwischen diesen beiden Knorpeln ist schmaler, unansehnlicher, als die zwischen den übrigen, aber es lässt sich dennoch die Selbständigkeit beider Stücke zweifellos darthun, und eine Trennung kann leicht zu Stande gebracht werden. Während in späteren Zuständen die Grenze zwischen beiden Knorpeln aufhört und eine völlige Verschmelzung beider selbst noch vor der Verkalkung auftritt, so ist in früheren Stadien, z. B. bei Embryen, deren Dottersack noch einen beträchtlichen Umfang besitzt, eine bedeutendere Selbständigkeit zu erkennen. Es verhalten sich die drei Stücke dann so, dass je eines der beiden äusseren einem der Vorderarmknochen entspricht, in vollständigem und genauem Anschlusse an das Ende derselben, während das mittlere, von dem wir bei Larven schon einen Anschluss an das ulnare Stück sahen, in unentschiedenen Beziehungen zu beiden sich findet. Es hat eine langgestreckte Gestalt und ragt fast zur Hälfte zwischen die in jenem Entwickelungsstadium mit ihren distalen Enden divergirenden Stücke des Vorderarmskelets. Das Verhalten dieses Stückes wie überhaupt der drei an den Vorderarm sich anschliessenden ist so ganz ähnlich den Zuständen des Tarsus auf derselben Entwickelungsstufe, dass ich in dieser Hinsicht auf die vom Tarsus eines Salamanderembryon gegebene Abbildung (Taf. IV. Fig. 1) verweisen darf. Es geht aus Obigem zur Genüge hervor, dass ursprünglich drei vollkommen selbständige Knorpel- oder Skeletstücke eine erste Reihe im Carpus bilden, und dass zwei dieser Knorpel sich später zu einem Stücke verbinden. Die im Verlaufe meiner Untersuchungen über den Carpus gemachten Erfahrungen lassen mich auf jene Thatsache grosses Gewicht legen und der Umstand, dass wir jenen drei Stücken noch öfter begegnen und sie vielfach ganz selbständig bleiben sehen, mag recht-

fertigen, wenn ich sie jetzt schon mit besonderen Benennungen unterscheide. Das an den Radius gereihte Stück mag Os carpi radiale, das der Ulna entsprechende: Os carpi ulnare, das zwischen beiden und sogar theilweise noch zwischen Radius und Ulna gelagerte mag Os carpi intermedium heissen. Die so auffallende Beziehung des Intermedium zu den Vorderarmknochen schwindet sehr bald; bei den oben erwähnten Larven springt es nur wenig in den an der Vereinigungsstelle von Radius und Ulna gelegenen Winkel vor, bei halberwachsenen Thieren ist selbst von diesem Verhalten kaum eine Andeutung erhalten, woraus zu ersehen, dass im Verlaufe der Entwickelung auch in den Verhältnissen von Radius und Ulna nicht unbedeutende Veränderungen vor sich gehen.

Die Verschmelzung des Intermedium mit dem Ulnare findet sich auch bei Tritonen vor, wenigstens bei Triton taeniatus, deren Carpus durch ein im Vergleiche zu den übrigen, zum Unterschiede von Salamandra maculosa völlig verkalkten Knorpelstücken, sehr grosses Intermedio-ulnare besitzt (Fig. 7. *ui*). Das Radiale ist wie bei Salamandra discret, verfällt aber beim Erwachsenen der Verkalkung. Bei Tr. taeniatus verschmilzt es mit dem ersten radialen Stück der folgenden Reihe (Fig. 7. 2). Bei Triton Wurfbainii, dessen Carpusstücke gleichfalls völlig verkalken, während sie bei Triton palmatus zum grossen Theile knorpelig bleiben, ist das Intermedium mit dem Ulnare längere Zeit hindurch so eng verbunden, dass man beide an trockenen Präparaten für einen einzigen Knochen halten möchte; am frischen Objecte ist das Getrenntsein beider leicht zu erweisen; sobald man mit der Präparirnadel die Verbindung zu lösen sucht. Wenn sie jedoch noch nicht zu einem Ganzen verbunden sind, so deutet doch die ganz enge Aneinanderlagerung das bei den anderen Arten erfolgreichere Bestreben der Verschmelzung an, welche letztere auch wirklich noch eintritt. Bei einer grösseren Anzahl ausgewachsener Exemplare habe ich ein Intermedio-ulnare gesehen, an dem keine Spur einer Trennung wahrzunehmen war. Auch bei Tr. palmatus ist ein Intermedio-ulnare vorhanden, ja dieses verwächst sogar zuweilen mit dem mittleren, centralen Stücke, welches ich seiner Lagerung wegen als Os centrale carpi bezeichnen will. Dieses bei alleiniger Berücksichtigung des menschlichen Carpus ganz unverständliche Stück, von dem Dugès*) sagt, dass es ein Knochen sei, der am meisten seine gewöhnlichen Beziehungen verloren habe, wenn man nicht in ihm das Pisiforme erkennen wolle, zeigt uns am deutlichsten die Nothwendigkeit einer objectiven Auffassung. Stannius vergleicht es, wie schon erwähnt, dem Lunatum, wobei er freilich die Gründe verschweigt. Dass weder an ein Pisiforme noch an ein Lunatum gedacht werden kann, scheint auf der Hand zu liegen, und ebenso ist zweifellos, dass der

*) op. cit. p. 166.

indifferentere Name unter diesen Umständen vorzuziehen. Die Beziehungen des Centrale sind bei Salmandra wie bei Triton die gleichen: es wird ringsum von allen übrigen Carpusknochen begrenzt, nur das Ulnare macht bei Salamandralarven davon eine Ausnahme, indem es durch das da bestehende Intermedium davon abgeschlossen ist. Bei Triton Wurfbainii wird das Centrale noch an einer kleinen Stelle vom Ulnare berührt.

Bezüglich der noch übrigen vier Carpusknochen gelten die für Salamandra erwähnten Verhältnisse auch für die Tritonen. Doch ist bei Tr. Wurfbainii das Metacarpale II mit dem an der Radialseite gelegenen Stücke, welches auf das Radiale folgt in Beziehung, was bei allen Tritonlarven noch viel ausgesprochener ist. Aus diesem Umstande, dass in früheren Entwickelungsstadien das Metacarpale II an ein besonderes Carpusstück angefügt ist (wie auch das Metacarpale III sein eigenes Stück besitzt) und erst im Laufe der Entwickelung seine Beziehungen zum Carpus ändert, möchte ich den Schluss ziehen, dass jenes Carpusstück nicht einem sonst den Daumen tragenden Trapezium (Multangulum majus) entsprechen kann, wie das Dugès aufstellt, sondern ein dem zweiten Metacarpale ursprünglich zugetheilter, also etwa mit dem Trapezoideum (Multangul. minus), wenn man will, übereinkommender Knochen ist.

Es ergiebt sich also die Beziehung des Metacarpale II und III zum Carpus als eine secundäre, nicht ursprünglich vorhandene, und dadurch entstanden, dass das Metacarpale II von seinem Carpusstücke sich allmählich entfernt, und endlich mit dem Metacarpale III gemeinsam von einem von vornherein diesem letzteren angehörigen Carpusstücke getragen wird. Jedem der vier Metacarpusstücke kommt also bei den Salamandrinen ein gesondertes Stück des Carpus zu, und so verstehen sich diese vier Stücke als Metacarpusträger, durch welche die Beziehungen der Hand zum oberen Carpusabschnitt ebenso vermittelt werden wie die des Vorderarmes zum unteren Carpustheile durch Radiale, Ulnare und Intermedium.

Wenn ich oben gezeigt habe, dass das zweite Metacarpale ein später von ihm verlassenes Carpusstück besitzt, welches nicht das Trapezstück sein kann, so ergiebt sich daraus mit Nothwendigkeit, dass auch das zweite jener Carpusstücke nicht dem Trapezoideum entsprechen könne, sowie ferner das dritte kein Capitatum und das vierte und letzte kein Hamatum ist, wie Dugès diese Stücke benannt hat. Auf welche Theile der Handwurzel der Säugethiere sie zurückgeführt, oder richtiger, welche Theile aus ihnen abgeleitet werden können, wird sich im weiteren Verlaufe dieser Mittheilungen ergeben. Vorläufig dürfte es besser sein, auch hier jede vorschnelle Vergleichung ruhen zu lassen und die mit dem Metacarpus in Beziehung stehenden Carpusstücke einstweilen durch indifferentere Namen zu unterscheiden. Sie können vielleicht am einfachsten als Carpalstücke bezeichnet werden,

bei denen ein beigefügter Exponent der Nummer des dazu gehörigen Metacarpusknochen entspricht, und so zugleich diese wichtige Beziehung ausdrückt. Am Carpus der Salamandrinen wird das, von der Radialseite aus gerechnet, erste Stück als Carpale ^{2}, das letzte, am ulnaren Rande gelegene, als Carpale ^{5} zu bezeichnen sein. —

Unter den Perennibranchiaten finde ich bei Siredon in der Carpusbildung die grösste Aehnlichkeit mit den Salamandrinen. Der Carpus (Taf. I. Fig. 3) ist im Ganzen flach, besteht aus einzelnen, mosaikartig an einander gelagerten Knorpelstücken, an denen keine Spur einer Verkalkung wahrzunehmen ist *). Alle Knorpelstücke sind platt und gleichmässig dicht an einander gefügt. An den Vorderarm stossen drei gesonderte Stücke. Ulnare und Radiale von gleich grossem Umfange fassen ein viel beträchtlicheres Intermedium zwischen sich, welches in einem von den distalen Endflächen von Ulna und Radius gebildeten Winkel vorspringt und so an die Verhältnisse erinnert, die es vorübergehend bei den Salamanderlarven besitzt; das Intermedium verbindet sich mit einer langen Fläche mit dem Centrale und um dieses lagern noch vier Carpalia, die ich wie jene bei den Salamandrinen aufzufassen mich berechtigt glaube, da im Ganzen dieselben Verhältnisse obwalten.

Das Carpale ^{2} trägt einen Theil der Basalfläche des Metacarpale II, welche zum andern Theile an das Metacarpale III angefügt ist. Carpale $^{4\ et\ 5}$ sind ausschliesslich mit je einem Metacarpale verbunden.

Nur wenig verschieden von Siredon ist Menobranchus. Der Carpus (Taf. I. Fig. 4) bleibt gleichfalls vollständig knorpelig und ebenso verhalten sich die Enden von Radius und Ulna und die Basen der Metacarpalien. Ulnare und Intermedium sind inniger mit einander verbunden, als bei den übrigen, so dass an die vorübergehenden Zustände von Salamandra lebhaft erinnert wird. Zwischen beiden tritt ein Blutgefäss hindurch und in der Nähe dieser Stelle ist die Trennung am deutlichsten. Das Intermedium (*i*) grenzt nur an einer ganz kleinen Strecke an die Ulna, nimmt dagegen einen grossen Abschnitt des unteren Endes des Radius auf und stösst mit seinem inneren Rande an das Radiale (*r*). Das Centrale (*c*) ist in einen vom letzteren und dem Intermedium gebildeten, einspringenden Winkel eingebettet und wird nach abwärts oder vorn von 3 Carpalien begrenzt, von denen jedes einem der drei ersten Finger (II. III. IV) entspricht; ein viertes Carpale (5) an das Ulnare und Carpale ^{3} stossend, trägt den vierten Finger. Das zweite ist das breiteste und nimmt noch einen Theil vom ersten Metacarpale auf.

---

*) Anmerkung. Auch an den langen Knochen des Skelets von Siredon, wie bei Proteus, Menobranchus und Menopoma sind grosse Stücke an den Enden vollkommen knorpelig.

Einige geringe Abweichungen von den bisher gegebenen Befunden des Carpus zeigt Menopoma (Taf. I. Fig. 6), bei dem übrigens die Texturverhältnisse der bezüglichen Skelettheile ganz mit denen der aufgeführten Perennibranchiaten übereinstimmen. Ulnare (*u*) und Intermedium (*i*) sind kleiner als bei den übrigen, das letztere ragt zwischen Ulna und Radius ein. Auch das Radiale (*r*) ist unansehnlicher, es gestattet dem Centrale *(c)* bis zum Radius sich emporzustrecken, so dass der letztere an 3 Carpusstücke stösst. Von den 4 unteren Carpalien ist das erste bei grosser Breite des zweiten nur an einer ganz kleinen Stelle mit dem bezüglichen ersten Metacarpalknochen (II) verbunden, von dem der grösste Theil seiner Basalfläche dem Carpale ^{2} (^{3}) mit angefügt ist. Das Carpale ^{2} begrenzt mit dem 3. und 4. den unteren, convexen Rand des Centrale, welches also sehr wechselnde Beziehungen haben kann, bald mehr gegen den inneren Rand des Carpus, bald mehr gegen den äusseren Rand vorrückend. Der gesammte Carpus von Menopoma besitzt eine mehr rhomboïdale Form, indem der Radius weiter vorragt, als die Ulna und diesem Verhalten entsprechend die 4 Metacarpalien in schräger Linie angeordnet sind.

Für Cryptobranchus scheinen nach den neueren Veröffentlichungen *) über den Bau dieses Thieres keine bedeutenden Abweichungen zu bestehen, es ist mir aber nicht möglich, aus den nur allgemein gehaltenen Angaben, wie aus der unbestimmt gehaltenen bildlichen Darstellung des Carpus, die nicht genau unterscheiden lässt, was etwa noch dem Radius oder der Ulna angehört, sichere Anhaltepuncte für eine Deutung zu schöpfen. Radiale, Intermedium und Ulnare sind am wenigsten scharf unterscheidbar, dagegen erkennt man das Centrale und 4 Carpalia, von denen das zweite, breiteste, wie vorhin 2 Metacarpalien trägt.

Die grosse Uebereinstimmung im Baue des Carpus der Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandrinen, wie ich sie bisher darlegen konnte, lässt schliessen, dass auch Cryptobranchus nicht wesentlich abweiche. Dies wird selbst dadurch wohl nur im geringeren Grade beeinträchtigt, dass bei Proteus andere, beim ersten Blicke sehr abweichende Zustände des Carpus gegeben sind. Rusconi **) bildet fünf discrete Stücke ab, von denen Meckel ***) mit Recht vermuthet, dass einer von ihnen nur die knorpelige Epiphyse des Radius sei, indessen die beiden

*) Anmerk. Während in v. Siebold's Fauna japonica Carpus wie Tarsus des Cryptobranchus nur als eine einzige Masse dargestellt sind, haben die neueren Mittheilungen über die Anatomie des Cryptobranchus von F. J. J. Schmidt, G. J. Goddard und J. van der Hoeven Haarlem 1862. 4. genauere Abbildungen gebracht (Taf. II. Fig. 5) und auch kurze Beschreibungen geliefert.

**) Monogr. del Proteo anguino Pavia 1819.

***) Syst. d. vergl. Anat. Bd. II. p. 457.

vorderen der ersten Reihe nur durch künstliche Trennung des dritten entstanden wären. Ich finde den Carpus (Taf. I. Fig. 5) nur aus 3 Stücken gebildet, die wie bei den anderen Perennibranchiaten platt, polygonal gestaltet und völlig knorpelig sind, wie auch die Enden der Vorderarmknochen und die Basen der 3 Metacarpalien ansehnliche Knorpel vorstellen. An Ulna und Radius fügen sich 2 Stücke an, eines quergelagert (u), an beide Vorderarmknochen stossend, das andere (r), der Länge nach gerichtete, nur dem Radius angefügt und an seinem unteren Ende den ersten Metacarpusknochen (II) tragend. Es bildet somit dieses eine Stück den ganzen inneren Rand der Handwurzel. Das dritte Stück (x) setzt sich an die beiden vorerwähnten an und trägt 2 Metacarpalien (III. IV). Die bei allen übrigen geschwänzten Amphibien getroffenen Verhältnisse sind somit in einer auffallenden Weise abgeändert; wie sie mit den anderen in Zusammenhang stehen, ist von vornherein nicht mit Gewissheit zu sagen, denn es ist weder in der Entwickelungsweise des Carpus der Urodelen, noch im fertigen Zustande desselben eine Anordnung der Carpusstücke vorhanden, welche auf die des Proteus sofort bezogen werden kann. Wenn ich dennoch versuche, eine Deutung der letzteren vorzunehmen, so kann es nicht ohne die Erklärung geschehen, dass ich damit keineswegs eine definitive Deutung aufzustellen beanspruche. Die Untersuchung des Carpus von Amphiuma, welches Thier mir nicht zu Gebote stand, vielleicht auch die Auffindung neuer Perennibranchiaten-Formen wird die für jetzt noch bestehende Lücke ausfüllen und an die Stelle einer nicht auf unmittelbare Beobachtungen gestützten Deutung eine fester begründete treten lassen. Wir haben bei der Beurtheilung des Carpus von Proteus auch die Reduction der übrigen Hand in Betracht zu nehmen. Es bestehen 3 Finger, die Metacarpalien von ziemlich gleicher Länge, am ersten, radialen, sind 2 Glieder, am zweiten, mittleren wiederum 2, am ulnaren ist 1 Glied vorhanden. Der mittlere Finger ist der längste. Da gezeigt worden ist, dass jedem Metacarpale ursprünglich ein Carpale entspricht und da es höchst wahrscheinlich ist, dass mit dem Schwinden von Fingern auch die bezüglichen Carpalstücke ihre Selbständigkeit verlieren oder verschwinden, so ist es nicht unwichtig, zunächst auf eine Deutung der Finger einzugehen. In dieser Beziehung bemerke ich, dass die Verkümmerung eines radialen Fingers, die bei einzelnen Urodelen z. B. den Salamandrinen vorkommt, es wahrscheinlich macht, dass, wenn wir fünf Finger für die typische Grundform annehmen, ausser dem auch sonst fehlenden ersten radialen Finger noch der ulnare zu Verluste ging, so dass die 3 vorhandenen den drei mittleren dem 2., 3. und 4. Finger entsprächen. Es müssten also das Carpale ^{2,3,4} vorhanden sein, statt welcher wir nur ein einziges, den mittleren und den ulnaren Finger tragendes Stück antreffen, während der radiale Finger mit einem dem Radiale entsprechenden Carpusstücke verbunden ist.

Dass sich ein Stück der zweiten Reihe mit dem Radiale verbinden kann, ist oben bei Triton erwähnt worden (Vergl. oben S. 6. und Taf. I. Fig. 7. r. 2). Es ist also nicht ohne alle Analogie, dass auch hier ein solcher Vorgang stattgefunden hat und ebenso möchte ich annehmen, dass das andere, eigentliche Stück der zweiten Reihe gleichfalls aus einer Verschmelzung hervorging. Es bleibt somit nur ein einziges, allerdings am schwierigsten zu deutendes Stück, das oben an die Ulna und auch noch an einen Theil des Radius angefügt ist. Dass in ihm das Ulnare und Intermedium, welches schon bei den Tritonen nicht mehr durchgehend getrennt ist, sondern bei manchen als ein einziges Stück erscheint, erkannt werden müsse, scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen. Wie es sich aber mit dem Centrale verhalte, ist mir vollständig dunkel und ich muss es dahin gestellt sein lassen, ob dieses ebenfalls in dem ulnaren Stücke mit aufgegangen ist, oder ob es in allmählicher Rückbildung einfach verschwand. *)

---

*) Anmerkung. Es könnte hier die Frage aufgeworfen werden, ob der einfachere Zustand der Hand bei Proteus nicht als eine niederstehende Einrichtung angesehen werden könnte, aus der die anderen, eine grössere Fingerzahl und reichlichere Carpusstücke besitzenden Formen hervorgegangen wären. Es würde sich so jener Zustand als ein embryonaler ansehen lassen, der mit Hinblick auf den Carpus die später sich trennenden Elemente vereinigt besässe. Diese Auffassung könnte einige Berechtigung haben, wenn durch sie an jene höheren Formen angeknüpft werden könnte, oder wenn sie eine Vermittlung gegen andere niedere Zustände, so z. B. an die bei Fischen gegebene, bildete. Es trifft sich aber keines von beiden. Dagegen steht ihr die Thatsache entgegen, dass das Vorkommen grösserer Summen von Einzelnstücken am Skelete ein Characteristicum niederer Zustände ist. Wir sehen, wenn wir gerade speciell die Entwickelungsverhältnisse der Hand- oder Fusswurzel betrachten, wie Veränderungen der Zahl der Stücke immer nur Verminderungen sind, die durch Verschmelzung mehrerer untereinander zu Stande kommen und es besteht kein einziger Fall, in welchem schon selbständig praeformirte Stücke sich wiederum theilten. (Dass ich jene Fälle, in welchen durch das Auftreten mehrerer Knochenkerne in einem einzigen Knorpelstücke scheinbar eine Mehrzahl von Skelettheilen aus einer Anlage hervorgeht, nicht hier in Anschlag bringen darf, ist selbstverständlich. Sie müssen von einem ganz anderen Gesichtspunct aus beurtheilt werden). Somit dürfte auch hier die geringe Zahl der Stücke viel eher aus einer Rückbildung hervorgegangen sein, als aus einer noch nicht stattgefundenen Differenzirung. Auch das Verhalten der übrigen Handtheile stimmt damit überein. Es ist unverkennbar, dass der Metacarpus wie die Phalangen bei Proteus mit den gleichen Theilen einer vollständigen Hand übereinstimmen. Wir können sie nur auf solche, nicht aber auf niedere Zustände, wie sie bei den Fischen vorkommen, beziehen, und es ist viel naturgemässer, dass eine geringere Fingerzahl aus einer grösseren, durch Verkümmerung und Schwinden einzelner sich ableitet, als dass die Minderzahl, weil sie für sich eine einfachere Bildung vorstellt, zugleich einem niederen Zustand entspricht, aus dem sich erst ein durch eine Mehrzahl von Fingern charakterisirter herausbildete. Alle diese Erwägungen führen uns dahin, die Extremitäten von Proteus als rückgebildete anzusehen. Es sind derartige Fragen und ihre Erörterungen von der grössten Wichtigkeit für die Auffassung

Der Carpus der ungeschwänzten Amphibien wurde in seinen einzelnen Theilen zuerst durch Dugès'*) Untersuchungen genauer bekannt, denn die Darstellungen Cuvier's**) beschränken sich auf ganz kurze Angaben und auch das was Meckel***) angiebt, reicht an Vollständigkeit lange nicht an die vom erstgenannten Forscher gegebene Schilderung. Von den übrigen Autoren vor Dugès verdient nur Martens†) noch besondere Beachtung, da dieser zwar eine ganz kurze Beschreibung aber eine in manchen Stücken ganz treffende Deutung giebt. Wenn ich nun zwar den von Dugès dargelegten Thatbestand in allem Wesentlichen anerkenne, so kann ich in keiner Weise mit den von ihm vorgenommenen Deutungen einverstanden sein. Es geht auch Dugès von der vorgefassten Meinung aus, im Carpalskelet der Amphibien die Repräsentanten der Knochen des menschlichen Carpus sofort erkennen zu können, und zu dieser Vergleichung hält er Pelobates für vorzüglich geeignet. Ich erachte es hier wieder für richtiger, erst die Anschlüsse an die geschwänzten Amphibien herzustellen. Pelobates und Bombinator bieten die grössere Zahl von Carpusstücken, Rana und Bufo eine geringere. Da bei den Salamandrinen eine Verminderung der Stücke aus nachgewiesenen Verschmelzungen einzelner abgeleitet werden konnte, ist es zweckmässiger, Pelobates und Bombinator hier den Fröschen und Kröten vorangehen zu lassen.

Den beiden Knochen des Vorderarmes entsprechen bei Pelobates und Bombinator zwei knorpelig bleibende (im Alter nur durch Verkalkung veränderte) Carpusstücke (Taf. I. Fig. 8. *u. r.*), von denen das Ulnare von Dugès als „Pyramidale", das Radiale als „Semilunaire" angesehen worden ist. Beide sind ziemlich von gleicher Grösse und stossen mit einer ansehnlichen Fläche aneinander. Sie stellen die Knochen der ersten Reihe vor. In welcher Weise wir sie den Salamandrinen gegenüber zu deuten haben, ist schwer zu sagen, da dort drei Stücke vorhanden sind. Das dem Radius angefügte Stück könnte dem Radiale der Salamandrinen, das der Ulna angefügte dem Ulnare entsprechen, wenn ein Intermedium vorhanden wäre. Da letzteres fehlt, auch bei sehr jungen Larven nicht vorhanden

---

der Organisationsverhältnisse, für das eigentliche Verständniss derselben, und wenn sie bis jetzt nur wenig gewürdigt worden sind, so mag daraus hervorgehen, dass man sich um die morphologische Bedeutung der Organe in der Thierreihe eben wenig gekümmert hat und es mag sich dadurch unsere im Vergleiche zur Kenntniss des Einzelnen, thatsächlich Gegebenen noch sehr geringe Erkenntniss der Beziehungen des Einzelnen zu grösseren Organenreihen erklären.

*) op. cit. p. 70.

**) Anat. comp. ed. séc. vol. I. p. 441. und Oss. foss. X. p. 302.

***) Syst. d. vergl. Anat. Bd. II. p. 459.

†) Anatomiae Batrachiorum prodromus. Diss. 8. Halae. 1820.

ist, können wir nicht sagen, ob es, wie allerdings der bei den Salamandrinen gefundene Verschmelzungsvorgang zu berechtigen scheint, schon in der Anlage des Ulnare mit eingeschlossen ist, so dass also letzteres einem Intermedio-ulnare entspräche, oder ob es gar nicht vorhanden, und etwa in jenen Zuständen, aus denen die ungeschwänzten Batrachier sich hervor entwickelten, verloren gegangen sei. So sehr die Analogie der Verschmelzung bei den Salamandrinen sich auch geltend zu machen scheint, so wenig halte ich ihre Annahme für durchaus nothwendig, denn eine andere Thatsache kann für den Ausfall des Intermedium sprechend angesehen werden. Das ist die Verschmelzung der Vorderarmknochen. Es ist oben gezeigt worden, dass das Intermedium ursprünglich sich ebenso zwischen Radius und Ulna einschiebt, wie es zwischen dem Radiale und Ulnare liegt, dass also seine Function zwischen Carpus und Antibrachium getheilt ist. Wo nun durch Verschmelzung von Radius und Ulna einem Intermedium seine Beziehung zu diesen Knochen von vornherein genommen wird, ist es gewiss nicht unwahrscheinlich, dass in der allmählichen Bildung jenes Verschmelzungsprocesses auch der Untergang des Intermediums gegeben ist. Doch ist dies ebenfalls nur eine Annahme und es ist ebenso nicht unwahrscheinlich, dass der Vorgang der Verschmelzung der Vorderarmknochen erst nach der Vereinigung des Intermedium mit dem Ulnare aufgetreten ist. An das Radiale lenkt ein ansehnliches Stück, auf welches bei Bombinator wie bei Pelobates fünf vom Ulnarrand des Carpus gegen den Radialrand zu an Grösse abnehmende Stücke folgen, die, besonders deutlich bei Bombinator, das erstere rings umgeben, bis auf die Fläche, welche dem Radiale angefügt ist. Ich muss zuerst diese fünf Stücke näher vorführen. Das erste, von Dugès als „Crochu“ bezeichnet, ist von der Grösse des Radiale; es liegt breit dem Ulnare an und stösst bei Pelobates noch mit einer kleinen, bei Bombinator mit einer sehr grossen Fläche ans Radiale und trägt bei beiden Thieren den Metacarpusknochen des fünften Fingers. Das zweite kleinere Stück dieser Reihe hat Dugès als „Capitatum,“ das dritte noch kleinere als „Trapézoide“ und das vierte kleinste als „Trapèze“ aufgefasst. Jedes dieser Stücke trägt je einen Metacarpusknochen. Das fünfte, vom ulnaren Rande an gerechnet, wird als „Metacarpe du pouce“ bezeichnet, da dem entsprechend ein letzterem angefügtes bei Pelobates conisch gestaltetes, bei Bombinator sehr kleines, elliptisches und knorpelig bleibendes Stück als Phalange des Daumen angesprochen worden ist.*) Für letztere Annahme, und damit auch Deutung des kleinen Stückes als Metacarpale, ist gar kein Grund vorhanden. Jenes,

*) Anmerkung. Bei Bombinator ist der sogenannte Metacarpus pollicis ein conischer mit einer flachen Vertiefung einem anderen Carpusstücke angefügter Knorpel, an dessen Spitze die gleichfalls knorpelige „Phalanx“ mit einer ebenfalls vertieften Seitenfläche aufsitzt.

vom Radialrand an gerechnet, erste Metacarpusstück des Dugès liegt vollständig im Carpus, sowie die Daumenphalange Dugès' im Metacarpus liegt. Ich sehe daher in der angeblichen Daumenphalange das Rudiment des Metacarpale I, im vorgeblichen Carpalstück des Daumen ein echtes Carpusstück, ganz von demselben Werthe wie die übrigen vier, mit denen es in einer und derselben bogenförmig gekrümmten Reihe sich findet. Nach dieser Auffassung kann natürlich auch den übrigen von Dugès gegebenen Deutungen keine Geltung mehr zugestanden werden. Die Unrichtigkeit dieser Deutungen wird übrigens auch ohne das klar sein, denn das Capitatum trägt bekanntlich das dritte Metacarpale, hier nach Dugès das vierte; und so finden sich auch die übrigen Stücke in ganz anderen Beziehungen als man nach ihren vom menschlichen Carpus hergenommenen Bezeichnungen fordern müsste. Alle fünf, den aus ebensoviel Stücken bestehenden Metacarpus tragenden Carpusstücke, halte ich jenen homolog, die — bei den vierfingrigen Urodelen nur zu vieren vorhanden — den Larven der Salamandrinen zukommen, und bei diesen, wie bei Menobranchus und Siredon dauernd, je ein Mittelhandstück an sich befestigt haben.

Es erübrigt noch, dem zwischen jenen fünf Carpalstücken und dem Radiale gelegenen grösseren Knorpelstücke (*c*) eine Stellung anzuweisen. Bei Bombinator wird es nicht gar schwer, darin das Centrale der Salamandrinen, Perennibranchiaten und Derotremen zu erkennen, denn es wird wie bei den Salamandrinen, fast ganz von den übrigen Carpusstücken umgrenzt, und nur das Ulnare hat diese Beziehung zum Centrale aufgegeben. Bei Pelobates wird es weniger umschlossen und bildet sogar einen Theil des radialen Carpusrandes, was vielleicht Dugès veranlasste, es als „Scaphoïde" zu erklären.

Bei Rana (R. temp. und escul.) verhalten sich Radiale und Ulnare wie bei den vorher erwähnten Gattungen, sie bilden die erste Reihe (Taf. I. Fig. 8. *u. r.*), welcher Meckel noch das von mir dem Centrale der Urodelen entsprechend gehaltene beizählt. Diese Auffassung ist insofern für Rana irrig, als hier das Centrale nie mit den Vorderarmknochen zusammenstösst, dagegen passt sie für Bufo, wo wirklich drei Knochen mit dem Antibrachium verbunden sind (Taf. I. Fig. 11. *u. r. c.*). Das bei Bombinator vom Vorderarm noch ganz entfernte, bei Pelobates und Rana durch Verschmelzung des Radiale dem Radius näher gerückte Centrale setzt sich bei Bufo (B. variabilis und cinereus) in eine den Radiusabschnitt des Vorderarms erreichende Verlängerung fort und trägt dort noch eine dem Antibrachium zugewandte Gelenkfläche, Dadurch ist die Deutung dieses Knochens an sich sehr erschwert, und nur die Kenntniss der ganzen Reihe liefert eine sichere Basis zur Beurtheilung. Auch Pseudes besitzt das Centrale vom Antibrachium entfernt, so dass nur Radiale und Ulnare die erste Reihe bilden. Zur Aufnahme eines

Fortsatzes des den inneren Carpusrand mit bildenden Centrale ist das Radiale mit einem tiefen Einschnitte versehen. Aehnlich verhält sich Phryniscus (Ph. cruciger), nur dass hier das Centrale noch weiter gegen die Ulna zu am Ulnare sich mit einem Fortsatze emporschiebt, ohne aber die Ulna zu erreichen.

Man könnte hier eine der meinigen entgegengesetzte Reihe der Schlussfolgerung aufstellen und sagen: da sich bei Bufo drei Knochen in der ersten Reihe dem Vorderarm angefügt vorfinden, ist es naturgemässer diese drei den drei der primitiven Handbildung der geschwänzten Amphibien zukommenden zu vergleichen, und in ihnen Radiale, Intermedium und Ulnare gegeben finden; dann wäre bei Bombinator u. Pelobates das Radiale als aus der Reihe gerückt zu betrachten, und somit für dasselbe nicht weniger verlangt als von mir für das Centrale bei Bufo. So bestechend für den ersten Augenblick diese Auffassung auch sein mag, um so mehr als sie das Verhältniss des von mir für die ungeschwänzten Amphibien zweifelhaft gelassenen Intermedium aufzuklären scheint, so wenig kann ich sie für die correctere halten. Ich habe drei sehr wichtige Bedenken dagegen. Erstlich würde durch die Adoptirung jener Auffassung die offenbar ganz richtige Deutung der übrigen Handwurzelstücke eine andere, und das mit der Handwurzelbildung der geschwänzten Amphibien Uebereinstimmende würde vollständig aufgelöst, das Centrale der letzteren müsste hier als fehlend angesehen werden, wogegen ein durch die Verhältnisse der Vorderarmknochen viel eher als fehlend anzunehmender Knochen, das Intermedium, als vorhanden erklärt würde. Zweitens ist gegen jene Auffassung einzuwenden, dass der bei Bufo scheinbar als Radiale sich darstellende Knochen, das eigentliche Centrale, bei Bombinator wie bei Pelobates das Carpale[1] trägt, sowie auch die übrigen Carpalia sich angefügt hat, welche Function noch in keinem Falle beim Radiale gefunden worden ist. Endlich möchte ich noch als dritten Grund, und bedeutendsten, die Entwickelung geltend machen, welche nachweist, dass jenes fragliche Radiale ursprünglich vom Vorderarme (resp. Radius) ganz getrennt ist, und erst allmählich dieses sein an Bombinator und Pelobates sich anschliessendes Verhalten aufgiebt, indem es sich an die Aussenseite des eigentlichen Radiale legt und an diesem zum Vorderarme emporwächst. Ich bin der Meinung, dass dieser letzte positive Grund, dem die anderen theoretischen Erwägungen stützend zur Seite stehen, die Bedeutung des fraglichen Knochens als Centrale sattsam feststellen wird.

Nach dem bei Pelobates und Bombinator im Anschlusse an die geschwänzten Amphibien für die übrigen Stücke des Carpus Erörterten ergiebt sich die Erklärung derselben Theile auch für Rana und Bufo sehr leicht. Es sind drei Stücke die vom Ulnarrand gegen den Radialrand an Grösse abnehmen. Das, vom Ulnarrand an gerechnet, erste Stück ist das ansehnlichste (Fig. 9, $^{5,\ 4,\ 3,\ 2,\ 1.}$), Cu-

vier legt ihm keine besondere Deutung zu. Martens erklärt ihn, wie später ersichtlich sein wird, ganz richtig dem Hamatum und Capitatum entsprechend, während ihn Dugès aus jenen beiden letztgenannten Knochen und dem Multangulum minus entstanden sich denkt. Da er auf drei gelenkkopfartigen Vorsprüngen drei Metacarpusknochen trägt, will ich ihn einfach als aus drei Carpalien, dem Carpale $^{3-5}$ entstanden ansehen. Bei jungen Exemplaren, oder noch deutlicher bei Larven von Bufo ist der das Metacarpale III tragende Theil dieses grossen quer im Carpus liegenden Knochen ein gegen die übrige Masse durch eine ringförmige Einschnürung abgegrenztes Stück, welches auf senkrechtem Durchschnitte seine Trennung noch deutlicher zeigt. Bei Larven von Rana habe ich solches nicht beobachten können, hier ist das Einheitliche des Stückes schon bei der frühesten Sonderung des Carpus gegeben. Bei Phryniscus dagegen entspricht das grosse Stück nur zwei Carpalien, trägt auch nur zwei Mittelhandknochen und ihm folgt radialwärts ein kleiner rundlicher Knochen (Taf. I. Fig. 10, 3), an den das dritte Metacarpale gereiht ist. Hier ist aber derselbe Theil ein discreter Knochen, der bei Larven von Bufo nur durch eine ringförmige Furche vom Hauptstücke abgesetzt war.

Auf das grosse Stück folgt ein kleineres dem das Metacarpale II angefügt ist, es entspricht den „Trapèze" von Dugès und ist mir Carpale ^{2}, während ich als Carpale ^{1} ein noch kleineres, bei Kröten zuweilen vermisstes, bei Rana und bei Phryniscus aber leicht darstellbares und häufig ganz knorpelig bleibendes Stück bezeichne, welches das Rudiment des Metacarpale I trägt.

Dieses Carpale ^{1} ist dasselbe, welches Dugès bei Rana wie bei Pelobates als Metacarpe du pouce bezeichnete. Bei jungen Exemplaren von Rana ist es nur ein ganz unansehnliches, beim Skeletiren der Hand leicht mit den Weichtheilen sich entfernendes Stückchen. Verhältnissmässig ansehnlich ist es in der von Cuvier von der Hand eines amerikanischen Frosches gegebenen Abbildung *). Das hieran angefügte Metacarpale des Daumen — nach Dugès Phalange des Daumen — kann ich bei unsern einheimischen Fröschen nie so beträchtlich finden, wie es Dugès abgebildet hat, es entspricht an Grösse und Form vielmehr der vorhin citirten Darstellung Cuvier's. Bei Bufo vulgaris habe ich das Carpale ^{1} (Taf. I. Fig. 11. 1) dicht neben das Carpale ^{2} gerückt getroffen, so dass das Metacarpale II auf beiden Knochen aufsass.

Vergleichen wir den gesammten Carpus der ungeschwänzten Amphibien mit dem der geschwänzten, so haben wir zuerst zu constatiren dass, mit Ausnahme des Intermedium, alle dort getroffenen Knochen auch hier vorhanden sind, ja sogar noch ein Carpale mehr, da noch ein dem Daumen entsprechender Finger, wenn

*) Ossemens fossiles. Pl. 252. Fig. 38. c.

auch nur im Rudimente vorhanden ist. Der ersten Reihe ist eigenthümlich das Radiale und Ulnare, welchen bei Bufo noch das Centrale radialwärts sich anreiht. Dieses letztere Stück hat bei allen seine bei den Salamandrinen wie bei Menopoma, Menobranchus und Siredon noch ganz centrale Lage aufgegeben, rückt an den Radialrand des Carpus, wenig bei Bombinator, mehr bei Pelobates und Pseudes, noch mehr bei Rana und Phryniscus und am meisten bei Bufo vortretend. Es steht dieses allgemeine Verhalten des Centrale vielleicht in Zusammenhang mit der geringeren Entwickelung der ersten Finger, die nur zwei Phalangen besitzen, indess die beiden letzten dreigliedrig sind *). Der letzte Finger besitzt also eine Phalange mehr als bei den Salamandrinen. Man könnte hier einwenden, dass auch bei den letzteren die beiden ersten Finger eine geringe Gliederzahl aufweisen, der erste eine Phalange, der zweite zwei, allein der ganze Carpus ist da, wie sogleich gezeigt werden soll viel indifferenter. Die Grössen-Abnahme der Carpalia vom Ulnarrand gegen den Radialrand spricht ebenfalls für die das Vortreten des Centrale mit bedingende Erscheinung der Verkümmerung der radialen Hälfte der Hand. Eine fernere Eigenthümlichkeit des Carpus, die aber nur einen Theil der Amphibia anura trifft, ist das Vorkommen eines einzigen Carpalstückes an der Stelle des dritten, vierten und fünften oder nur das des vierten und fünften Carpale der Urodelen. Bei Pelobates und Bombinator sind alle Carpalia discret, zwei Carpalia sind bei Phryniscus verschmolzen, drei bei Rana und Bufo.

Während die Carpalstücke der Amphibia anura auch in histiologischer Beziehung mit jenen der Urodelen übereinkommen, entweder aus reinem Hyalinknorpel **) bestehen, oder, wenn auch zumeist sehr spät nur durch Knorpelknochen dargestellt werden, so ergiebt sich eine bis jetzt kaum gewürdigte Verschiedenheit in der Art der Differenzirung der einzelnen Stücke. Bei den Urodelen gleich-

---

*) Anmerkung. Eine Ausnahme macht Pseudes, bei welchem die Gliederreihe der Finger folgende ist: 3. 3. 4. 4. Als neues, zugefügtes Glied giebt sich das vorletzte jedes Fingers zu erkennen. Es ist eigenthümlich gestaltet, etwas dicker als die vorhergehenden und auch beträchtlich kürzer, so dass es sammt dem gleichlangen Endgliede noch nicht die Länge des vorhergehenden Gliedes erreicht. An seinen Gelenkflächen, welche an beiden Enden Pfannen sind, besitzt es auch bei Larven einen ganz dünnen Knorpelüberzug. Alles übrige besteht aus verkalktem Knorpel. —

**) Anmerkung. Der Carpus vieler fossiler Amphibien war wohl gleichfalls dauernd knorpelig gebildet, da sich von ihm durchaus keine Ueberreste erhalten haben, indess sowohl Vorderarm als Mittelhand in situ sich finden. Ausser Andrias Scheuchzeri sind ungeschwänzte Amphibien anzuführen: Latonia Seyfriedi, Palaeophrynos Gessneri, Pelophilus Agassizii. Palaeophrynos dissimilis, vergl. H. v. Meyer z. Fauna der Vorwelt. Fossile Säugethiere, Vögel, Reptilien aus dem Molasse Mergel von Oenigen. fol. mit 12. Taf. Frankfurt a/M. 1845. —

artige oder doch nur wenig in formeller Beziehung von einander verschiedene Gebilde, mit zumeist ebenen und schmalen Flächen aneinandergefügt, und ebenso mit Vorderarm und Mittelhand verbunden, sind die gleichen Carpusstücke der Anura sowohl unter sich verschieden, durch stumpfe Fortsätze, und andere Reliefverhältnisse der Oberfläche charakteristisch gebildet. Das Gleichartige der Form ist offenbar verschwunden und hat einer einen höheren Entwickelungsgrad aussprechenden Differenzirung und Individualisirung Platz gemacht. Schon während des Larvenzustandes ist solches zu erkennen, vollkommener kommt es zum Ausdruck da wo Verkalkung des Knorpels eintritt. Damit ist endlich auch eine Vervollkommnung der Gelenke verbunden, und die zumeist ebenen oder doch nur wenig gekrümmten Berührungsflächen der Carpusstücke der Salamandrinen werden durch stark gewölbte fast gelenkkopfartige Bildungen, welchen pfannenähnliche Vertiefungen der nächsten Skeletstücke entsprechen, vertreten. So wird der ganze Carpus und damit auch die Hand, ein von dem Homologon der geschwänzten Amphibien anatomisch und damit auch functionell sehr wesentlich verschiedenes Gebilde.

Es bieten also unter den Amphibien die Ungeschwänzten, wie sonst in ihrem Skeletbaue, auch in der Carpusbildung einen eigenthümlichen, aus dem Carpusbaue der Geschwänzten zwar ableitbaren, allein, wie sofort nachgewiesen werden soll nicht in höhere Organismen übergehenden Zustand dar. Das geht recht deutlich aus einer Untersuchung des Carpusbaues der Reptilien hervor, welche in keiner ihrer Abtheilungen an die Amphibia anura angeschlossen werden können. Wohl aber finden sich bei ersteren sehr auffallende Uebereinstimmungen mit den geschwänzten Amphibien, indem die einzelnen Theile des Carpus der Chelonier aus dem bei den Salamandrinen wie bei den Perennibranchiaten und Derotremen dargelegten Verhalten unmittelbar abgeleitet werden können.

Da es am zweckmässigsten ist das Einfachere, leichter Ueberschaubare, dem, durch Complicationen dem raschen Verständniss Entrückten vorausgehen zu lassen, beginne ich mit der Schilderung des Carpus von Chelydra (Taf. II. Fig. 1). Hier finden sich neun gesonderte, in Grösse wie in Form wenig von einander abweichende Stücke, von denen eines an die Ulna, ein anderes an den Radius stösst, und ein drittes (*i*) von diesen beiden wie von den Vorderarmknochen begrenzt wird. Es ist das ganz zweifellos derselbe Knochen der bei den Urodelen als Intermedium bezeichnet wurde. Unter dem Intermedium und seitlich von Radiale und Ulnare begrenzt, ist ein viertes Stück (*i*) inmitten des Carpus eingebettet, dem von mir als Centrale bei den Amphibien bezeichneten Knochen homolog, und hat hier

genau dieselben Lagerungsbeziehungen wie bei den Larven der Urodelen. Cuvier *) bezeichnet denselben Knochen als: „os intermédiaire qui parait correspondre á l'os trapézoïde qui l'on voit dans les singes". Wie richtig des berühmten Anatomen Urtheil ist, wird später erwiesen werden **). Nach diesen vier Knochen, von denen Radiale, Centrale und Ulnare in einer Querreihe liegen, folgt wieder eine aus fünf, oberflächlich mehr quadratisch gestalteten Knochen bestehende Querreihe, welche den Metacarpus trägt. Das Carpale [1] und Carpale [2] verbinden sich mit je einem Metacarpale. Das Metacarpale III mit dem dritten und vierten Carpale, das Metacarpale IV mit dem vierten und fünften, und letzteres trägt ausserdem noch das Metacarpale V. So finde ich das Verhalten am trockenen Skelete. Berücksichtigt man nun, dass jeder Carpusknochen mit einem, namentlich an den Verbindungsflächen nicht unbeträchtlichen Knorpelüberzuge versehen ist, so kann man wohl annehmen, dass der ganze Carpus am lebenden Thiere mehr in die Breite gezogen erscheinen musste, wobei dann jedem Carpale ein Metacarpale entsprochen, und sich ihm mit seiner Basalfläche verbunden haben musste.

Während das distale Ende der Ulna bei Chelydra nur wenig gegen das des Radius zurückgetreten ist, wird dieses Verhältniss ausgeprägter bei den anderen typischen Formen, und dadurch wird eine Störung der Reihenordnung erzeugt. Bei Chelys, die sich sonst an Chelydra wohl am meisten anschliesst, erstreckt sich der Radius fast dicht ans Carpale [1], und bei anderen Gattungen wird durch die ungleiche Grösse der einzelnen Stücke eine ähnliche Störung bezweckt. Sehr gross und wie die übrigen Stücke abgeplattet, ist das quadratische Ulnare bei Chelonia (Taf. II. Fig. 2), dem das ähnlich gestaltete Intermedium (*i*) radialwärts angefügt ist. Es tritt das nicht an den distalen Rand, sondern an eine Seitenfläche des Radius, und wird mit dem Ulnare gleichmässig an den distalen Ulnarrand befestigt. Cuvier hat beide Knochen für die einzigen der ersten Reihe

---

*) Ossemens fossiles. vol. IX. p. 428.

**) Da Cuvier die Beziehungen des von mir als Centrale bezeichneten Carpusstückes zu dem bei den Säugethieren als Intermedium benannten, ganz bestimmt erkannt hat, so müsste ich dem Centrale den älteren Cuvier'schen Namen „Intermedium" belassen, und es käme meinem Intermedium eine andere Bezeichnung zu. Die Verhältnisse meines Intermedium zu den Vorderarmknochen, wie jene des Centrale zu den übrigen Knochen des Carpus lassen mich diese Benennungen für passender, bezeichnender erachten; zudem glaube ich, dass mir der Versuch einer ersten vergleichend-anatomischen Behandlung eines Skeletabschnitts einiges Recht giebt zur Veränderung von Bezeichnungen, die nicht auf tiefer durchgeführte Vergleichungen begründet waren. Zudem wird derselbe Knochen, den Cuvier bei den Säugethieren als „Intermediaire" bezeichnet, bei den Reptilien (Chamaeleon) als „Centrale" aufgeführt. Vergl. Oss. foss. X. p. 97.

gehalten, da ihm das Radiale entgangen zu sein scheint*). Das letztere ist aber, wenn auch als ein sehr kleiner Knochen, vorhanden (Taf. II. Fig. 2. *r*). Wie bei Chelys sind auch bei Trionyx (nach Cuvier's Darstellung) die ersten drei Carpusknochen vorhanden. Bei Emys und Testudo ist jedoch das Radiale mit dem Centrale zu einem einzigen quergerichteten Stücke vereinigt, und bei Emys (Fig. 3) wird die ursprüngliche Beziehung des Intermedium (*i*) dadurch festgehalten, dass es sich zwischen die distal getrennten Vorderarmknochen (*R. U.*) einschiebt. Bei Chelonia, Chelys und Trionyx ist es wie bei Chelydra ein selbständiger Carpusknochen.

Die fünf den Metacarpus tragenden Knochenstücke der zweiten Reihe sind wiederum nur bei den zuletzt erwähnten Gattungen discret, fast gleich gross; nur bei Trionyx sind die beiden letzten Stücke grösser, welches Verhältniss bei Chelonia noch mehr ausgeprägt ist, so dass also hier nach dem oben vom Ulnare bemerkten eine Vergrösserung des ganzen ulnaren Carpustheiles zu Stande kommt. Emys und Testudo zeigen in der Reihe dieser Carpusstücke Verwachsungen, und zwar ist bei Emys statt des vierten und fünften Carpale (Taf. II. Fig. 3, 4, 5), bei Testudo statt des ersten und zweiten nur ein einziger Knochen vorhanden, der die bezüglichen Metacarpalia trägt. Wenn Meckel das Verhältniss der Gattung Testudo von der geringen Entwickelung des Daumens ableitet, so ist dabei übersehen, dass auch den letzten mit besonderen Carpalien correspondirenden Fingern keine grössere Selbständigkeit zukommt.

Es wird aus der vorgeführten Vergleichung des Carpus der Schildkröten ersichtlich sein, dass eine enge Verbindung mit dem Carpus der Amphibia urodela besteht und dass keine einzige Thatsache vorhanden ist, welche die Wiedererkennung der bei den Amphibien gefundenen Stücke nur einigermassen erschwerte. Dass ich bei den Urodelen die vergleichende Betrachtung begonnen, dürfte somit schon dadurch gerechtfertigt sein. Aus der Uebereinstimmung des Carpus der Urodelen mit dem der Chelonier geht aber auch hervor, dass, wo bei letzteren eine Vermehrung der Carpusknochen im Vergleiche mit anderen Gattungen auftritt, solche nicht aus einem „Zerfallen" einzelner Stücke abgeleitet werden darf, vielmehr als das Fortdauern des ursprünglichen zahlreichere Theile aufweisenden Carpusbaues angesehen werden muss, wogegen die geringeren Zahlen durch Verschmelzung einzelner Stücke entstanden, sich herausstellen werden. Ob eine solche Verschmelzung bei den Schildkröten in der That vor sich geht, ist mir, der ich keine Embryen zu Gebote hatte, nicht ermittelbar gewesen, allein selbst für den Fall des Bestehens einer dem späteren Zustande entsprechenden Anlageform des Carpus, wird eine Verschmelzung

*) Auf. Pl. 240. Fig. 15 der Ossemens fossiles ist das Radiale nicht abgebildet.

angenommen werden müssen und zwar als ein Vorgang, der in einem früheren Zustande der bezüglichen Art oder Gattung sich vollzogen haben wird.

Zu den aus früheren Lebensformen mit herübergekommenen Theilen des Carpus treten bei den Schildkröten noch andere, neue, die wir als accessorische Knochen zu deuten haben. Bei Emys findet sich am ulnaren und am radialen Rande des Carpus ein solches Knöchelchen (Taf. II. Fig. 3. s. *s*) vor, das auf keinen der bei den Amphibien getroffenen zu beziehen ist, und am ulnaren Carpalrande von Testudo, Trionyx und Chelonia ist der accessorische Knochen (*s*) gleichfalls vorhanden, bei den beiden erstgenannten Gattungen dem Ulnare, bei Chelonia, wo er eine ansehnliche Ausdehnung nach aussen zu erreicht (Taf. II. Fig. 2. *s*), dem Carpale [5] angefügt. Dieser accessorische Knochen ist von allen Anatomen dem Carpus beigerechnet worden, ohne dass jedoch bis auf Cuvier eine Deutung versucht war. Cuvier bezeichnet den Knochen des Ulnarrandes geradezu als „Pisiforme" und betrachtet ihn als „Os hors de rang". Da der Knochen den Amphibien abgeht, erst bei den Reptilien und zwar in inconstanter Lagerung auftritt, und weder zum Vorderarm, noch zu den Knochen des Metacarpus wie zu denen des Carpus bestimmte Beziehungen besitzt, möchte ich ihn nicht bloss als „ausserhalb der Reihe" liegend, sondern als ein dem Carpus fremdes Stück ansehen, welches allerdings dem Pisiforme der Säugethiere entspricht. Durch letzteren Umstand wird aber das Os accessorium carpi der Schildkröten noch lange nicht zu einem typischen Carpusstücke, vielmehr ist umgekehrt daraus zu schliessen, dass eben das Pisiforme der Säugethiere (und natürlich auch des Menschen) kein dem Carpus angehöriger Knochen ist, wozu ihn die traditionelle Anatomie gestempelt. Dass man ihn an der menschlichen Hand als ein der Sehne des Extensor carpi ulnaris eingefügtes Sesambein auffassen kann, ist bekannt *) und bestätigt nur die aus der Vergleichung gewonnene Anschauung.

Ein ähnlicher Mangel von Uebergangsformen im Carpusbaue, wie er bei den Amphibien zwischen den Anuren und Urodelen besteht, findet sich auch bei den Reptilien, so dass weder die Schildkröten mit den Eidechsen, noch beide mit den Crocodilen im Carpus unmittelbar nachweisbare Verbindungen erkennen lassen. Jedem kommt seine besondere bei den Reptilienformen der gegenwärtigen Periode der Erdentwickelung noch unvermittelte Eigenthümlichkeit zu.

---

*) Vergl. H. Meyer, Lehrbuch der physiolog. Anatomie des Menschen. Leipzig 1856. S. 98 und 204.

Der Carpus der Eidechsen zeigt acht reguläre Stücke, die in genauerer Beschreibung zuerst bei Cuvier aufgeführt sind, ohne dass sie jedoch eine consequente Deutung erführen. Im Anschlusse an die beiden Knochen des Vorderarmes findet sich ein Radiale und ein Ulnare (Vergl. Taf. II. Figg. 4—11 *r. u.*), welche beide meist flach gestaltete, gegen die Vorderarmknochen mit Gelenkvertiefungen versehene Stücke sind. Bei den Ascalabotae (Figg. 10—11. *r. u.*) sind sie anschnlicher als bei den Scincoiden, Agamen, Lacerten und bei Chamaeleo. Sie sind immer durch einen nicht unbeträchtlichen von einem keilförmig zwischen sie von unten her eindringenden Knochen ausgefüllten Raum voneinander getrennt. Mit Ausnahme von Chamaeleo, bei dem Radius und Ulna fast in einer und derselben Fläche mit den beiden ersten Carpusknochen articuliren, sind die distalen Enden der Vorderarmknochen schräg von innen nach aussen gewölbt, so dass Radiale und Ulnare mit mehr oder minder grossen Theilen in den Zwischenknochenraum sehen. Die Vorderarmknochen fassen so den Carpus zwischen sich. Am meisten ausgebildet ist dies Verhalten bei den Ascalabotae, bei denen der Radius an seinem Ende etwas nach innen gekrümmt ist. Auch bei Draco (Fig. 6) ist ein solches Verhalten sehr deutlich zu beobachten.

Zwischen Radiale und Ulnare schiebt sich von der Mitte des Carpus her ein Knochen ein, der für das Intermedium genommen werden könnte (Figg. 4—11 *c*). Er ist platt, keilförmig bei Iguana, Draco, Platydactylus, Phyllodactylus; gedrungener, auf dem Querschnitte drei- bis viereckig bei Lygosoma, Lacerta, Monitor. Bei den erstgenannten Gattungen tritt er weit zwischen Radiale und Ulnare ein, ohne jedoch über den oberen Rand dieser Knochen vorzustehen. Bei allen erwähnten Gattungen finde ich ihn jedoch mit seiner Hauptmasse unterhalb der beiden ersten Carpusstücke gelagert, von diesen von oben her, von den Metatarsusträgern von unten her umschlossen. Diese Beziehung macht es klar, dass wir in diesem Knochen nicht das Intermedium, sondern das Centrale zu suchen haben. Ein Intermedium, das bei den Schildkröten allgemein vorkam, fehlt demnach, und es entsteht nun die Frage, ob es mit einem der beiden vorhandenen ersten Stücke im Laufe der Entwickelung des Embryon verschmolzen, oder ob es schon in der Anlage ausgefallen. Nach Untersuchungen an Eidechsen-Embryen muss ich mich für letzteres aussprechen: es fehlt das Intermedium den Saurieren schon von Anfang an. Dieser Mangel kann auf eine doppelte Weise entstanden sein; es kann erstens das Intermedium in den zu den Sauriern hinführenden Zwischenformen allmählich seine Bedeutung verloren haben und unter fortschreitender Volumsabnahme endlich verschwunden sein, oder zweitens: es kann wie bei den Salamandrinen mit dem Ulnare sich vereinigt haben, und indem dieser Vorgang sich auf immer früheren Stadien der Entwickelung einleitete, endlich ganz in das Ulnare aufge-

gangen sein, so dass also, obschon ein Intermedium als discretes Stück selbst nicht einmal in der Anlage vorhanden ist, es doch potentia noch existirt und in dem Ulnare zu suchen wäre. Welche von diesen beiden Hypothesen dem wirklichen Verhalten entspricht, kann nur annäherungsweise vermuthet werden, es scheint mir die letztere zu sein, da sie auf einen denselben Skelettheil betreffenden Vorgang gestützt ist, der noch dazu in einer niederer stehenden Abtheilung — bei den Salamandrinen — sich findet. Inwiefern aber meine Meinung das richtige getroffen, darüber wird die Entscheidung von Seiten palaeontologischer Thatsachen abzuwarten sein.

Abweichende Verhältnisse bietet Chamaeleo dar. Ulnare und Radiale sind hier dicht nebeneinander gerückt und bilden eine gegen das unter ihnen liegende Centrale (welches auch Cuvier*) hier so nennt) gerichtete, die gelenkkopfartige Wölbung desselben aufnehmende Vertiefung. In diesem Gelenke findet die Hauptbewegung der Hand statt, sowohl Streckung als Beugung, dann auch Drehbewegungen werden hier vorzugsweise vollzogen, indess bei den anderen Sauriern das Brachio-carpalgelenk das in dieser Hinsicht wichtigste ist.

Mit den fünf Metacarpalknochen finde ich bei allen oben erwähnten Sauriern fünf Carpalia in Verbindung, die je einem Metacarpale entsprechen. Bei den Ascalabotae besitzen sie mehr abgerundete Oberflächen, aber wie bei den übrigen Eidechsen, je nach dem Finger dem sie angehören, ganz charakteristische Formen. In dieser Hinsicht unterscheiden sie sich nicht wenig von ihren Homologis bei den Schildkröten, die nur wenig Grösse- und Formwechsel in dieser Reihe aufweisen. Bei den Ascalabotae ist das Carpale [1] (Taf. II. Fig. 10, 11, [1]) immer kegelförmig gestaltet; seine breitere Basis trägt das ansehnliche, capitulumartige Basalstück des Metacarpale I, die Spitze ist zwischen Radiale und Centrale eingeschoben. Bei weitem das grösste Stück ist das Carpale [4] bei vielen Eidechsen, an Grösse von den übrigen nur wenig verschieden ist es bei Draco und Phyllodactylus. Bei anderen Ascalabotae dagegen sogar ansehnlicher als das Radiale. Die Kanten zwischen den Berührungsflächen sind bei Monitor, wie bei den Agamen und Lacertiden, scharf ausgeprägt. Mehr gleichartig sind die fünf Carpalia bei Chamaeleo, bei denen nur das Carpale [3] durch grössere Breite sich von den anderen unterscheidet. Alle ordnen sich hier um das Centrale, und zeigen noch die bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit in ihrer Form an kurze, gedrungene Metacarpusknochen zu erinnern. In der That stimmen sie auch in ihrem feineren Baue viel eher mit den Metacarpalien als mit den Carpusstücken anderer Saurier überein, und könnten zeigen, dass auch ein Abschnitt des Carpus in der Richtung

*) Ossemens fossiles. vol. X. p. 97.

des Metacarpus sich fortentwickeln kann, wie umgekehrt der letztere an einzelnen Stellen zu carpalknochenähnlichen Stücken sich rückbildet (wie bei Pelobates, Bombinator). Diese Auffassung des Thatbestandes, so plausibel sie scheint, kämpft aber mit der Schwierigkeit, dass die sonst bei den Sauriern sehr constanten Zahlenverhältnisse der Phalangenstücke der Finger sich anders gestalten als bei den Uebrigen, indem alle Finger nur ein Glied weniger besitzen würden. Durch die Betrachtung dieses Umstandes, sowie der von mir aufgefundenen Gleichartigkeit des feinern Baues der Carpalia mit dem der Metacarpalien anderer Saurier gewinnt die Cuvier'sche Deutung *) der Carpalia des Chamaeleon, nach welcher sie aus den mit den Metacarpalien verschmolzenen Carpalien bestehen sollen, einige Wahrscheinlichkeit. Der Nachweis analoger Verhältnisse an der Hinterextremität, nämlich die Verschmelzung von Tarsusstücken mit den Metatarsalien kann das noch bestärken, aber immer möchte ich die definitive Entscheidung darüber von der unmittelbaren Beobachtung abhängig gemacht wissen.

Das Accessorium (*s*) hat bei den Sauriern eine constantere Beziehung als bei den Schildkröten gewonnen, es liegt immer am Ulnare, zumeist nach aussen von demselben oder gegen die Aussenseite der Ulna gerückt (Taf. II. Fig. 5 *s*), so dass es kaum mehr dem Carpus zugerechnet werden kann, bei Chamaeleo hinter ihm, und bei der Wirkung des an es tretenden Beugemuskels der Hand noch etwas gegen den Radius zu ausweichend.

Die nicht unbedeutende Uebereinstimmung, welche der Carpus der fünffingrigen Saurier aufweist, findet sich, wie zu erwarten, da nicht mehr vor, wo eine Reduction der Fingerzahl stattfand **). Von den hierher gehörigen Formen habe ich nur einen dreizehigen Seincoiden der Gattung Seps (S. chalcides) untersuchen können (Taf. II. Fig. 8). Radiale und Ulnare sind wie bei Lacerten gestaltet, und auch das Intermedium hat eine dem der Lacerten ähnliche Gestalt, ist aber um vieles unansehnlicher. Ausser diesen drei Knochen sind nur noch zwei im Carpus vorhanden, von denen einer, unter dem Intermedium gelegener, einen Theil des Metacarpale des radialen Fingers und das des mittleren Fingers trägt. Der zweite, grössere Knochen (Fig. 8, 3) liegt mit einer breiten Fläche dem Ulnare (*u*) an, und verbindet sich theils dem Metacarpale (III) des dritten Fingers, theils einem besonderen an der Ulnarseite der Hand gelegenen Stücke, welches in die Mittelhand einragt. Obgleich das letztgenannte Stück, wie die sämmtlichen

---

*) Ossemens fossiles. vol. X. p. 97.

**) Anmerkung. Eine vortreffliche Uebersicht der Reductionen an Fingern und Zehen bei den Seincoiden hat Agassiz gegeben. Essai on classification, im ersten Bande der Contributions to the natural history of North-America. p. 44.

Carpustheile nur aus verkalktem Knorpelgewebe besteht, kann ich es doch nicht zum Carpus rechnen, sondern sehe in ihm einen auch histiologisch rückgebildeten Metacarpusknochen. Die Deutung der anderen Stücke wird bestimmt werden müssen durch die Deutung der drei vorhandenen Finger. In dieser Hinsicht besteht keine grosse Schwierigkeit, denn der Finger der Radialseite besitzt ein so charakteristisch gestaltetes Metacarpale, dass in ihm nur der erste Finger der fünffingrigen Saurier zu erkennen ist. Er trägt zwei Glieder wie bei den übrigen Sauriern, der Mittelfinger ist dann der zweite und der äussere der dritte, während ein vierter Finger nur durch ein Metacarpal-Rudiment (IV) vorgestellt wird. Der zweite wie der dritte Finger besitzt je drei Gliederstücke, so dass also nur der erste und zweite die Normalzahl enthalten, der dritte dagegen ein Glied weniger. Dieses Verhalten läuft parallel mit der Verkümmerung der Ulnarseite, und zeigt dass dieselbe sich nicht nur auf das Fehlen der beiden ulnaren Finger beschränkt, sondern auch eine Verminderung der Gliederzahl des dritten Fingers und überdies noch eine Verkürzung der Länge gegen den zweiten Finger mit sich brachte. Mit dem Metacarpale der ersten Zehe ist aber ausser dem Radiale, an welches der grösste Theil der gelenkkopfartigen Basis des genannten Mittelhandknochens sich angelenkt hat, nur das Carpalstück (Fig. 8, ^{2}) in Verbindung, welches noch das zweite Metacarpale trägt, während der nächste Knochen (3) auschliesslich für das dritte Metacarpale bestimmt ist. Es kommt also dem ersten Finger kein besonderes Carpalstück der zweiten Reihe zu, und es scheint das bezügliche Stück, welches auch bei andern Sauriern (Zonurus, Phyllodactylus,) sehr gering an Volum ist, hier ganz verloren gegangen zu sein, so dass also die beiden anderen Carpalia der zweiten Reihe dem zweiten und dritten des normalen Eidechsencarpus entsprächen.

Ist der knöcherne Carpus der Schildkröten von dem der Eidechsen in seinen allgemeinsten Beziehungen durch sehr wesentliche Dinge verschieden, so ergeben sich bei speciellerer Betrachtung noch weiter gehende Unterschiede. Die Form der Carpusstücke der Schildkröten ist zwar nicht mehr so einfach wie bei den Amphibien, namentlich den Urodelen, und von den letzteren besonders bei Emys, Chelydra und Testudo durch bedeutendere Dickedurchmesser ausgezeichnet, aber es sind diese Stücke doch lange nicht so mannichfaltig gestaltet, und ihre Form ist weniger scharf und präcis in ihren Umrissen als die der Carpusstücke der Eidechsen. Die einzelnen Stücke sind, mit Ausnahme des grösseren Radiale und Ulnare, und wenn bei den anderen durch Verwachsungen nicht gleichfalls grössere Stücke erzeugt werden, wenig von einander verschieden, jedes einzelne Carpusstück ist bei zwar deutlich ausgeprägter polyedrischer Bildung nicht so charakteristisch in seinen Flächen und Winkeln als die einzelnen Carpusstücke der Eidechsen es sind, welche selbst bei noch ganz knorpeligem Zustande scharfe und

specifische Kanten und Flächen aufweisen. Wenn man in Erwägung zieht, dass der Carpus der Säugethiere (mit alleiniger Ausnahme der Cetaceen) dadurch gegen die Carpusbildung der Urodelen sich unterscheidet, und der indifferentere Zustand eines Skeletstückes gegen den differenzirteren eine niedere Stufe einnimmt, wird man nicht umhin können den Carpus der Eidechsen in der Formausbildung seiner einzelnen Stücke gegen den der Schildkröten höher zu stellen. Damit will ich aber in keiner Weise andeuten, dass von den Eidechsen her Anschlüsse an die höheren Wirbelthiere, nämlich die Säugethiere, sich ergeben, vielmehr bemerke ich ausdrücklich, dass ich in dem Fehlen des Intermedium — das wir bei den Säugethieren wieder auffinden werden — ein Verhältniss erkennen möchte, das die Annahme eines solchen Anschlusses geradezu verbietet. Aber auch von den Schildkröten her einen Uebergang abzuleiten, ist in Anbetracht der übrigen Organisation derselben verwerflich, und wenn im Carpus der Chelonier diese nämlichen Elemente in wesentlich denselben Beziehungen wie an der Handwurzel der Säugethiere vorhanden sind, so können wir daraus für die verwandtschaftlichen Beziehungen der Wirbelthiere nur soviel erkennen, dass die Chelonier näher an Formen stehen werden, aus denen die Säugethiere hervorgingen, als die Saurier der Jetztwelt, bei denen der Carpusbau sich vom indifferenten Zustande zwar weiter entfernt hat, aber in dieser Fortentwickelung eine Richtung einschlug, die von der zu den Säugethieren aufsteigenden Linie nicht unbeträchtlich divergirt.

Bezüglich der Textur der Carpuselemente verhalten sich die bisher betrachteten Abtheilungen gleichfalls voneinander verschieden. Die Eidechsen bieten in ihren Carpusstücken vorzugsweise verkalkten Knorpel, der mehr oder minder zahlreiche Markräume zeigt. Das die Amphibien charakterisirende Vorkommen grösserer mit Fettzellen gefüllter Räume innerhalb der verkalkten Knorpelmasse ist sehr selten, dagegen ist die Wandung der netzförmig verbundenen Markräume häufig mit einer Knochenschichte ausgekleidet, die als secundäre Ablagerung von dem Markraume selbst hervorging. Bei den Schildkröten ist jedes Knochenstück des Carpus von einem äusserst reichen Netzwerke von Markräumen durchzogen, so dass dadurch das Verhalten der Substantia spongiosa der Säugethierknochen im Kleinen gegeben erscheint. Alle Markräume sind mit knöchernen, aus concentrisch geschichteten Lamellen bestehenden Wandungen umgeben, die bis nahe an die Oberflächen des Stückes vorhanden sind. Daselbst laufen die Markräume in die knorpelige, aussen hyalin bleibende, innen aber verkalkende Corticalschichte aus. Zwischen den geschichteten Wandungen der Markcanäle bleiben noch kleine Inseln von Knorpel auch in Mitte des Knochens bestehen, die jedoch nach und nach dadurch ossificiren, dass die Knorpelzellen in Knochenzellen sich umwan-

deln *). Der Carpus der Chelonier ist demnach von jenem der Saurier durch reichlichere Knochensubstanzbildung unterschieden, entfernt sich dadurch noch weiter von dem Carpus der urodelen Amphibien, dem er in anatomischer Hinsicht näher stand, und erhebt sich auch, da wir den knöchernen Zustand des Carpus in der höchsten Classe der Wirbelthiere am vollkommensten treffen, über den bei den Sauriern sich erhebenden Befund.

Wenn wir wissen, und aus dem bis jetzt vorgetragenen geht es schon zur Genüge hervor, dass die Unterschiede, welche der Carpus in seinem Baue, in der dazu verwendeten Zahl der Stücke, in den äusseren Formverhältnissen derselben, sowie auch in der Textur zeigt, innerhalb der kleineren Abtheilungen, wie z. B. jener die man als Familien zu bezeichnen pflegt, unbedeutender sind, als innerhalb der grössern Abtheilungen, wie der Ordnungen und der Classen, und wenn wir so auch in dem Carpus die Eigenthümlichkeiten der Abtheilung, von welcher Rangclasse sie auch sein mag, ebenso festgehalten sehen, wie sie an andern Theilen des Organismus sich bestimmt offenbaren, so werden wir nicht umhin können auf diese bisher nur sehr wenig beachteten, unterhalb der Säugethiere kaum näher gekannten Skelettheile einen eben so hohen Werth zu legen als er den übrigen Theilen des Knochengerüstes längst zuerkannt ist. Es werden Thiere deren Carpus-

*) Anmerkung. Die Verwandlung der in den Markcanal-Interstitien zurückgebliebenen Knorpelreste in Knochen ist nicht gar schwierig zu ermitteln. Man sieht stellenweise grössere Knorpelparthieen, homogene, auf dem Querschnitte netzförmig angeordnet erscheinende Zwischensubstanz mit Zellen. Erstere ist zwar von den benachbarten Faserknochenlamellen durch die Schichtung der letzteren verschieden, aber sonst von ganz gleichartiger Beschaffenheit, indem die Kalksalze gleichmässig in ihr vertheilt sind und nicht in Krümeln und Körnchen, wie es bei der Knorpelverkalkung meist der Fall ist, vorkommen. Die einzelnen einer Knorpelinsel angehörigen Zellen zeigen hin und wieder deutliche Kapseln mit innen angelagerten Verdickungsschichten. An mit Säuren behandelten Knochen ist das ganz deutlich. Die Contour der Kapsel ist ringsum erkennbar, und die Kapselwand ist bis auf ein kleines zackiges, oder ausgebuchtetes Lumen verdickt. In anderen ist das Lumen mit strahligen Ausläufern versehen, und würde von der Höhlung eines gewöhnlichen Knochenkörperchen nicht verschieden sein, wenn nicht andere in demselben Netze der Grundsubstanz liegende Zellen sich als Knorpelzellen unzweifelhaft beurkundeten, und wenn nicht die noch vorhandene Kapselcontour eine andere Genese bezeugte. Als Untersuchungsobject diente Chelydra. Uebrigens ist, wie nebenbei hier bemerkt sein soll, nicht nur an anderen Knochen von Schildkröten dasselbe Verhalten zu treffen, sondern (wie auch Kölliker und Lieberkühn gezeigt haben) auch sonst, wenn auch nicht in der Ausdehnung wie es Lieberkühn wollte, zu finden.

bau von dem Carpusbaue jener, welchen man sie für nahestehend erachtete, bedeutend abweicht, wohl auf Grund dieses Umstandes anders beurtheilt werden müssen. In einem solchen Falle befindet sich nach meinem Dafürhalten die Gattung Protorosaurus.

Die uns erhaltenen Reste der von H. v. Meyer aufgestellten Gattung Protorosaurus wurden bekanntlich nach mannichfachen Schicksalen von Cuvier*) als den Monitoren ganz nahe verwandten Eidechsen angehörig angesehen, ja sogar derselben Gattung zugerechnet, da einzelne Skelettheile, Extremitätenknochen, Wirbel, mit denen des Monitor bis auf wenige Unterschiede, wie z. B. die grössere Länge der Dornfortsätze an den Rückenwirbeln, übereinkommen. Dass das thecodonte Gebiss dieser „Monitoren des Kupferschiefers" wichtigere Unterschiede abgebe, ist später von H. v. Meyer gezeigt worden, aber gerade die sonst am meisten erhaltenen Theile, die Extremitäten, wurden nicht für verschieden befunden. Vergleicht man aber den Carpus mit dem der lebenden Eidechsen, so müssen sehr belangreiche Differenzen anerkannt werden. Bezüglich der Zahlenverhältnisse der Carpuselemente, worauf man bis jetzt allein Rücksicht genommen zu haben scheint, ist wenig bemerkenswerthes vorhanden. Es sind sieben bis höchstens neun Stücke wahrnehmbar, von denen eines oder das andere auf der Gesteinsmasse nur wie eine Andeutung erscheint. Neun Stücke sind in keinem der von H. v. Meyer**) genauer beschriebenen und abgebildeten Exemplare gleich deutlich vorhanden. Am vollständigsten erhielt sich die Lagerung der einzelnen Stücke sowohl in den gegenseitigen Beziehungen als zum Vorderarm und zur Mittelhand, in dem Link'schen Exemplare in Waldenburg. Fünf Stücke correspondiren ebensoviel Metacarpalien, und drei liegen darüber so dass zwei davon an die Vorderarmknochen stossen, und das dritte, dem Centrale ähnlich, zwischen jenen und den Stücken der zweiten Reihe liegt. Bei den andern Exemplaren lässt sich eine ähnliche Anordnung herausfinden. Das Carpale [4] trägt noch einen Theil des Metacarpale V, welches nur mit einer kleinen Fläche dem als Carpale [5] zu denkenden Stücke verbunden ist. Dieses letztere Stück — an dem Link'schen Exemplare — könnte man daher auch als Ulnare ansehen, zumal es wirklich mit der Ulna in Beziehung zu stehen scheint. Dann wäre aber ein Intermedium vorhanden. Bei den anderen Exemplaren ist je ein Metacarpale mit nur einem Carpale in Beziehung. Sehr

---

*) Oss. foss. vol. X. p. 110. 111. „On ne comptera donc plus les animaux de Spener et de Linck parmi les crocodiles, ne celui de Swedenborg parmi les guenous ou les sapajous; mais on les rangera tous parmi le monitors ou tupinambis."

**) Zur Fauna der Vorwelt. Saurier aus dem Kupferschiefer der Zechsteinformation. fol. Frankfurt a/M. 1856.

deutlich erkennbar ist das in der von H. v. Meyer l. c. gegebenen Abbildung Taf. II. Fig. 1 eines Exemplars aus dem Kupferschiefer von Schweina. Von dem Vorhandensein eines Accessorium (Pisiforme des Menschen) liegt keine Andeutung vor. Die Knochen sind an Grösse nicht sehr voneinander verschieden. Sowohl am Link'schen Exemplare von Protorosaurus Speneri, wie an dem der Berliner Sammlung, welches einer anderen Art angehört (Pr. macronyx) ist das Carpale[2] das kleinste. Das Carpale[5] (wenn meine obige Deutung richtig ist, was ich nicht zu behaupten wage) ist bei allen das grösste Stück. Bei keinem einzigen der von mir in Untersuchung gezogenen lebenden Saurier ist das der Fall, ebensowenig als bei den Protorosauris Stücke vorkommen, die den grossen Radial- und Ulnar-Stücken der lebenden Saurier vergleichbar wären. Die in der ersten Reihe liegenden Stücke sind sämmtlich viel kleiner als die distalen Endflächen der Vorderarmknochen. Man könnte hier auf den Gedanken kommen, dass diese kleinen Stücke nur die Knochenkerne grösserer knorpelig gewesener Carpuselemente seien, und ich muss gestehen, dass in Anbetracht der nur wenig scharfen Abgrenzung dieser Theile solches mir nicht unwahrscheinlich ist, aber dann wird die Uebereinstimmung des Carpus mit dem der lebenden Saurier ebensowenig erwiesen, ja es entsteht erst eine rechte Verschiedenheit, da im Carpus der lebenden Saurier sehr früh sich Knorpelknochen erzeugt wird.

Prüft man noch die Gestaltverhältnisse der einzelnen Knochen des Carpus der Protorosauri, so findet man nur platte, rundliche, vieleckige Stücke, von welchen keines auch nur annähernd eine jener charakteristischen Gestalten besitzt, wie sie bei den lebenden Sauriern vorkommen und oben von mir dargelegt worden sind. Die platte Beschaffenheit in dem einen Falle contrastirt sehr stark mit dem meist sehr bedeutenden Dickedurchmesser der Knochen im anderen Falle. Auch besondere Gelenksculpturen, concave Flächen an einem, convexe Flächen am anderen Knochen, gehen dem Carpus der Protorosauri gänzlich ab, und wo, wie bei dem Link'schen Exemplare, die einzelnen Knochen noch in ihren natürlichen Beziehungen zu erkennen sind, stossen sie mit ebenen Seitenflächen aneinander. Endlich sei noch einer Eigenthümlichkeit gedacht, welche den Carpus der Protorosauri auszeichnet, es ist das die Vertiefung der Oberfläche der Knochen, welche namentlich bei den grösseren Stücken deutlich ist. Unter den Reptilien kommt eine solche Beschaffenheit nur den Cheloniern (Chelonia) zu, bei den Amphibien finde ich sie an trockenen Skeleten der Salamandrinen. Bei den letzteren entsteht die Vertiefung während des Eintrocknens durch ein Einsinken der verkalkten Oberfläche gegen den mit Fettzellen gefüllten, sich verkleinernden Binnenraum (Vergl. oben S. 26). Ob die Zustände des Protorosaurus-Carpus auf ähnliche Weise entstanden, vielleicht als eine Folge von Druck sich ergaben, wage ich nicht zu entscheiden. Genügt

doch schon das einfache Factum, um eine neue Verschiedenheit vom Carpus der lebenden Saurier aufzudecken. Somit findet sich im Baue des Carpus der Protorosauri keinerlei Einrichtung, welche einen Anschluss böte an den Carpus der Saurier der Jetztwelt, und es ist dadurch ein sehr triftiger Grund gegeben, nicht nur die ältere Cuvier'sche Ansicht*) von der nahen Verwandtschaft speciell mit den Varanen für unhaltbar zu erklären, sondern auch die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den lebenden Sauriern im Allgemeinen als sehr entfernte zu betrachten, wenn auch Mittelhand und Finger keine bedeutenden Verschiedenheiten aufweisen. Durch die Uebereinstimmung des Endabschnittes der Hand mit jenem der lebenden Saurier wird ja das Eigenthümliche des Carpus keineswegs aufgewogen, sondern es geht daraus nur das Eine hervor, dass an einer und derselben Extremität Bildungen gegeben sein können, die sonst nicht mehr zusammen vorkommen, indem die eine für einen niederen die andere für einen höheren Zustand charakteristisch wird.

Fragt man nun nach näher stehenden Carpusbildungen, so werden wir zu den Salamandrinen geführt, wo abgesehen von der in Folge des Fehlens eines Fingers verminderten Zahl der Stücke dieselben Formen und Verbindungsweisen bestehen, wie bei Protorosaurus. Wenn auch in manchem Einzelnen, wie z. B. im Verhalten der an den Vorderarm sich anschliessenden Carpusknochen einige nicht einmal genau zu bestimmende Verschiedenheiten vorkommen, so ist doch gerade die Form und die Anfügung der Stücke an den Metacarpus ganz wie bei den Salamandrinen. Ich trage daher kein Bedenken, die Protorosauri für eine noch indifferente Wirbelthierform zu erklären, bei welcher in der Extremitätenbildung (denn auch für den Fuss werde ich Aehnliches nachweisen können) Eigenschaften der heutigen geschwänzten Amphibien mit denen der Reptilien verbunden sind,

---

*) Anmerkung. Auch Pictet stützt sich noch auf die Uebereinstimmung der Extremitäten mit denen der Varanen: „Les pieds, qui sont tres bien conservés, sont tout à fait ceux des monitors.“ Traité de paléontologie. Sec. edit. Tome I. Paris 1853. p. 501. — Da Pictet nicht etwa noch von Hinterfüssen spricht, scheint er unter „pieds“ auch die Vorderfüsse mit zu verstehen, und in diesem letzteren Sinne kann die Aehnlichkeit nur auf die Mittelhand und die Finger sich beziehen, welche allerdings mit denen der Monitoren, aber ebensosehr mit jenen der meisten übrigen Saurier übereinkommen. —

Dass auch die Vorderarmknochen der Protorosauri mit denen der Eidechsen nur die allgemeinste Aehnlichkeit besitzen, wird Jeder, der eine Vergleichung darüber anstellen mag, zugeben, es sind gedrungene, unten wie oben verdickte Formen, die nichts von der Schlankheit des Vorderarmskelets der lebenden Saurier besitzen, und die auf keinen Fall am distalen Ende auseinanderwichen, um den Carpus zwischen sich zu fassen, wie das bei den Sauriern der Gegenwart (mit Ausnahme von Chamaeleo) der Fall ist.

denen also eine unterhalb der Reptilien der Gegenwart stehende Stufe wird angewiesen werden müssen.

Eine noch eigenthümlichere Handform bieten die Enaliosaurier dar, bei welchen es für jetzt noch nicht möglich ist den Einklang mit den über den Fischen stehenden Wirbelthieren herzustellen, vielleicht ist das ebendeshalb der Fall weil hier manches noch fischähnlich ist, so dass hier einmal ein Anknüpfungspunct gegen diese vielgestaltige Classe hin gefunden werden kann. Als solche jedoch mehr allgemeine Beziehungen müssen folgende Verhältnisse hervorgehoben werden: Gleichartigkeit der Skeletstücke der vorderen Extremität jenseits des Humerus bei Ichthyosaurus, jenseits des Carpus bei Plesiosaurus; Vermehrung der Strahlen der Extremität bei Ichthyosaurus, und in beiden Gattungen Vermehrung der Glieder dieser Strahlen, weit über die, bei den über den Fischen stehenden Säugethieren ersichtlichen Normen *).

Dagegen vermag die Einsicht in die Anlage der vorderen Extremität der Amphibien doch auch für die Enaliosaurier einiges über die bis jetzt geläufigen Anschauungen hinausgehende zu fördern. Bei Ichthyosaurus sieht man auf den unzweifelhaften Humerus zwei breite, flache Knochenstücke folgen, die von Cuvier **) als Knochen des Vorderarms gedeutet wurden, die durch ihre Gestalt und Beziehungen gewissermassen noch mit in den Carpus mit übergenommen sind und die erste Reihe desselben bilden. Darauf folgen drei Stücke als erste Reihe des wirklichen Carpus. Sie entsprechen vollständig dem Radiale, Intermedium und Ulnare der ungeschwänzten Amphibien, und dürfen gewiss in dieser Weise gedeutet werden, während für die nächste aus vier Stücken bestehende Querreihe, die Cuvier gleichfalls zum Carpus gehörig ansieht, keine bestimmte Erklärung zur Zeit gefunden werden kann. Zwischen dieser Querreihe und der folgenden besteht keinerlei Grenze, es ist vielmehr ein ganz allmählicher Uebergang in die Ordnungen der Längsreihenstücke der Flosse vorhanden, die auch durch Dichotomie an die Weichflossenstrahlen der Fische erinnern. Eine specielle Deutung ist daher unausführbar. In der Vorderextremität der Ichthyosauri ist eben ein Scheidungsprocess der Handbildung der höheren Wirbelthiere und der Flossenbildung der Fische gegeben.

---

*) Anmerkung. Man hat durch diese Vermehrung der Gliederzahl der Finger wie durch die Aehnlichkeit der Gestaltung der Arm- und Handknochen geleitet, die Flossen der Enaliosaurier jenen der Wale zur Seite gestellt, allein es geht diese Aehnlichkeit nicht über das Allgemeinste durch die Flossennatur bedingte hinaus und jede Vergleichung der einzelnen Stücke scheitert schon in der zweiten Reihe des Carpus.

**) Oss. foss. vol. X. p. 437.

und Alles was jenseits der drei genannten Stücke des Carpus liegt, kann nur als Flosse beurtheilt werden.

Bei Plesiosaurus ist die Scheidung weiter gediehen. Vorderarmknochen tragen nicht mehr den Charakter indifferenter mosaikartig angeordneter Carpalstücke. Von den letzteren sind zwei Reihen, eine zu drei, die andere zu vier Stücken unterscheidbar. Sie sind alle von den Metacarpus- und Phalangenstücken unterscheidbar. Der Carpus hat sich hier aus der Flosse vollständig differenzirt, die drei der ersten Reihe weisen wiederum auf die Gleichartigkeit mit den Amphibien hin. Ob das von Cuvier*) dieser Reihe zugewiesene vierte Stück wirklich als Pisiforme anzusehen ist, wage ich nicht zu entscheiden, und ebensowenig kann ich auf die Erklärung der übrigen Stücke eingehen, von denen mir nicht sicher scheint, ob die kleineren nicht blosse Knochenkerne grösserer knorpeliger Carpalien waren. Der Umstand, dass sich in den Ueberresten der Thiere der Vorzeit nur die knöchernen Theile des Skeletes erhielten, legt uns besondere Vorsicht auf, gerade bei der Beurtheilung von Amphibien- oder Reptilienformen, von denen wir wissen, dass auch bei den lebenden Repräsentanten noch viele und nicht die unwichtigsten Skelettheile des Carpus wie des Tarsus in dem leicht vergänglichen Zustande des Knorpels vorhanden sind.

Es erübrigt noch die Untersuchung der Crocodile, die ich hier unter den Reptilien zuletzt stelle, da ihre Handwurzel am meisten von den Zuständen abweicht, welche uns den Ausgangspunct boten. Dass bei den Crocodilen unter den Reptilien der am wenigsten vollständige Carpus vorhanden sei, hat Cuvier bereits erkannt, allein, wie wir sehen werden nur unvollständig, und ohne dass eine Beziehung zu den Carpusbildungen anderer Reptilien herzustellen versucht worden wäre. Cuvier findet nur vier Knochenstücke, die in der ersten Auflage der „Leçons sur l'anatomie comparée“ nur ganz kurz aufgezählt sind, später, in der zweiten Auflage, genauer und besonders in ihren gegenseitigen Beziehungen vorgeführt wurden. In den „Ossemens fossiles“ endlich treffen wir den im Wesentlichen mit den ersten Angaben übereinstimmenden Text noch durch eine Figur im Atlas erläutert. Ueberall werden vier Knochen angegeben, von denen zwei, ein radialer und ein cubitaler der ersten Reihe angehören; ein dritter dem ulnaren Carpusknochen wie der Ulna angefügter „kann als eine Art Erbsenbein betrachtet werden“. Endlich ist nach Cuvier ein vierter, linsenförmiger zwischen dem Ulnare und dem Meta-

*) Oss. foss. vol. X. p. 460.

carpale des zweiten und dritten Fingers eingelagert. Offenbar liegt hier ein Irrthum in der Aufzählung der Finger vor, denn derselbe Knochen befindet sich in der von Cuvier gegebenen Abbildung *) zwischen dem dritten und vierten Metacarpale, und mit ihm verbindet sich eher noch das fünfte als das zweite Metacarpusstück.

Nach Meckel **) besitzen die Crocodile eine viel grössere Anzahl von Carpusstücken, indem zu den auch von Cuvier für die erste Reihe angegebenen, noch vier der vorderen Reihe angehörige hinzukommen sollen. Von diesen an die Mittelhand stossenden Knochen soll der zweite und grösste dem zweiten und dritten Metacarpale entsprechen. Diesen letzteren Angaben pflichtet nach eigener Anschauung Stannius ***) im wesentlichen bei, so dass also eine Aufklärung dieser Differenzen nur durch eine neue Untersuchung des Objectes selbst zu erwarten ist.

Mir sind zunächst die Verhältnisse des Carpus von Alligator sowohl an Erwachsenen als an jungen Individuen näher bekannt geworden, und ich kann nach diesen keine der beiden oben angeführten sich widersprechenden Angaben bestätigen. Das Pisiforme (mein Accessorium) mit eingerechnet finde ich sechs discrete Stücke. Das grösste vom Radius getragene (Taf. III. Fig. 1. *r*) hat im Ganzen die Gestalt die Cuvier und Andere dem gleichen Knochen zuschreiben, es ist in der Mitte seiner Länge eingeschnürt, oben und unten verbreitert, oben mit einer zur Aufnahme des Radius dienenden seichten Vertiefung versehen, unten dagegen gewölbt. Seitlich an ihm liegt ein fast um ein Viertel kleinerer Knochen (*u*) von gleicher Gestalt, er entspricht der Ulna, ist aber von dieser am äusseren Carpusrande um etwas weniges durch das keilförmig gestaltete Accessorium (das Pisiforme Cuvier's) getrennt. Mit diesem ulnaren Knochen (os cubitale Cuv.) verbindet sich mittels einer pfannenartigen Vertiefung ein breites erst spät und dann unvollständig ossificirendes Stück (os quatrième du carpe Cuv.), welches an seiner convexen distalen Fläche einen Theil des zweiten, dann das dritte, vierte und fünfte Metacarpale trägt. An trockenen Skeleten hat dieses Stück eine geringere Ausdehnung, indem die das zweite und fünfte Metacarpale tragenden Parthieen, welche grösstentheils aus Knorpel bestehen, dann eingeschrumpft sind. Junge, 1 Fuss lange Exemplare von Alligator lucius besitzen dieses Stück fast ganz aus Knorpel und

*) op. cit. Pl. 232. Fig. 13.

**) System d. vergl. Anatomie. II. S. 462.

***) Handb. d. vergl. Anat. der Wirbelthiere. Berlin 1846. S. 144. Anm. 3. und Handb. d. Zootomie (Zootomie der Amphibien). Berl. 1856. S. 83. An diesem letzteren Orte sind die Angaben etwas von denen am früheren verschieden, worauf ich später zurückkommen werde.

mit einem rundlichen, dem Metacarpale III entsprechenden Knochenkerne versehen. Dasselbe finde ich bei jungen Individuen der Gattung Crocodilus.

Aehnlich diesem Stücke, nur schmaler und um mehr als die Hälfte dünner, findet man dem Radiale ein fünftes Carpusstück angefügt. Es trägt das erste Metacarpale und legt sich noch über eine Strecke des vorhin beschriebenen Stückes hinweg. Bei jungen Exemplaren ist es verhältnissmässig grösser als bei alten, und an trockenen Skeleten ist es, da es nur ganz wenig verkalkte Masse besitzt, völlig eingeschrumpft und kaum zu erkennen. In frischem Zustande tritt es durch die ganze Dicke des Carpus hindurch und trennt den Metacarpus vom Radiale. Der knorpeligen Beschaffenheit dieses Stückes ist es wohl zuzuschreiben, dass sowohl Cuvier als auch Tiedemann*) in der Darstellung von Crocodilhänden, die sonst im Wesentlichen mit den von mir gesehenen übereinkommen, es übersehen haben.

Die geschilderten Carpustheile sind an Weichpräparaten sehr leicht an der Oberfläche des Carpus wahrzunehmen, und scheinen bei solcher Betrachtung die einzigen zu sein. Unter dem an das Radiale (Fig. 1 B *r.*) angefügten Knorpelstücke (*c*) liegt aber noch ein fünftes resp. sechstes Carpalstück. Mit der Basis des Metacarpale I. hängt nämlich noch ein kleineres Knorpelstück (*x*) mittelst einer dünnen Lamelle zusammen, welches nach vorn scharf auslaufend, hinten dicker werdend zwischen die beiden Stücke der zweiten Reihe sich einschiebt, und die Unterfläche derselben zu einer Ebene vervollständigt. Es trägt dieses Stück einen Theil der Basalfläche des Metacarpale II.

Das letzterwähnte verborgene Carpusstück ist für die Deutung des ganzen Carpus von grösster Wichtigkeit. Obgleich ich es nur bei Alligator auffand, zweifle ich nicht daran, dass es auch den Crocodilen zukommt, deren Handskelet sonst gar nichts vom Alligator Verschiedenes bietet.

Welche Deutung den einzelnen Stücken gegeben werden müsse, gehört zu den schwierigeren Fragen, da alle Theile offenbar in ganz anderen Form- und Volumsverhältnissen als bei den Schildkröten und Eidechsen entfaltet sind, und auch ein Auffinden von Uebergängen zu jenen bis jetzt noch nicht geglückt ist. Für die erste Reihe liegen verhältnissmässig mindere Schwierigkeiten vor. Das grosse an den Radius gefügte Stück wird dem Radiale der übrigen Reptilien, das kleinere Ulnare dem Ulnare der Eidechsen homolog sein, da kein Knochen vorhanden ist, der einem Intermedium entspräche. Das dritte mehr an der Oberfläche der Hand an Ulna und Ulnare gelagerte Stück, welches mit der zweiten Carpalreihe in keiner Weise

*) Tiedemann, Oppel und Liboschitz. Naturgeschichte der Amphibien. fol. München 1817. Taf. II.

n Verbindung steht, und überdies noch die Sehnen ulnarer Beugemuskeln aufnimmt, kann nur als accessorisches Stück gelten, als welches es schon von Cuvier angesehen ward. Eigenthümlich ist die beträchtliche Vergrösserung des Radiale, welches wie auch das Ulnare den äusserlichen Charakter eines „Röhrenknochen" trägt. Man könnte aus diesem vergrösserten Volum des Radiale schliessen, dass es das Intermedium aufgenommen habe, dass also im Vergleiche zu den Salamandrinen etc. andere Vorgänge obgewaltet hätten. Eine solche nur auf das Volum eines Knochens und nicht auf den das Volum bedingen sollenden thatsächlichen Vorgang gestützte Annahme muss aber als grundlos zurückgewiesen werden. Ueberdies liegen noch Thatsachen vor, welche mit der starken Ausbildung des Radiale und der geringen Entwickelung des Ulnare offenbar in Zusammenhang stehen. Es ist das die stärkere Entwickelung des ganzen Radialtheiles der Hand im Gegensatz zum ulnaren. Ein Blick auf Taf. III. Fig. 1 A. und Fig. 2 wird zur Erkenntniss dieses Verhaltens genügen.

Es liegt also nicht einmal eine entfernte Nothwendigkeit vor, die Grösse des Radiale aus einem Verschmelzungsvorgange erklären zu müssen, und wir können begreifen, dass das Radiale, wenn es auch ursprünglich der kleinere Knochen gewesen, mit der ungleichen Entwickelung der übrigen in gleichen Vorgang eintrat, und so allmählich das Uebergewicht über das Ulnare erlangt hat. Wenn auch selbstverständlich die Verbindung des Intermedium mit dem Ulnare hier nicht mehr nachweisbar ist, so sind doch gewiss noch dieselben Gründe, die diese Verschmelzung bei vielen Amphibien festhalten liessen, in Kraft geblieben, und lassen auch hier das Ulnare noch das Intermedium mit einschliessend ansehen. In dieser Hinsicht kann das Verhältniss des Crocodilcarpus zu den niederen Formen so gedacht werden, dass die drei primordialen Stücke auch jenem zu Grunde liegen. Ulnare und Intermedium verschmelzen, um dann nur einen auch in der ersten Anlage einheitlichen Knochen vorzustellen, der, anfänglich grösser als das Radiale, später mit der Ausbildung des radialen Uebergewichtes zurücktrat, um schliesslich unter Fortsetzung dieses Vorganges dem Radiale für allemal den Vorrang zu lassen.

Die auf die beiden grösseren Stücke der ersten Reihe folgenden, könnten beim ersten Blicke als Repräsentanten der Carpalia der zweiten Reihe genommen werden, so dass ein Centrale fehlte, das erste knorpelige Carpalstück zwei, das andere theilweise verknöchernde dagegen drei Metacarpalia trüge. Zieht man aber in Betracht, dass unter dem Knorpelstücke *c* (Taf. III. Figg. 1, 2) noch ein anderes Stück verborgen ist, welches, sowohl Cuvier als Meckel u. A. unbekannt geblieben, theils dem ersten Mittelhandknochen sich verbindet, theils dem zweiten sich angelenkt hat, so kann nicht daran gedacht werden, den genannten Knorpel *c* der zweiten Reihe zuzuzählen. Als Repräsentant der zweiten Reihe ist nur der ver-

borgenliegende, vorn und hinten von *c* überragte, und dann der ulnarwärts gelagerte ossificirende Knorpel *ca* anzusehen. Der letztere zeigt auch die Nichtzugehörigkeit von *c* zur zweiten Reihe dadurch an, dass er sich eine Strecke weit unter *c* radialwärts vorschiebt, und letzteres dadurch vom Metacarpus auf eine grössere Ausdehnung hin trennt. (Vergl. Taf. III. Fig. 1 A. B.) Indem der kleinere verborgene Knorpel noch an *ca* stösst, setzt er das *c* vom Metacarpus abschliessende Verhältniss fort, und würde bei einer geringeren Ausdehnung der beiden ersten Metacarpalbasen die letzteren vollständig von *c* trennen. Zur Erklärung dieser Beziehungen habe ich das auf Taf. III. Fig. 1. B dargestellte schematische Bild eines Längsdurchschnittes des Alligatorcarpus gegeben, wo *x* den von *c* überdeckten Knorpel vorstellt. Es ist also nur das den Crocodilen eigenthümliche wieder mit der stärkeren Entwickelung der Radialseite der Hand im Zusammenhange stehende Breiteverhältniss der Metacarpalbasen, wodurch eine vollständige Trennung des Knorpelstücks *c* vom Metacarpus verhindert wird. Wenn nun das Stück *c* nicht zur zweiten Reihe des Carpus zu zählen ist, so kann es, da es auch der ersten nicht angehört, nur zwischen beide Reihen eingeschaltet gedacht werden, welches Lagerungsverhältniss dahin führt, *c* als Centrale zu deuten. Seine Lagerung am inneren Handrande entspricht der Verbreiterung des Stückes, und seine Beziehungen zu den übrigen Carpustheilen sind sonst in der Hauptsache ganz dieselben, die das Centrale bei den Amphibien wie bei den Schildkröten und Eidechsen besitzt. Hinsichtlich der beiden letzten Theile des Carpus kann kein Zweifel sein, dass sie allen fünf sonst discret vorhandenen Carpalstücken der zweiten Reihe entsprechen, so dass das erste (Fig. 1. B *x*.) einem ersten und zweiten, das zweite (*ca*) einem dritten, vierten und fünften Carpale homolog ist, welche ein einziges Stück bilden wie bei den ungeschwänzten Amphibien.

Das von mir bei Alligator lucius ausführlicher untersuchte und beschriebene Verhalten des Carpus, welches ich, soweit ich die Gattung Crocodilus (Cr. biporcatus und niloticus) untersucht habe, auch für diese bestätigt finde, stimmt am meisten mit den Angaben Cuvier's überein, wenn man in Erwägung zieht, dass dieselben wohl auf trockene, die Verhältnisse der Knorpelstücke nicht erkennen lassende Skelete begründet sein mochten. Dass letzteres der Fall war, geht auch aus der bezüglichen Abbildung der Crocodilhand im Atlas (Planche 232. Fig. 13) der „Ossemens fossiles" hervor, wo überdies das Accessorium in einer ganz unnatürlichen Lage sich findet. Etwas deutlicher sind die Verhältnisse zu erkennen in der Abbildung, die A. Camper*) vom Carpus eines Crocodils gegeben hat. Während sich die Cuvier'schen Angaben aus ungenügendem Untersuchungsmaterial

*) Annales du Museum. T. XIX. Paris 1812. Pl. 13. Fig. 22.

erklären lassen, vermag ich nicht anzugeben, auf welcher Basis die Angaben Meckel's bezüglich des Vorkommens von vier Stücken in der zweiten Reihe, sowie die von Stannius über das Vorhandensein von drei bis fünf solcher Stücke beruhen. Ich habe von diesen Theilen ebensowenig gesehen, als von einem zwischen beiden grösseren Knochen der ersten Reihe liegenden „Os lunatum", welches von letztgenanntem Autor *) angegeben wird.

Wie aus dem Vorkommen der beiden grossen Knochenstücke der ersten Reihe bei den gavialartigen Mystriosauriern zu schliessen ist, hatten diese Reptilien einen dem der lebenden Crocodilinen ganz ähnlichen Carpusbau. Aus dieser Uebereinstimmung des Ulnare und Radiale sowie des den äusseren Carpalstücken der zweiten Reihe entsprechenden Knochenkerns darf man folgern, dass auch die knorpeligen Theile des Carpus in gleicher Weise wie bei den heutigen Crocodilinen ergänzend vorhanden waren.

Begeben wir uns, nachdem die anatomischen Thatsachen festgestellt, zu einer vergleichenden Betrachtung des Carpusbaues der Crocodile, mit Berücksichtigung der bisher untersuchten Reptilien, so finden wir vor Allem zwei Verhältnisse deutlich ausgesprochen. Eine beträchtliche Entwickelung der Knochen der ersten Reihe und eine Reduction der der zweiten Reihe zukommenden Stücke. Die Knochen der ersten Reihe (Radiale und Ulnare) sind nicht nur in ganz beträchtlicher, besonders am Radiale sich äussernder Volumsentwickelung, sondern auch in ihrer histiologischen Beziehung ausgezeichnet, indem sie, gleich den langen Röhrenknochen, eine periostale Knochenlage aufweisen, die den Carpuselementen der übrigen Reptilien, etwa die langen Carpusknochen der Seeschildkröten abgerechnet, mangelt. Durch alle diese Verhältnisse entfernt sich der Carpusbau der Crocodile viel weiter von den Zuständen, die wir zum Ausgang unserer Untersuchung gewählt haben, als der aller übrigen Reptilien, und dieser Satz wird auch durch den Befund der zweiten Reihe bestätigt. Die bei Schildkröten und Eidechsen zum grössten Theil völlig discreten Carpalia, an welche die entsprechenden Metacarpalia sich anfügen, sind nur durch zwei grossentheils knorpelig bleibende Stücke vertreten, die sich nicht weiter differenziren, und von denen nur das eine eine regelmässige, im Innern einnehmende Verknöcherung zeigt. Indem so der ulnare Abschnitt der Hand nicht mit selbständigen Carpuselementen articulirt, verliert er offenbar auch an Bedeutung und es ist gewiss eine damit im engsten Zusammenhang stehende Erscheinung, dass die beiden letzten Finger keine Krallen tragen,

*) Zootomie der Amphibien. S. 83. Dass damit das Accessorium, Cuvier's Pisiforme, gemeint sein sollte, ist zwar möglich, allein dann müsste man annehmen, dass Stannius die Theile in ganz unnatürlicher Lage vor sich gehabt hätte.

schwächer entwickelte Phalangen besitzen (die Endphalangen sind sogar nur knorpelig), und dass endlich der vierte und fünfte Finger ein Phalangenstück weniger besitzt als der entsprechende Finger der Eidechsen. *) Bei Alligator ist die ulnare Verkümmerung schon am Ende des dritten Fingers bemerkbar, indem die letzten Glieder beträchtlich schlanker sind als jene des ersten und zweiten Fingers, und so die Verhältnisse des zweiten und vierten Fingers vermitteln. Es wird also hierin wiederum eine Beziehung zum Armskelete der Vögel erkannt werden dürfen, so dass die Summe der verwandtschaftlichen Verhältnisse zwischen beiderlei Abtheilungen keine ganz geringe ist. Dazu kommt noch der Umstand, dass die Verbindung der Vorderarmknochen mit Humerus und Carpus auf die gleiche von den übrigen näher stehenden Thieren abweichende Weise geschieht, indem Radius und Ulna am Ellbogen- und Handgelenk selbständige Charniere besitzen, sich somit aneinander verschieben. **)

Einen Theil der bei den Crocodilen gesehenen Eigenthümlichkeiten sehen wir wieder im Handskelete der Vögel. Der Carpus bietet in dieser Classe mit Ausnahme des Apteryx und des neuholländischen Casuar, die nur einen einzigen Carpusknochen besitzen, bekanntlich zwei Stücke dar, von welchen das eine (Taf. II. Fig. 3. *r*) dem Radius, das andere (*u*) der Ulna angefügt ist. Wir könnten sie einfach als Ulnare und Radiale bezeichnen, und damit ausdrücken, dass wir sie den auch bei Reptilien und Amphibien so genannten Knochen für homolog erachten. Da sie aber die einzigen Stücke des Carpus sind, also den ganzen in den unteren Formen der Handbildung aus neun discreten Stücken bestehenden Skeletabschnitt der Handwurzel repräsentiren, so entsteht die Frage, ob die im Vogelcarpus gegebene Reduction aus einer Verschmelzung mehrerer Stücke zu Einem (wie solches in mehrfachen Beispielen bereits oben von mir nachgewiesen ward), oder durch das allmähliche Verkümmern und endliche Ausfallen einzelner Stücke zu Stande kam. Die Untersuchung der Entwickelung der Vorderextremität der Vögel, wie

---

*) Anmerkung. Während die Gliederzahl der Finger der fünffingrigen Eidechsen folgende ist:

	I.	II.	III.	IV.	V.
	2	3	4	5	4
ist die der Crocodile folgende:	2	3	4	4	3.

**) Anmerkung. Auf das Vorkommen dieser Einrichtung bei Vögeln und Crocodilen hat Henke aufmerksam gemacht. Handb. d. Anatomie und Mechanik der Gelenke. Leipzig und Heidelberg 1863. S. 25.

ich sie vornehmlich am Hühnchen angestellt habe, giebt auf beide Fragen keine befriedigende Antwort. Es sind schon zu der Zeit der ersten Differenzirung des Knorpelskelets nur jene zwei Stücke vorhanden, und an diesen Anlagen keinerlei Spuren einer Verschmelzung erkennbar, so dass wir also nur durch die Vergleichung mit der zunächst unter den Vögeln stehenden Thierclasse zur Beurtheilung des Vogelcarpus dienende Anhaltepunkte erhoffen dürfen. Es sind aber unter den Reptilien nur die Crocodile, die eine Verkümmerung des Carpus aufweisen, und zwar in einer Weise, die dem bei den Vögeln vorhandenen Zustande entspricht. Radiale und Ulnare bilden den Haupttheil des Carpus der Crocodile, und an der Stelle einzelner die Metacarpalien tragender Stücke der zweiten Reihe sind nur zwei Knorpelstücke vorhanden, von denen das eine, kleinere von dem gleichfalls knorpelig bleibenden Centrale bedeckt wird. Ich habe hinsichtlich dieser letzteren oben auseinandergesetzt, dass wir sie als einen in der Rückbildung begriffenen Abschnitt des Carpus anzusehen haben, in welchem einmal die den Metacarpalien entsprechenden Stücke sich nicht mehr differenziren, und dann sowohl an Volum als an Textur auf niederer Stufe bleiben. In voller Entwickelung sind daher auch bei den Crocodilen nur zwei Stücke des Carpus, wenn wir wie geziemend das Accessorium nicht mit in Betracht ziehen.

Wir können somit sagen, dass in dem Vogelcarpus das bei den Crocodilen bereits angebahnte Verhalten ausgeführt ist, und vermögen von den übrigen Reptilien aus durch die Crocodile zu den Vögeln eine Entwickelungsreihe zu führen, welche freilich manche, durch die ganz geringe Kenntniss der untergegangenen Formen nothwendig entstandene Lücke aufweist. Wir müssen aber auch hier berücksichtigen, dass in jenen einander verwandten Zuständen, die wir aneinanderreihen müssen, weil uns die sie unmittelbar verbindenden Formen abgehen, uns nur die Endpunkte auf sehr differenten Stufen stehender Entwickelungsreihen vorliegen, deren in längst vergangenen Zeiten vorhanden gewesene innigere Verknüpfungen uns thatsächlich unbekannt sind. *)

---

*) Anmerkung. Die Ableitung der Verwandtschaftsverhältnisse des Baues der Organismen führt häufig auf ein Gebiet, auf dem sich ebensogrosse Wahrheiten erschliessen, als uns Irrthümer daselbst umstricken können, und nicht minder gross sind die Missverständnisse, die aus nur kurzen Andeutungen über jene Verhältnisse entspringen.

Eine ausführlichere Darlegung der oben angeführten Anschauung ist daher gewiss am Platze. Ich habe oben von Verwandtschaft der Crocodile mit den Vögeln gesprochen, von einer Ableitung der bei den Vögeln vorhandenen Organisation des Carpus von jenem der Crocodile, woraus man leicht schliessen könnte, dass ich die Vögel überhaupt als eine aus den Crocodilen hervorgegangene Lebensform mir dächte, beide einer und derselben continuirlichen Reihe angehörig, und zwischen beiden zahlreiche Uebergangsformen, die ausgestorben und deren Reste noch unbe-

Dass aber die vorgeführte Vergleichung des Carpus die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Handbildung keineswegs erschöpft hat, lehrt die nähere Untersuchung des Metacarpus und der Finger. Ich habe oben auf die Verkümmerung des ulnaren Handabschnittes der Crocodile hingewiesen. Bei den Vögeln fehlt bekanntlich der ganze ulnare Abschnitt. Vom Metacarpus entwickeln sich nur drei mehr oder minder miteinander verschmelzende Stücke. Sie sind bei Embryen ganz deutlich getrennte, isolirbare Knorpelstücke, die am carpalen Ende meist ganz innig miteinander verwachsen, und von denen das erste, kleinste Stück den beiden anderen längeren, in der Mitte ihrer Länge häufig voneinander getrennt bleibenden so sich anfügt, dass man bei blosser Kenntniss der ausgebildeten Vogelhand das erste meist einzige Glied des Daumens für das Metacarpale pollicis selbst halten könnte. (Vergl. Taf. III. Fig. 3.)

Tiedemann*) lässt den Metacarpus der Vögel nur aus zwei Knochen entstehen, und sieht den aus dem Metacarpale I gebildeten Abschnitt des gesammten Metacarpus mit Wiedemann als eine blosse Apophyse an. v. Baer**) hat dann zuerst das richtige Verhalten der Handbildung der Vögel treffend nachgewiesen, und auch auf die vor der Phalangenentwickelung stattfindende Bildung des Metacarpus aufmerksam gemacht.

Bei manchen Vögeln bleibt das Metacarpale I an einem distalen Ende eine Strecke weit frei, und ist auch am verschmolzenen Metacarpus leicht als selbständiges Skelettheil noch unterscheidbar, in keiner Weise wie eine blosse radiale Apophyse des Metacarpus sich darstellend, so z. B. bei Struthio, noch mehr bei Colymbus, wo es zugleich eine ansehnliche Länge erreicht. Diese drei schon bei Cuvier***) als selbständige Stücke angegebenen Metacarpalien nehmen ulnarwärts

---

kannt sind. Das kann aber nicht meine Meinung sein, denn wenn auch bei den Crocodilen so manche bei den Vögeln wiederkehrende Organisation sich findet, so ergeben sich ebensolche verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Vögeln und anderen Reptilienabtheilungen, und es ist für jetzt noch schwer, wenn nicht ganz unmöglich, zu sagen, welche Einrichtung für die Erkennung eines näheren Verwandtschaftsgrades den Ausschlag giebt. An der Erkenntniss jener verwandtschaftlichen Beziehungen festhaltend, möchte ich daher aus jenen Thatsachen nur den Schluss ziehen, dass die Crocodile und die Vögel von einander sehr nahe stehenden Geschöpfen ihre Abstammung ableiten, dass das beiden Gemeinsame aus einem für beide die Grundform abgebenden Zustande mit herübergenommen ist, und in einer für jede Reihe eigenthümlichen Weise unter mannichfachen Wandelungen sich verschiedengradig weitergebildet hat.

*) Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Bd. I. Heidelberg 1810. S. 240.

**) Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Erster Theil. Königsberg 1828. S. 94.

***) Leçons. Sec. Ed. T. I. p. 438.

an Länge zu. Das erste ist schon oben als das kleinste bezeichnet, das zweite und dritte wird gewöhnlich von gleicher Länge angegeben. Dem ist aber nicht so, vielmehr ist das dritte als das längste anzusehen, wenn es sich auch nicht über das Ende des zweiten hinaus erstreckt. (Vergl. Taf. III. Fig. 3). Es beschreibt einen gegen die Ulnarseite der Hand convexen Bogen und legt sich dann mit seinem Capitulum an das Capitulum des zweiten Metacarpale an, daselbst wieder mit diesem verwachsend. Diese offenbare Verlängerung des Metacarpale III ist mit einer schon beim Embryon erkennbaren dünneren, schlankeren Beschaffenheit verbunden, wodurch dieses Stück namentlich an der Hand der erwachsenen Vögel ganz beträchtlich gegen das starke Metacarpale II contrastirt.

Bei den Eidechsen wie bei den Crocodilen ist das Längenverhältniss der Metacarpusknochen ein ähnliches, die Länge nimmt gegen den dritten zu, aber während bei den Eidechsen der dritte Metacarpus ebenso stark ist wie der zweite, ist bei den Crocodilen der dritte etwas schlanker. Am meisten ist das bei Crocodilus biporcatus ersichtlich,*) weniger finde ich es bei Alligator lucius ausgedrückt. Wie bei den Crocodilen der relativ geringere Dickedurchmesser der drei ulnaren Metacarpalien, die auch an den Phalangen der Finger wahrnehmbare Verkümmerung der Ulnarseite ausspricht, so ist auch das schwache Metacarpale III der Vögel auf die gleiche Erscheinung zu deuten. Der vierte und fünfte Metacarpusknochen fehlt da gänzlich und am dritten Finger entwickelt sich nicht mehr als ein einziges Glied. Dieser letztere Umstand ist besonders deswegen von Wichtigkeit, weil dem dritten Finger der meisten Reptilien vier Glieder zukommen, während der erste nur zwei, der zweite nur drei besitzt. Die letztern Zahlenverhältnisse kehren auch bei den Vögeln wieder, wenn auch nicht bei allen, und dann besitzt der Daumen und der zweite Finger ein Nagelglied. Ein solches findet sich bekanntlich an den beiden ersten Fingern der straussartigen Vögel, dann vieler Stelz- und Schwimmvögel. Wenn wir aber auf die constanten Grössenverhältnisse der Metacarpalien der Vögel, wie geziemend, einigen Werth legen, so können wir daraus in Vergleichung mit der Mittelhand der Crocodile den Schluss ziehen, dass die drei vorhandenen Finger der Vogelhand dem ersten, zweiten und dritten der fünffingrigen Reptilien entsprechen, dass also der Ausfall nur an der Ulnarseite und nicht auch gleichzeitig an der Radialseite stattfand. Diese letztere Deutung ward von Owen**) gegeben, der wohl durch das Verhalten der Hinterextremität, vielleicht auch durch die Reduction der Gliederzahl des dritten Fingers

*) vergl. Cuvier, Ossemens fossiles. Pl. 232. Fig. 13.

**) On the Archetype etc. p. 186.

veranlasst ward, die Finger der Vogelhand als dem zweiten, dritten und vierten der Hand der Crocodile entsprechend anzusehen.*)

Mit dem Nachweise der Spuren verwandtschaftlicher Verhältnisse der Hand der Vögel mit jener der Crocodile, wie sie aus der Würdigung des Carpus und Metacarpus sich herausstellen, ist aber auch die Kluft erweitert, die zwischen Vögeln und Säugethieren besteht; denn alle jene von mir hervorgehobenen Verhältnisse des Carpus und Metacarpus sind Einrichtungen, die bei den Säugethieren nicht wiederkehren und damit bei den Vögeln ihr Ende finden.

Durch diese Vergleichung und die daraus gewonnene Erkenntniss der allerdings in der lebenden Schöpfung ausserordentlich lückenhaften verwandtschaftlichen Beziehungen, mag zugleich die morphologische Bedeutung der vorderen Gliedmassen der Vögel concreter sich darstellen, d. h. die Entstehung des Flügels aus einer Form, die mit den vorderen Gliedmassen der Crocodile wenigstens unter allen lebenden Reptilien die grösste Aehnlichkeit besass.**)

Für den Carpus der Säugethiere sind die Thatsachen bis jetzt am genauesten festgestellt, und es ist namentlich Cuvier's sorgfältigen Monographieen***)

*) Owen legt offenbar zuviel Gewicht auf die „Homotypie", auf das übereinstimmende Verhalten der vorderen Extremität mit der hinteren, welche beide einander parallel laufende Modificationen erleiden sollen. Wenn ich auch zugestehe, dass unter gleichen functionellen Verhältnissen beider Extremitäten gleiche Modificationen an ihnen auftreten können, so ist doch von vornherein noch keine Nothwendigkeit dazu vorhanden, und noch weniger macht sich eine solche da geltend, wo beiderlei Gliedmassen in verschiedene Verwendung gesetzt sind, wo jeder Theil sich selbständig den von ihnen geforderten Leistungen anpasst. In demselben Maasse als hiedurch physiologische Verschiedenheiten zwischen beideerlei Extremitäten auftreten, wird auch eine anatomische Verschiedenheit gegeben sein.

**) Anmerkung. Bereits Nitzsch (Osteographische Beiträge zur Naturgesch. der Vögel. Mit 2 Kupfertaf. 8. Leipzig 1811. p. 89) führte aus, dass dem Flügel der Vögel nur eine „Fussbildung", womit er die Bildung einer zum Gehen, Laufen etc. dienenden Vordergliedmasse mit vollständigerer Entwickelung der Finger meint, zu Grunde liegen könne. Er sagt: „Die Analogie, welche die Flügel der Vögel mit den Vorderfüssen der Säugethiere und Reptilien haben, zeigt sich auch in den Spuren von Nagel- oder Klauenbildung, welche an den Fingern jener Glieder oftmals gefunden werden. Diese Bildung macht es zugleich wahrscheinlich, dass die Urform der Flügel in der Fussform oder doch in einer, dieser sehr ähnlichen bestand; denn die Nägel gehören den Füssen an, sie haben im Kreise der Flügelfunction keine Bedeutung, und sind da wohl nur durch zweckloses Nachahmen und Ueberbleiben der Fussform." Diese der damaligen naturphilosophischen Richtung entsprungenen Anschauungen entsprechen den Thatsachen offenbar viel besser als andere ähnliche berühmterer Zeitgenossen.

***) In den „Ossemens fossiles".

zu danken, dass uns aus allen Ordnungen und einer grossen Anzahl von Familien Beschreibungen und Abbildungen jenes Skeletabschnitts vorliegen. War desshalb die Anstellung zahlreicher eigener Untersuchungen für die Säugethiere weniger geboten, als es für die Amphibien und Reptilien der Fall war, so ist dennoch eine wichtige Aufgabe zu erledigen, die bisher nur unvollständig und ungenügend unternommen war, nämlich der Versuch, die Vergleichung, die von den Amphibien aus begonnen wurde, auf die Säugethiere fortzusetzen. Die Deutung der einzelnen Stücke und die daraus sich ergebenden Folgerungen für die Beziehungen der höchsten Wirbelthierclasse zu den unteren Classen sind die beiden unzertrennlichen Theile dieser Aufgabe.

Während man bisher fast ganz allgemein die Vergleichung nur innerhalb der Classe betreibt, und, von einer anderen Auffassung der vergleichenden Anatomie ausgehend, im Säugethiercarpus die Theile des immer sehr nahe verwandten menschlichen Carpus nachwies, mag hier versucht werden, im Carpus der Säugethiere die Skeletelemente zu erkennen, die wir von den Amphibien an durch vielfache Wandelungen verfolgten. Einzelnes hat in dieser Richtung bereits Cuvier begonnen, weit mehr aber leistete Owen, in dem die Vergleichung der einzelnen Extremitätenknochen behandelnden „On Serial homology" betitelten Abschnitte seiner vergleichenden Osteologie.*) Von zahlreichen anderen Autoren wurden einfach die Namen der menschlichen Carpusknochen auf die der Säugethiere übertragen, und wo man eine grössere Anzahl von Knochenstücken vorfand, liess man die Vermehrung durch Trennung eines oder des anderen Stückes in Zwei entstehen, und erklärte die Fälle einer Verminderung aus Verschmelzung mehrerer Knochen in einen, beides ohne positiven Nachweis.

Die Anzahl der dem Carpus angehörigen Knochen erhebt sich bei den Säugethieren in höchstem Maasse auf neun, und dadurch unterscheidet sich der Säugethiercarpus vor allem von jenen der Vögel, der Crocodile und Eidechsen, nähert sich dagegen auffallend jenen der Schildkröten und Perennibranchiaten wie der Derotremen. Wir haben drei Knochen der ersten Reihe, fünf der zweiten Reihe, die Metacarpalien tragend, und endlich einen zwischen beide Reihen eingeschalteten, das Centrale zu unterscheiden. Reductionen in der Zahl, für die einzelnen Abtheilungen charakteristisch, müssen auf dieselbe Weise erklärt werden wie bei Amphibien und Cheloniern, durch Verschmelzung oder durch Ausfall, der letztere, der im ganzen nur selten vorkommt, ist durch Reductionen der Fingerzahl bedingt, oder doch damit meist verbunden, der erstere, auf bis jetzt noch nicht zu würdigenden Bedingungen fussend, die aber zweifellos mit Beziehungen des Carpus zum

*) On the Archetype etc. p. 164. — Wichtig ist auch die Tafelerklärung. p. 190.

Bewegungsmechanismus der Hand in Verbindung stehen. Die durch eine Verkümmerung einzelner Finger am Carpus sich äussernde Verringerung der Stücke ist das seltnere Vorkommen, und bleibt immer auf die Stücke der zweiten Reihe beschränkt, so dass die Zahl der Stücke in der ersten Reihe von der Fingerzahl völlig unabhängig sich darstellt. Dieselbe Unabhängigkeit erweist sich auch in Beziehung auf den Vorderarm, indem jene drei Stücke sowohl mit Radius und mit Ulna, wie auch bei dem Fehlen des distalen Endes eines dieser beiden Stücke, mit nur einem jener Knochen articuliren können.

Bei jenen Säugethieren, deren beide Vorderarmknochen den Carpus erreichen, articulirt, mittelbar oder unmittelbar, einer der drei Carpusknochen mit der Ulna, (es ist das Triquetrum des Menschen), der andere entspricht dem Radius, (Scaphoideum) und zwischen beiden findet sich, als Intermedium, das Semilunare (oder Lunatum) eingefügt. Es ist nicht schwer in diesen drei Stücken das Radiale, Intermedium und Ulnare der Perennibranchiaten, Derotremen, der Salamandrinen (im Larvenzustande) und der Schildkröten zu erkennen, wenn es auch fast durchgehend seine primitiven Beziehungen zu den Vorderarmknochen aufgegeben hat. Bei den Delphinen, nicht bei den eigentlichen Walen, zeigt es diese Beziehungen noch deutlich genug, und es ist darin bei diesen Säugethieren ein Rückfall in frühere Zustände des Carpus ausgedrückt.

Bei den Carnivoren, Insectivoren, unter den Nagethieren beim Bieber, Eichhorn, den Mäusen, Murmelthieren, beim Aguti und Capybara, beim Paca und beim Meerschweinchen, ferner bei den Volitantia*), dann bei den Monotremen, unter den Edentaten bei Orycteropus und bei Manis ist es nicht mehr als selbständiger Knochen vorhanden, sondern scheint mit dem Radiale (Scaphoideum) zu Einem Stücke vereinigt zu sein. Obgleich Untersuchungen an Embryen in sofern zu keinem Resultate führten, als Radiale und Intermedium auch in der knorpeligen Anlage durch Ein Stück vertreten waren, glaube ich doch, an der Auffassung Cuvier's hier festhaltend, jenen einzigen Knochen als zweien entsprechend ansehen zu müssen, da seine Beziehungen zu den benachbarten Stücken dieselben sind, wie sie sonst dem Radiale und Intermedium zukommen. Auch bei Halicore sind nach Cuvier nur zwei Knochen in der ersten Reihe vorhanden, indess bei Manatus das mittlere Stück

*) Anmerkung. Meckel beschreibt von den Fledermäusen höchst merkwürdige Verhältnisse des Carpus (Syst. d. vergl. Anat. Bd. II. Abth. II. S. 395), die ich wenigstens für unsere einheimischen Chiroptern nicht bestätigt finde. Die einzelnen Knochen zeigen zwar eigenthümliche Verbindungen mittelst Sattelgelenkflächen, so dass eine grosse Beweglichkeit gegeben ist, allein das allgemeine Verhalten ist in keiner Weise von dem anderer Säugethiere abweichend, wie aus der von mir gegebenen Abbildung des Carpus von Rhinolophus (Taf. III. Fig. 7) ersehen werden kann.

gesondert bleibt. So bleibt das Intermedium auch bei allen übrigen Walthieren, dann bei allen Wiederkäuern, Dickhäutern, Einhufern; unter den Edentaten bei Myrmecophaga, Dasypus, Bradypus; unter den Nagethieren bei Lepus (Taf. III. Fig. 4 *i*.); unter den Insectivoren bei Talpa (Taf. III. Fig. 6. *i*.), ein selbständiger Knochen, in gleicher Weise wie bei den Halbaffen, den Affen und dem Menschen.

Für die zweite Reihe der Carpusknochen sind wieder wenige Differenzen zu constatiren, da nur eine einzige im Carpus selbst liegende Veränderung des als ursprünglich angenommenen Zustandes vorkommt, (nämlich eine Verwachsung zweier Stücke zu Einem) und alle Verschiedenheiten in der Zahl mehr oder weniger von der Anzahl der bestehenden Finger beherrscht werden, somit von ausserhalb des Carpus liegenden Zuständen abhängig sind.

Bei allen Säugethieren kommt für das vierte und fünfte Metacarpale nur Ein Carpale vor, das Os hamatum, eine Erscheinung, für die weder bei Amphibien, noch bei Reptilien*) eine Analogie sich findet, die also für die Säugethiere charakteristisch ist.

Von den vier Carpalstücken sind die drei äusseren bei allen Säugethieren vorhanden, gleichviel wie die Ausbildung der übrigen Hand, bezüglich der Fingerzahl sich gestaltet hat. Untersuchen wir den Carpus der Pachydermen, bei welchen die Reduction der Fingerzahl eingeleitet wird, so treffen wir bei allen jene drei Knochen an. Beim Elephanten und bei Hippopotamus, dann beim Tapir trägt das Hamatum die zwei entwickelten unteren Finger, ebenso beim Daman, dem Schweine und beim Pekari. Da bei den letzteren der fünfte Finger nur schwach entwickelt ist, hebt sich die Beziehung des Hamatum zum Mittelhandknochen des vierten Fingers. Dieses Verhältniss ist beim Tapir schon angedeutet, beim Nashorn und bei Palaeotherium noch mehr hervorgetreten, da hier der fünfte Finger nur durch einen Rest des Mittelhandknochens vertreten ist. Dieses namentlich beim Nashorn sehr unansehnliche Knochenstückchen kann ich nicht mit Cuvier für ein accessorisches Gebilde ansehen, es wird vielmehr durch das Verhalten bei Palaeotherium**) (Pal. minus) zweifellos dem Metacarpus beizuzählen sein, in welcher Richtung auch

---

*) Anmerkung. Wenn Owen angiebt, dass er bei alten See-Schildkröten zuweilen ein Verschmelzen der beiden bei den Säugethieren das Hamatum bildenden Carpalia beobachtet habe, so kann dieser Fall, da er keine Regel voraussetzt, nicht ohne Weiteres hieher bezogen werden, um so mehr als auch das Carp.[3] (Capitatum) von Owen bei Chelone Mydas, mit jenen beiden äusseren sich verbindend, getroffen ward. (Vergl. Archetype, p. 191).

**) Vergleiche Cuvier, Ossemens fossiles. Pl. 145. — Bei anderen Palaeotherien erscheint das Rudiment des Metacarpus V ähnlich wie beim Rhinoceros, so bei Pal. crassum. Oss. foss. Pl. 139. Fig. 1. *k*.

Meckel sich äusserte. Aehnlich ist auch beim Rinde das Metacarpale V ein rudimentäres griffelförmiges Knochenstück, welches anscheinend nicht einmal das Hamatum mehr erreicht.

Mit dem Schwinden des fünften Fingers geht das Hamatum noch Beziehungen ein, die jenseits seiner ursprünglichen Bedeutung liegen. Es betheiligt sich nämlich an der Verbindung des dritten Mittelhandknochens mit dem Carpus. Sehr auffallend ist dies Verhalten bei den Einhufern, deren einzig entwickelter Mittelfinger fast mit einem Dritttheile seines Metacarpale ans Hamatum sich anfügt. Ausserdem trägt er nur noch das äussere Griffelbein, das rudimentäre Metacarpale IV. Dieses Verhalten zum Metacarpale III wird durch die bei den Schweinen, bei Palaeotherium und bei Rhinoceros gegebenen Zustände vermittelt, welch' letzteres schon an einer ansehnlichen Fläche jene Verbindung aufweist, so dass ein ganz allmählicher Uebergang zu der auffallenden Einrichtung der Einhufer vorhanden ist.

Für die übrigen Knochen der zweiten Reihe bemerke ich, dass Carpale[3] und [2] bei den Pachydermen durchgehend vorhanden sind; das Carpale[3] (Capitatum) trägt den überall am meisten entwickelten Mittelfinger, das Carpale[2] (Trapezoideum, Multangulum minus) hat ausser dem zweiten Finger immer noch ein eigenthümliches Knochenstück angefügt, welches von Cuvier in den einzelnen Fällen sehr verschieden beurtheilt wurde. Bei Hyrax wurde dieses dem Trapezoidbeine ansitzende Stück als Trapezbein erklärt, wo dann der diesem angefügte kleine Knochen das Rudiment eines Metacarpale I wäre. Bei Hippopotamus, wo es in ganz gleicher Lage sich findet, erwähnt es Cuvier als „petit os pointu assez semblable à un pisiforme", während ein bei Rhinoceros vorhandenes, welches weiter nach oben gerückt ist, und fast zwischen Radiale und Carpale[2] erscheint, als „tient lieu du pouce" betrachtet wird. Noch eigenthümlicher ist das vom Trapezoid getragene Stück beim Elephanten. Es ist hier ein länglicher, oben und unten breiterer, in der Mitte dünnerer Knochen, der völlig in der Reihe der Metacarpalia liegt, und dem noch zwei, ein grösserer mit einem kleineren terminalen, sich verbinden. Cuvier und Meckel fassen ihn als Trapezbein auf. Auch beim Tapir ist noch ein Knochen nach aussen am Carpale[2] befestigt, der aber noch mit dem Metatarsale II in Verbindung steht; bei den Schweinen wie bei Dicotyles fehlen derartige Knochen. Es entsteht nun die vor der Beurtheilung dieser Knochen zu erörternde Frage, ob alle diese Gebilde gleichartige sind, oder ungleichartige, bald Elemente des Carpus, und damit dem Carpale[1] (Trapezium) entsprechend, bald Elemente des Metacarpus in rudimentärer Form vorstellend. Hier ist zunächst zu bemerken, dass durchaus kein zwingender Grund besteht, alle jene Knochen für identisch zu halten, ihre Form- und Lagerungsbeziehungen sind dazu viel zu mannichfaltig und zu verschieden, aber daraus erwächst auch kein Beweis

für die typische Verschiedenheit. Sehen wir also wie weit für die einzelnen Fälle die Untersuchung uns führen kann.

Am einfachsten scheinen die Verhältnisse beim Elephanten zu liegen. Der von den genannten Anatomen als Trapezium erklärte Knochen articulirt nur mit dem Trapezoid, liegt weit entfernt vom Radiale, und ist, wie oben erwähnt, in gleicher Reihe mit dem Metacarpus. Ein so gänzlich aus der Reihe gerücktes Carpale ist ganz ohne Analogie. Wenn wir nun den Knochen als Metacarpale ansähen, so würde das zwar noch durch die Form des Knochens bedeutend unterstützt, aber dann würde das Carpale[1] dem Elephanten fehlen, oder es würde als mit dem Carpale[2] verschmolzen anzusehen sein. Für solche Verbindungen von Carpalknochen einer und derselben Reihe sind vielfache Belege von mir gegeben worden, und im Hamatum haben wir sogar einen für die Säuger durchgreifenden Fall. Es wäre sonach beim Elephanten ein vollständiger, zweigliedriger, nur an Volum reduzirter Daumen vorhanden, dessen Metacarpale mit dem des zweiten Fingers an ein und dasselbe Carpusstück angefügt ist. Was bezüglich der Lagerungsverhältnisse des in Frage gewesenen Knochens beim Elephanten vorgebracht wurde, gilt auch für Hyrax und Hippopotamus. Es ist auch da der dem Trapezoideum angefügte kleine Knochen nur als rudimentäre Metacarpale zu verstehen, und es würde auch bei diesen Pachydermen-Gattungen allen vom Carpus geltenden Thatsachen widerstreben, wenn man ihn als ausgestossenes Carpale[1] betrachten wollte. Es ist also bei Hyrax mit dem Metacarpusrudiment des Daumens nur ein Phalangenrest in Verbindung, bei Hippopotamus fehlt auch dieser, und damit stellt sich in der Rückbildung des Daumens vom Elephanten aus eine continuirliche Reihe her. — Es bleibt somit nur noch für Rhinoceros und den Tapir die Erklärung zu geben. In beiden zeigt sich der fragliche Knochen mit mehreren Theilen des Carpus in Zusammenhang, immer mit Trapezoideum und Scaphoideum (Radiale). Das möchte ihn als Trapezium (Carpale[1]) deuten lassen. Aber dennoch nehme ich Anstand, es zu thun, erstlich ist bei den übrigen Dickhäutern kein Carpale[1] nachweisbar, zweitens zeigt er selbst bei beiden genannten Thieren eine ziemliche Verschiedenheit in der Lagerung, indem er bei Rhinoceros ganz vom Metacarpus entfernt ist, beim Tapir eine Strecke weit über's Metacarpale II hinwegragt, so dass, wenn man denselben Grad der Verschiedenheit weiter fortgesetzt annähme, man ganz dieselben Verhältnisse fände wie beim Hippopotamus. Ohne also geradezu behaupten zu wollen, dass jener Knochen im Nashorn- und Tapir-Carpus einem ersten Metacarpusrudiment entspräche, muss ich doch eine solche Annahme für höchst wahrscheinlich halten.

Einen ferneren Beleg für die Richtigkeit meiner Meinung liefert der Carpus der den Pachydermen verwandten Sirenen. Bei Manatus sind nur drei discrete

Carpalia der zweiten Reihe vorhanden, welche fünf Metacarpalia tragen, der rudimentäre, aber unverkennbare Metacarpusknochen fügt sich hier mit dem des zweiten Fingers an denselben Carpusknochen, welcher somit Carpale[1] und [2] zugleich sein wird. Bei Halicore ist die ganz gleiche Beziehung der Metacarp. I und II gegeben. Hier wird sogar Hamatum und Capitatum, also Carpale[5, 4, 3] durch ein einziges Knochenstück vorgestellt, so dass in der zweiten Carpusreihe nur zwei Knochen liegen. Bei den Einhufern und den Kameelen unter den Wiederkäuern bleiben Hamatum, Capitatum und Trapezoideum als gesonderte Stücke bestehen; bei den übrigen Wiederkäuern ist das Trapezoideum nur während des Fötallebens ein besonderes dem Capitatum angelagertes Knorpelstückchen, welches später durch einen selbständigen Knochenkern ossificirt und bei neugebornen Thieren schon ganz mit dem Capitatum vereinigt ist. Ich habe diesen Vorgang, den auch Meckel anzunehmen scheint, ohne sich bestimmter zu äussern, ob er ihn wirklich gesehen oder nur vermuthe, bei der Ziege und beim Rinde beobachtet. Es gehört also das Vorkommen von drei Knochen in der zweiten Reihe des Carpus zu den Eigenthümlichkeiten der Hufthiere, die durch alle in der Fingerbildung ausgeprägten Modificationen der Vorderextremität sich erhält.

Bei den mit den Pachydermen verwandten Walthieren herrscht im Carpusbaue eine so beträchtliche Verschiedenheit, dass es nicht leicht ist, das mit den übrigen Säugethieren Gemeinsame von dem erst innerhalb dieser engeren Abtheilung Hinzugekommenen abzulösen. Diese Verschiedenheiten treffen gerade den zweiten Abschnitt, während der erste gewöhnlich die drei typischen Stücke besitzt, die bei Delphinen durch die theilweise Einlagerung des Intermedium (Lunatum) zwischen die Enden von Radius und Ulna sogar noch die ganz primordialen Verhältnisse bieten. Bei Hyperoodon *) wie nach Cuvier bei Balaena, finden sie sich schon in einer gleich scharf gegen die Vorderarmknochen abgegrenzten Reihe, und beim Zwergwal **) scheint Lunatum und Triquetrum durch ein einziges Stück repräsentirt zu werden, so dass wie bei Halicore nur zwei Stücke der ersten Reihe angehörig sind. — Was die zweite Reihe angeht, so sind nur bei Hyperoodon vier und zwar gleichartige und grösstentheils knorpelige Stücke vorhanden, die wie bei den übrigen Säugethieren zu deuten sind. Bei Balaena hat sich ihre Anzahl um Eines vermindert. Bei Delphinus dagegen existiren deren nur zwei, da ich das von

---

*) W. Vrolik, Natuur- en ontleedkundige Beschouwing van den Hyperoodon. Haarlem 1848. 4. p. 50. Taf. III.

**) Eschricht, Untersuchungen über die nordischen Wallthiere. 1. Band. Leipzig 1849. fol. Taf. VII. Fig. D.

Cuvier*) als dritter Carpusknochen betrachtete Stück an der Radialseite besser als Metacarpale des ersten Fingers ansehe, wie es auch von Cuvier selbst in der Erklärung der Tafel (Pl. 224. Fig. 22) als „Metacarpien du pouce" aufgeführt ward. Die zwei Carpalstücke der zweiten Reihe, die auch bei Balaena — nach Eschricht's Abbildung von dem Brustflossenskelet eines Keporkak-Fötus — bestehen, und wegen geringer Quer-Entwickelung den ersten Metacarpalknochen zum grossen Theile sich mit dem Scaphoideum verbinden lassen, werden aus den bei den Manatis und bei den Pachydermen vorkommenden Reductionen zu erklären sein. Mit der geringeren Bedeutung der einzelnen Finger schwindet die Selbständigkeit der sie tragenden Carpustheile. Der höchste Grad dieser Reduction trifft sich beim Zwergwal, wo die beim Keporkak, nach Eschricht's Zeichnung, wie bei Delphinus noch getrennten beiden Carpalia durch ein einziges, allerdings grösseres und sehr in die Quere gezogenes Stück vorgestellt werden, welches noch im fötalen Zustande ohne Trennungsspur erscheint. Es ist somit von Hyperoodon aus eine Reihe der Zahlenreduction der Carpalia zu erkennen, die bis zum Vorkommen eines einzigen Stückes an der Stelle von vieren führt. Die Vorstellung, dass diese Reduction durch Verschmelzungen vor sich ging, kann aber nur dann für diese Fälle Geltung haben, wenn man sich die Verbindung mehrerer Stücke zu Einem nicht im Laufe der individuellen Entwickelung denkt, sondern während grosser Entwickelungsperioden, denn es ist in keinem der Reductionsfälle für die Annahme des Bestehens einer embryonalen Trennung ein Anhaltepunct vorhanden. Wenn wir also das einzige Carpalstück der zweiten Reihe beim Zwergwal als vieren entsprechend betrachten, sa darf damit nicht der Gedanke verbunden werden, dass in der Anlage dieses Stückes vier getrennte Theile vorhanden gewesen wären, die sich zu Einem vereinigt hätten. Ein solches Getrenntsein der Stücke wird vielmehr nur für jene uns unbekannten, vielleicht auch unbekannt bleibenden Formen zu supponiren sein, aus denen die mit Reductionen versehenen Formen sich ableiten.

In den anderen Säugethierordnungen ist das Vorhandensein von vier Stücken in der zweiten Reihe die Regel, indem das Carpale[1] (Trapezium) selbst da sich findet, wo der Daumen bis auf einen unansehnlichen metacarpalen Ueberrest geschwunden ist. Die Form- und Grössenverhältnisse der einzelnen Knochen, die wie auch sonst den übrigen Verhältnissen beigeordnet sind, halte ich nicht für meine Aufgabe hier auseinanderzusetzen.

Noch habe ich des neunten der primitiven Carpusstücke zu gedenken, des Os centrale, welches unter Amphibien wie Reptilien verbreitet war. Obgleich Owen**) zuerst seinen morphologischen Werth erkannt hat, indem er es mit dem

*) Ossemens fossiles. T. VIII. P. II. p. 145.

**) On the Archetype etc. p. 191.

gleichen Stücke der Schildkröten verglich, betrachtete er es doch nur als ein abgelöstes Stück des Scaphoideum. Bei den Säugethieren tritt es nur in wenigen Abtheilungen auf. Es fehlt den Hufthieren gänzlich, ebenso den Cetaceen, den Carnivoren, Volitantia, Marsupialia, Monotremen und Edentaten. Bei den Nagethieren kommt es sehr verbreitet vor, wie schon Cuvier angegeben, der es für ein losgelöstes Stück des Carpale 3 (Capitatum) ansah. Dass wir es nach dem früher von mir Mitgetheilten ganz anders beurtheilen müssen, und in ihm ein aus einem früheren Zustande stammendes ächtes Carpuselement erkennen müssen, halte ich über jedem Zweifel stehend. Wo es aber in den Fällen, wo es fehlt, hingekommen, ist noch nicht ermittelt. Meine Bemühungen durch Untersuchung von Embryen, sowohl des Menschen, als vieler Säugethiere, einen Fingerzeig zu erhalten, waren alle vergeblich und ich kann nur sagen, dass weder für die Annahme seiner Verbindung mit dem Capitatum (Cuvier), noch mit dem Scaphoideum (Owen) Gründe bestehen. Bei den Nagethieren hat es zuweilen insofern einige seiner früheren Beziehungen verändert, als es meist nur zwischen drei Knochen des Carpus eingebettet ist, also nicht mehr in dem Verhältnisse central, wie bei den Amphibien. Bei Hydrochoerus (Taf. III. Fig. 5. *c.*) ist es in einen einspringenden Winkel des Capitatum gebettet, und verbindet sich ausser diesem nur noch mit dem Trapezoideum und dem Scaphoideo-lunare, man könnte es so für einen Theil des Capitatum nehmen. Bei anderen aber, z. B. bei Lepus (Taf. III. Fig. 4. *c.*) wird es von sämmtlichen Carpusknochen umgrenzt, hat somit seine ursprünglichen Beziehungen festgehalten. Unter den Insectivoren hat es beim Maulwurfe (Fig. 6. *c.*) wiederum eine beschränktere Umgrenzung, es liegt keilförmig, mit der breiteren Basis ans Scaphoideum grenzend, zwischen Capitatum und Trapezoideum, und konnte so von Meckel der zweiten Carpusreihe zugezählt werden.

Bei den Affen wird das Centrale als regelmässiges Vorkommen angegeben. Cuvier sagt: „Le carpe des singes a un os de plus que celui de l'homme.“ Auch die Halbaffen besitzen es, wie aus den Monographieen von Fischer*), Burmeister**) und Van Campen***) hervorgeht. Beim Orang hat es Vrolik zuerst nachgewiesen, nachdem frühere Autoren, darunter Camper und Owen den Orangcarpus als mit dem menschlichen mehr oder minder übereinstimmend dargestellt hatten. Vrolik†) giebt es auch beim Gibbon an. Beim Chimpansee fehlt es.

Bezüglich des Pisiforme habe ich mich schon oben mehrmals ausgesprochen; es fehlt den Manatis und Delphinen, ist bei den Robben und Faulthieren bekannt-

*) Anatomie der Maki. Frankfurt a/M. 1804 4.

**) Beiträge zur näheren Kenntniss der Gattung Tarsius. Berlin 1846. 4.

***) Ontleedkundig onderzoek van den Potto van Bosman. Amsterdam 1859. 4.

†) Recherches d'Anatomie comparée sur le Chimpansé. Amsterdam 1841. fol.

lich sehr klein, und wechselt auch vielfach in Umfang und Gestalt, sowie in seinen Lagerungsverhältnissen zum Os triquetrum. Wenn es auch in vielen Fällen, besonders da, wo es von calcaneusartiger Ausdehnung ist, einen functionell wichtigen Theil des Carpusskelets vorstellt, so ist doch nicht zu vergessen, dass es einen der ursprünglichen Zusammensetzung des Carpus Fremden, einen gewissermassen erst erworbenen Theil vorstellt, wie das Os falcatum an der Radialseite der Hand des Maulwurfs (Taf. III. Fig. 6. *f*.), oder andere weniger constante Sesambeinbildungen an der Volarfläche.

Der Einblick in die Verhältnisse des Carpus der Wirbelthiere zeigt uns eine Entwicklungsreihe von niederen zu höheren Organisationen. Unter den Amphibien sind es bei den Perennibranchiaten und Derotremen platte, mosaikartig mit einander verbundene Knorpelstücke, die den Carpus zusammensetzen, ohne ausgesprochene Gelenkconstructionen einzugehen. Acht, oder, wenn wir uns die Hand dieser Thiere fünffingerig denken, neun an der Zahl, bilden sie das Material aus welchem durch histiologische und gestaltliche Differenzirung und vielfältigen Wechsel des Volums, sowie der gegenseitigen Beziehungen, die vielartigen Carpusbildungen der grösseren und kleineren Abtheilungen der Wirbelthiere hervorgehen, jede wieder in ganz besonderen Verhältnissen zu den Bewegungen der Hand, und dadurch in bestimmten Beziehungen zum Gesammtorganismus.

Die Ruderhand der obengenannten Amphibien erhält in ihrem carpalen Theile einige Veränderungen bei den nur theilweise im Wasser lebenden Salamandrinen. Der Knorpel der Carpusstücke verkalkt, und zwei Stücke, Ulnare und Intermedium verbinden sich zu einem einzigen. Das Radiale wie das Centrale behält seine Beziehungen, aber fast beständig tritt Eines der vier sonst je Ein Metacarpale tragenden Stücke ausser Beziehungen zu jenen.

Bei den ungeschwänzten Amphibien ist vor Allem eine grössere Individualisirung aller einzelnen Stücke bemerkbar. Keines ist mehr dem andern gleich, selten eines dem anderen ähnlich gestaltet. Gelenke, Köpfe und Pfannen, sind an den einzelnen Stücken entwickelt. Das Intermedium ist definitiv verschwunden, wahrscheinlich schon in den Uebergangsstufen mit dem Ulnare vereinigt. Das Centrale rückt an den inneren Rand des Carpus, kann sogar in die erste Reihe scheinbar eintreten (Bufo), die fünf Carpalia der zweiten Reihe, fast immer von ungleicher Grösse (Pelobates, Bombinator), gehen häufig Verbindungen unter einander ein, das vierte mit dem fünften, oder das dritte mit beiden (Rana, Bufo).

Bei den Reptilien sind es die Schildkröten, die bezüglich der Zahl und Anordnung ihrer Carpusstücke an die Perennibranchiaten Anschluss bieten. Aber

jedes einzelne Stück ist formell eigenthümlicher entwickelt, und von innen her wirklich ossificirt. Bei den Land-, Fluss- und Sumpfschildkröten sind die Carpusstücke von geringer Oberfläche-Ausdehnung bei den Seeschildkröten werden sie durch grössere Verbreiterung zur Bildung der Ruderhand verwendet. Verwachsungen einzelner Stücke sind nicht selten, das Centrale verbindet sich zuweilen mit dem Radiale, das Carpale [4] der zweiten Reihe mit dem Carpale [5] zu einem das constante Hamatum der Säugethierhand in vereinzeltem Falle vorbildenden Stücke.

Den Carpus der Eidechsen charakterisirt der Mangel des bei Schildkröten beständigen Intermedium; es ist dieses Stück wohl wie bei den Salamandrinen und Anuren in das Ulnare eingegangen. Das Centrale dagegen besteht, nur in seiner Gestalt verändert, und meist noch zwischen Radiale und Ulnare mit scharfer Kante sich einschiebend, fort. Die fünf Carpalia der zweiten Reihe schwinden nur theilweise mit der Reduction der Finger bei den Scincoiden, und sind sonst, wie immer auch sie an Grösse von einander differiren können, regelmässig nach den Metacarpalien vertheilt. Nur die kleineren Stücke solidificiren durch Verkalkung, die meisten verknöchern von den Wänden weiter Markcanäle aus.

Unter allen Reptilien am schwierigsten auf die bei den Amphibien erkannte einfachere Form, die ich vielleicht am Ende der Untersuchung als Grundform bezeichnen darf, zurückführbar, ist der Carpus der Crocodile. Das Intermedium ist nie discret vorhanden, dass es ins Ulnare eingegangen, ist nur durch Vergleichung mit den niederen Zuständen zu erschliessen. Radiale und Ulnare bilden die mächtigsten Theile, sie verknöchern frühzeitig und vollständig. Das Radiale ist das ansehnlichste von beiden, und hat ein breites dünnes knorpeliges Centrale an einem Ende sitzen, unter welchem ein kleineres Carpalstück, mit den ersten und zweiten Metacarpale in Beziehung verborgen, während ein zweites, grösseres theilweise verknöcherndes gegen die Ulnarseite des Carpus hervor zu Tage tritt. Letzterem sind in der Regel die drei letzten Metacarpalia angefügt. Diese beiden Carpalstücke entsprechen den fünf getrennten der Eidechsen und Chelonier. Der Mangel ihrer Sonderung in Einzelstücke, wie ihre relativ geringe Grösse, sowie die grossentheils knorpelige Beschaffenheit, Verhältnisse, die auch für's Centrale gelten, weisen nach, dass der ganze Endabschnitt des Crocodilearpus eine geringe Ausbildung besitzt, im Vergleiche zum homologen Theile der Eidechsen und Schildkröten sogar in einer regressiven Umwandlung sich findet. Bei allen genannten Ordnungen der Reptilien treten noch neue Theile an den Carpus heran. Sesambeine finden sich am Ulnar- und Radialrande des Carpus der Schildkröten. Das ulnare Sesambein, bald mit der ersten, bald mit der zweiten Reihe des Carpus verbunden, erhält Beständigkeit bei den Eidechsen und Crocodilen, wo es nie der zweiten Reihe angehört.

An den Carpus der Crocodile lassen sich die Verhältnisse des Carpus der

Vögel anknüpfen. Zwei Knochen (dem Hauptstücke des Crocodilearpus entsprechend) bilden den ganzen Carpalabschnitt der Hand, indem weder vom Centrale noch von Carpalien der zweiten Reihe eine Spur vorhanden ist. Damit ist also ausgeführt, was bei den Crocodilen sich im Beginne zeigte.

Für die Säugethiere können die Verhältnisse des Carpus weder aus den bei Vögeln noch bei Crocodilen und Eidechsen vorhandenen Zuständen erläutert werden. Nur da wo die drei Stücke der ersten Reihe, dann das Centrale und die einzelnen Metacarpus-tragenden Carpalia sich finden, ergeben sich Anschlüsse, denn alle jene Stücke sind bei Säugethieren vorhanden. Radiale (Scaphoideum) und Intermedium (Lunatum) sind oft miteinander verschmolzen (z. B. bei Raubthieren, Nagern, Chiroptern). Das Centrale ist nur bei einigen Nagern, Insectenfressern und den meisten Affen vorhanden, aber fast in den gleichen Beziehungen wie bei den Amphibien, und von den fünf Carpalien der zweiten Reihe bleiben nur die drei ersten discret, das Trapezium, Trapezoideum und Capitatum vorstellend, indess die Stelle der beiden letzten, ulnaren, stets durch ein einziges Stück, das Hamatum, vertreten wird. Alle Modificationen in der Zahl, Grösse und den speciellen Formverhältnissen sind jenen allgemeinen Verhältnissen untergeordnet und fallen zusammen mit der Verschiedenheit der functionellen Beziehungen der Extremität.

Zweiter Abschnitt.

Vom Tarsus.

Den Ausgangspunct, den ich zu einer vergleichenden Darstellung der Hinterextremität wähle, bilden wiederum die Amphibien. Allen bisher gemachten Erfahrungen zufolge lassen sich von den Fischen aus durchaus keine klaren Uebergänge in die Extremitätenbildung der höheren Wirbelthiere nachweisen, und wenn man auch an der Hand der Analogie mancherlei, namentlich in Beziehung auf die Entwicklung der Extremität Uebereinstimmendes zu erkennen glauben möchte, so fehlt doch durchweg ein sicherer Boden und man muss gestehen, dass alle die Fische herbeiziehenden Vergleichungen, gerade in Betreff der Hinterextremität, höchst willkürlicher Natur sind und mehr in instinctiven Vorstellungen, als in beweisenden Thatsachen wurzeln. Ich beziehe mich hier auf das, was ich beim Carpus ausführlicher vorgetragen, und möchte ihm für den Tarsus die gleiche Geltung sichern.

Wenn wir so eine grosse Abtheilung von Wirbelthieren wegen Mangel an Verbindungsgliedern zur Zeit noch ausschliessen müssen, so gelingt es dagegen für alle übrigen Wirbelthiere einen continuirlichen Bildungsgang nachzuweisen und die zahlreichen Verschiedenheiten, welche die Tarsusbildung der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere aufweist, auseinander abzuleiten.

Die Skelettheile des Ober- und Unterschenkels habe ich ebensowenig wie vorher die des Ober- und Unterarmes zum speciellen Vorwurf genommen und nur da ihre Verhältnisse berührt, wo sich auch für sie Neues und Wichtiges herausstellte. Dasselbe gilt vom Mittelfuss und den Phalangen.

Unter den Amphibien sind es wiederum jene, welche auch beim Carpus wegen der weniger nach bestimmten Richtungen hin modificirten Extremitäten den Anfang machen konnten: die Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandrinen. Bis auf eine einzige Ausnahme (Proteus) waltet hier eine grosse Uebereinstimmung. Die Zahl der Tarsusstücke beläuft sich bei Ausbildung von fünf Zehen durchweg auf neun, nur bei Proteus findet sich eine viel geringere Zahl, die nicht blos aus

der Reduction der Zehen zu erklären ist. Ich finde drei Fusswurzelstücke, die sämmtlich knorpelig persistiren, (Taf. IV. Fig. 1), Eines davon (*t*) verbindet sich mit der Tibia, nimmt auch einen Theil der Basis des einen Metatarsale auf, und ist mehr in die Länge als in die Breite entwickelt. Ein zweites Stück (*f*) fügt sich an das untere Ende der Fibula und an einen Theil der Tibia, nach abwärts trägt es das dritte Stück (*ta*), welches das innere Metatarsale zum grossen Theile, das zweite oder äussere Metatarsale dagegen vollständig sich angefügt hat. Diesen Befund, den ich an zwei Exemplaren bestätigt finde, treffen wir im Widerspruche mit den Angaben Meckel's,*) der für Proteus zwei Reihen von Fusswurzelstücken annimmt, noch mehr aber mit der von Owen**) gegebenen Darstellung. Darnach kommen Proteus fünf Tarsusstücke zu, die in drei Reihen sich lagern. Es ist anzunehmen, dass diese Darstellung nicht der Natur entnommen wurde, vielmehr eine schematisch construirte ist. — Eine bestimmte Deutung des Tarsus von Proteus muss ich gänzlich unterlassen, denn ich kann keine Beziehungen zu den bei den nächsten Verwandten wahrgenommenen Einrichtungen auffinden und ziehe vor, diese Frage noch offen zu lassen und nur das Eine darüber zu äussern, dass bei der Verkümmerung der Zehen, einer Reduction von fünf auf zwei, auch gewiss Tarsusstücke verschwunden sind, während andere bei dem geringen functionellen Werthe der beiden vorhandenen Zehen sich untereinander vereinigt haben können. So kann das Stück *t* aus einer Vereinigung des Tibiale mit einem Carpale der zweiten Reihe, wie es sich z. B. bei Triton findet, entstanden sein und dadurch Beziehungen zum Metatarsus erlangt haben. *f* mag das Intermedium und Fibulare zusammen vorstellen, und *ta* aus den Centrale und Tarsalien der zweiten Reihe hervorgegangen sein. Ueber die Beziehungen der rudimentären Extremitäten zu den vollkommener entwickelten habe ich mich oben beim Carpus ausführlicher ausgesprochen, und will auch von hier aus darauf verweisen. Vielleicht lässt die Zukunft uns noch jene Formzustände erkennen, welche den Extremitätenbau von Proteus zu deutlicherem Verständnisse bringen.

Bei den übrigen geschwänzten Amphibien finden sich unserer Einsicht zugänglichere Verhältnisse. Die oben erwähnten neun Stücke zeigen sich entweder nur im vorübergehenden Zustande, während des Larvenlebens, oder bleibend in folgender Anordnung. Ein Stück correspondirt der Tibia, ein anderes der Fibula und ein drittes liegt zwischen beiden. Die beiden dem Unterschenkelknochen angefügten will ich als Tibiale und Fibulare, das dazwischenliegende als Intermedium bezeichnen. Fünf Stücke tragen die fünf Metatarsalia, sie sollen nach Analogie des beim Car-

*) System der vergl. Anatomie Th. II. Abth. 1. S. 487.

**) On the Archetype. Pl. II. Fig. 10. 68.

pus Vorgeführten als Tarsalia mit den bezüglichen Zahlenexponenten unterschieden werden. Zwischen der Reihe dieser fünf Tarsalia und der von den drei erstgenannten Stücken gebildeten Reihe liegt ein neuntes Stück, welches ich wiederum dem Carpus analog als Centrale benennen will. So finde ich die Vertheilung und Lagerung bei neugebornen Larven des gefleckten Erdsalamanders (Taf. IV. Fig. 2), da nicht nur die ganze Fusswurzel noch ohne jegliche Verkalkung ist, sondern auch das zwischen den Knorpelstücken befindliche Gewebe als indifferent erscheint, aus weichen, rundlichen oder spindelförmigen Zellen gebildet. So finde ich auch das Verhalten des Tarsus bei ausgewachsenen Exemplaren von Siredon und Menopoma. Es könnte sofort eine Vergleichung dieser einzelnen Stücke mit denen des Säugethiertarsus vorgenommen werden, da aber alle Tarsalelemente noch durchaus von jenen Beziehungen ferne sind, die sie in der höchsten Wirbelthierclasse erhalten, so halte ich die Anwendung der dem menschlichen Tarsus entnommenen Bezeichnungen für unstatthaft, sie ist auch geradezu unmöglich, da hier noch Theile existiren, aus deren Vereinigung erst Stücke des Säugethiertarsus hervorgehen.

Was die speciellen Verhältnisse des Tarsus zunächst von Siredon angeht, so sind hier alle Stücke völlig knorpelig und in gleichartiger Verbindung untereinander, (Taf. IV. Fig. 7). Das Fibulare (*f*) ist das grösste, das Tibiale (*t*) das kleinste der vordersten Reihe, das Intermedium (*i*) schiebt sich wenig zwischen die distalen, gleichfalls knorpelig bleibenden Enden von Tibia und Fibula ein. Die fünf Tarsalia ordnen sich bogenförmig um den innern und unteren Rand des Centrale und Unterrand des Fibulare. Das Tarsale^2 ist das grösste, es trägt das Metatarsale I und II, so dass das Tarsale^1 keine directen Beziehungen zu dem ihm zugehörigen Metatarsale hat, und es diesem ganz fremd schiene, wenn nicht an den Larven des Salamander (Fig. 2), auf's Deutlichste zu erkennen wäre, dass dem Tarsale^1 das Metatarsale I zukomme. Die übrigen drei Tarsalia sind fast quadratisch gestaltet und jedem ist genau das betreffende Metatarsale angefügt.

Ganz übereinstimmend mit Siredon finde ich den gleichfalls knorpelig bleibenden Tarsus von Menopoma (Taf. IV. Fig. 6). Das Intermedium (*i*) trägt hier noch deutlicher die bei den Salamanderlarven vorhandenen Beziehungen zu den beiden Knochen des Unterschenkels, indem es weit zwischen jene emporragt. Das Tibiale ist relativ grösser als bei Siredon, aber das Fibulare ist auch hier das grösste Stück. Um das quergestellte Centrale lagern sämmtliche übrigen Tarsusstücke mit Ausnahme des Tarsale^5, welches durch das weiter nach oben sich drängende Tarsale^4 davon abgeschlossen ist. Das Tarsale^1 trägt nur einen kleinen Theil des Metatarsale I, welcher zum grösseren Theile dem breiten Tarsale^2 ansitzt.

Bei Cryptobranchus ist die Gestaltung des Tarsus ähnlich wie bei

Menopoma, und es besteht derselbe aus platten, pflasterartig aneinander gefügten Stücken, wie aus der Darstellung von Schmidt, Goddard und J. van der Hoeven*) hervorgeht. Die Zahl der Stücke beträgt jedoch zehn, und wenn ich dieselben mit denen von Siredon, Menopoma und den Salamandrinen vergleiche, so möchte es scheinen, als ob das Centrale durch zwei gesonderte Stücke vertreten wäre.

Etwas abweichend ist der gleichfalls noch knorpelige Tarsus von Menobranchus (Taf. IV. Fig. 5) gebildet; da Tibia und Fibula mit ihren distalen Enden einander berühren, schiebt das Intermedium sich nicht trennend zwischen beide Unterschenkelknochen ein, sondern bildet nur einen gegen beide Knochen gerichteten Vorsprung. Tibiale und Fibulare sind in der Form wenig von denen bei Siredon verschieden, aber das Fibulare zeigt sich eine Strecke weit mit dem Intermedium continuirlich verbunden, was namentlich von der dorsalen Fläche sehr deutlich ist. Dadurch wird ein Verhältniss angedeutet, welches erst bei den Reptilien durchbricht. Das Centrale wird nur an einer ganz kleinen Stelle vom Fibulare berührt und um es lagern nach abwärts drei Tarsalia. Das erste hat wieder wie bei Menopoma ganz geringe Beziehungen zum Metatarsale I, das zweite breite trägt das Metatarsale I und II und dem dritten Tarsale ist das Metatarsale III und IV angefügt. Es fragt sich nun, ob die Beschränkung der Tarsalia in ihrer Anzahl durch ein einfaches Ausfallen, Verschwinden eines Stückes zu Stande kam, oder durch Verschmelzung zweier entstand. Für beiderlei Vermuthungen liegen keine directen Beobachtungen bei Menobranchus vor. Es zeigt das genannte Tarsale (Taf. IV. Fig. 5, 3, 4) keine Spuren einer Zusammensetzung aus Zweien und wenn man nicht etwa den Umstand verwerthen wollte, dass das Fibulare etwas weiter nach aussen ragt, als das genannte Tarsale anscheinend erfordert, so fehlen Anhaltepuncte für den Ausfall eines Stückes gänzlich. Da wir aber Umwandlungen des Tarsusbaues durch Verschmelzung mehrerer Stücke viel häufiger treffen, als einen einfachen Ausfall, da ferner in den nächst verwandten Amphibien jedem Metatarsale ein Tarsale entspricht und dieser Zustand auch dann noch vor-

*) Aanteekeningen over de Anatomie von den Cryptobranchus japonicus. Haarlem 1862. 4. — Eine genauere Beschreibung des Tarsus liegt auch in dieser Abhandlung nicht vor, auch keine Vergleichung. Es sind nur (p. 12) die in den einzelnen Reihen vorhandenen Stücke der Zahl nach angegeben. Aus der Beschreibung dieser Reihen ersehe ich, dass in der bezüglichen Abbildung (Pl. II. Fig. IV) die Tibia als Fibula und umgekehrt, bezeichnet ist, was auch aus der Gestalt der Knochen, namentlich der wie bei Salamandern stark gekrümmten Fibula, sowie endlich aus den gleichfalls mit Salamandra übereinstimmenden Zahlenverhältnissen der Fingerglieder zu erschliessen ist.

handen ist, wenn das Metatarsale dem ihm zugehörigen Tarsalstücke sich entfremdet hat, so glaube ich auch hier in dem ohnehin sehr in die Quere entwickelten das Metatarsale III und IV tragenden Tarsale das dritte und vierte Stück suchen zu dürfen.

Für die Salamandrinen habe ich die Verhältnisse des Tarsus bei Larven bereits oben beschrieben. Der Tarsus des erwachsenen Erdsalamanders weicht nur im Einzelnen von dem in der Anlage gesehenen ab. Die einzelnen Stücke selbst sind bei allen Salamandrinen platt, pflasterartig aneinandergefügt, wie jene der Perennibranchiaten und Derotremen, und zeigen mehr oder minder vollständige Verkalkung, die von einem Puncte aus beginnt, und die bei Triton weiter fortschreitet, als bei Salamandra. In dieser Texturveränderung des Tarsus möchte ein Entwicklungsfortschritt zu erkennen sein. Die drei Stücke der ersten Reihe bleiben bei allen gesondert, das Intermedium verliert aber bei den erwachsenen Thieren seine ursprünglichen Beziehungen zu den Unterschenkelknochen und ragt nur bei Salamandra maculosa weiter an der Aussenseite der Tibia empor. Dass Intermedium und Tibiale zusammen dem Astragalus entsprechen hat Dugès*) von der Untersuchung von Triton her als höchst wahrscheinlich hingestellt. Dass dem gewiss so ist, wird im Verlaufe dieser Abhandlung hervorgehen. Das Centrale ist bei Triton und bei Salamandra ziemlich übereinstimmend, bei letzterem etwas mehr in die Quere entwickelt. Es wird sowohl von den Stücken der ersten Reihe und zwar von oben her, als von den Stücken der zweiten Reihe von unten her umgeben. Die Tarsalia sind bei Salamandra zu fünf vorhanden, es ist aber das Tarsale[1] nicht mehr in Beziehung zu dem ihm nach Ausweis des Larvenverhältnisses angehörigen Mittelfussknochen, sondern begrenzt mit seinem freien Rande den Innenrand des Tarsus. Das Tarsale[2] trägt dem entsprechend den ersten und zweiten Mittelfussknochen, welche Verhältnisse schon bei den Perennibranchiaten angebahnt waren. Den übrigen drei Tarsalien entspricht genau je ein Metatarsale. Bei den Tritonen findet sich das erste Tarsale in verschiedenen Verhältnissen, bei Triton palmatus ist es noch mit einem Theile des ersten Mittelfussknochen in Verbindung, bei anderen Arten dagegen verhält es sich wie bei Salamandra und es sind dann dem Tarsale[2] zwei Mittelfussknochen angefügt. Während das Tarsale[3] immer genau den mittleren Zehen entspricht, zeigt sich für die beiden letzten primitiven Tarsalia insofern eine Veränderung als sie durch ein einziges Stück, welches meist eine bedeutende Grösse erreicht, repräsentirt werden. Dugès hat dieses Stück mit Recht als „Cuboide" bezeichnet, sowie er eben so richtig die drei inneren Tarsalia den drei Keilbeinen und das Centrale dem Sca-

*) Op. cit. p. 167.

phoideum der Säugethiere verglich. In der Bildung eines einzigen Stückes aus den zwei letzten Tarsalien ist somit ein Unterschied gegeben gegen die Verhältnisse bei Salamandra, Siredon und Menopoma. Es scheint dieser Unterschied ein nicht erst im Laufe der individuellen Entwicklung erworbener zu sein, denn ich finde dieselben Verhältnisse schon bei Larven von Tritonen.

Von diesen bei den geschwänzten Amphibien verbreiteten Einrichtungen des Tarsus zweigt sich noch innerhalb der Amphibien eine Form der Fusswurzelbildung ab, welche nicht in höhere Zustände der Wirbelthiere sich fortentwickelt. Es beschränken sich diese Verhältnisse auf die ungeschwänzten Amphibien, vielleicht können auch die bei Proteus getroffenen Zustände als solche abgeleitete sich herausstellen, indess fehlen, wie bereits oben bemerkt, hierfür alle thatsächlichen Anhaltepuncte.

Betrachten wir die gesammte Gliedmaassenbildung der ungeschwänzten Amphibien, so treffen wir mit einer relativ grösseren Beweglichkeit eine vollständigere Entwicklung der Gelenke; der Fuss ist nicht ausschliesslich, oder doch vorzugsweise Ruderorgan, sondern vermittelt noch die Bewegung beim Sprunge, er bewegt sich vornehmlich in zwei Gelenken, einem Tarso-crural- und einem Tarso-tarsal-gelenke. Das Eigenthümlichste der Fusswurzel bei den Urodelen besteht in einer Verminderung der Anzahl der Tarsusstücke und einer Verlängerung der Stücke der ersten Reihe. Letzterer gehören nur zwei Stücke an, von denen das innere als Astragalus, das äussere als Calcaneus gedeutet wird, nachdem der durch Schüler Rudolphi's gewagte Versuch aus diesen beiden Stücken ein „crus secundarium“ zu bilden scheitern ging. Ob aber die obige Deutung wirklich eine genügende ist, scheint mir noch keineswegs ausgemacht; wenn ich die Verbreitung des Vorkommens von drei Stücken in erster Reihe in Erwägung ziehe und dabei noch den Umstand berücksichtige, dass überall da, wo bei den Amphibien die erste Reihe des Tarsus nur aus zwei Stücken besteht, die beiden Knochen des Unterschenkels verwachsen sind, so möchte ich zwischen diesen beiden Thatsachen einen inneren Zusammenhang erkennen und mich der Annahme hinneigen, dass das Intermedium gänzlich fehle, schon in jenen Zuständen, aus denen die ungeschwänzten Amphibien sich zunächst hervorbildeten, durch allmähliches Schwinden zum Ausfall gekommen sei. Es wäre dann kein Astragalus vorhanden, sondern nur ein Tibiale mit einem dem Calcaneus wirklich entsprechendem Fibulare. Bezüglich der Ableitung des Verschwindens des Intermedium vom Verwachsen der beiden cruralen Knochen ist das ursprüngliche Auftreten des Intermedium zwischen den Enden von Tibia und Fibula von grosser Wichtigkeit. Jedenfalls dürfte die angeführte Ansicht, die sich auf nahe vorausgegangene Formzustände stützt, mehr Berichtigung verdienen, als die andere von weit entfernten Vergleichsobjecten hergenommene.

Doch sei hier nicht übergangen, dass ich diese meine Ansicht noch nicht als Behauptung hinstellen möchte.

Die beiden ersten Stücke des Tarsus zeigen die Tendenz sich an beiden Enden eng mit einander zu verbinden, am vollkommensten ist das bei den Fröschen der Fall, wo ein gemeinsamer Epiphysenknorpel, der im späteren Alter verkalkt, eine innige Verbindung bewerkstelligt. Bei Pelobates finde ich am unteren Ende beider Stücke einen zwar gemeinsamen, aber sehr dünnen Knorpel angefügt. Die Kröten besitzen eine ursprüngliche Trennung auch an den knorpeligen Enden, so dass also jedes Stück seinen besonderen Epiphysenknorpel aufweist. So finde ich es bei jüngeren Exemplaren von Bufo vulgaris und Bufo variabilis. Bei sehr alten Exemplaren von Bufo vulgaris finde ich sowohl oben als unten eine Vereinigung durch den verkalkten Epiphysenknorpel zu Stande gekommen. Bei Bufo biporeatus (Taf. IV. Fig. 12. *A. C.*) sind die unteren Epiphysen zwar gleichfalls getrennt, aber ihre Knorpelstücke liegen mit einer ansehnlichen Fläche dicht aneinander, dorsal betrachtet fast das Ansehen einer Verschmelzung bietend. Ein horizontaler Querschnitt zeigt, dass auch die deutlichere plantare Trennung nur eine äusserliche ist, und dass wenig unter der Oberfläche eine Verwachsung stattfindet. Bei Bombinator (Taf. IV. Fig. 11. *A. C.*) ist die Trennung an beiden Enden eine vollständige.

Zwischen dem Metatarsusabschnitte des Fusses und den beiden mit einander verbundenen ersten Tarsusstücken liegt nur eine einzige Reihe von grösstentheils knorpelig bleibenden Tarsalelementen, welche von der Innenseite nach aussen hin rudimentär werden. Man nimmt nach Dugès in diesem Abschnitte fünf Stücke an. Beim ersten Anblicke dieser Reihe möchte man glauben, dass sie die Aussenseite des Fusses nicht erreiche und dass die beiden äusseren Metatarsalien dem Fibulare (Calcaneus der Autoren) unmittelbar angefügt seien. Ein solches von den früheren Untersuchern allgemein angenommenes Verhalten*) ergiebt sich durchgehend an trockenen Skeleten. Eine genauere Untersuchung, namentlich an mikroskopisch zu prüfenden Flächenschnitten lehrt Anderes. Es bietet sich nämlich dieser ganze Tarsusabschnitt als ein bis zum äusseren Fussrande reichendes Continuum dar, welches zwischen Tibiale und Fibulare einerseits und den Metatarsus andererseits eingeschaltet ist, theils aus Knorpel gebildet und dann im erwachsenen Zusande häufig verkalkend, theils nur durch ligamentöse Gebilde repräsentirt. Der durch letztere dargestellte Theil des Tarsus trennt in allen von mir untersuchten ungeschwänzten Amphibien das Metatarsale V von dem Epiphysen-

*) Vergl. Meckel, System der vergl. Anatomie. Th. II. Abth. 1. S. 489; dann Cuvier, Oss. foss. II. Ed. vol. X. p. 308.

stück des Fibulare, häufig auch noch einen Theil oder die ganze Basalfläche des Metatarsale IV. Letzteres Verhalten finde ich sehr deutlich bei Pelobates (Taf. IV. Fig. 8) ausgebildet, wo eine dünne Bandmasse von einem weiter nach innen zu liegenden Knorpelstücke (3) (dem Cuboide Dugès) unmittelbar beginnend gegen den äusseren Fussrand zieht, und sich dort, sowie oben und unten mit dem Kapselbande des Tarso-metatarsalgelenkes verbindet. Sie theilt so das zwischen dem Fibulare und dem IV. und V. Metatarsale befindliche Gelenk in zwei gesonderte Räume und bewirkt jedenfalls dass die beiden äusseren Metatarsalien nicht unmittelbar an den oberen Abschnitt der Fusswurzel stossen, wie es allgemeine Annahme ist. Wenn auch nicht durch Knorpel oder Knochengewebe gebildet, ist dieser Theil dennoch als zum Tarsus gehörig selbst anzusehen. Er repräsentirt in ligamentösem Zustande Theile, die unter anderen Verhältnissen als Knorpel gebildet sind. Aehnlich wie bei Pelobates finde ich das Verhalten bei Hyla (H. palmata), Rhinoderma (Rh. Darvinii), Bufo und Rana. Unter den Kröten zeigen die beiden einheimischen das Ligament über den fünften Metatarsus hinausreichend, wie bei Pelobates; bei Bufo bipore. inserirt es sich an die Tarsalfläche des fünften Metatarsale (Taf. IV. Fig. 13), wodurch sich eine auch den Beweglichkeitsverhältnissen entsprechende innigere Zusammengehörigkeit des zweiten Tarsusabschnittes und des Metatarsus zu erkennen giebt. Wenn man das auf ein blosses Ligament reducirte Tarsusstück einem der bei den übrigen Amphibien nachgewiesenen Elementarstücke vergleichen will, so kann man in ihm nur nach Massgabe der Betheiligung des Metatarsus das Tarsale[4] u. [5] erkennen, welches bei den Tritonen schon durch ein einziges Stück dargestellt war. Wenn nun dieser die beiden letzten Metatarsalia tragende Tarsusabschnitt, mag er durch Ein Stück, oder durch zwei repräsentirt werden, als Homologon eines Cuboïdeum angesehen werden muss, wie solches auch Dugès für die Tritonen anerkannt hat, so kann das nach innen zu Folgende grössere Knorpelstück, welches die zwei oder drei mittleren Metatarsalia trägt, nicht als Cuboïdeum gedeutet werden. Es ist dieser Theil von sehr verschiedener Ausdehnung und Beschaffenheit. Bei den Fröschen wird es aus einem Stück gebildet, welches mit dem anderen sich an es anschliessenden Stücke zum grossen Theile knorpelig bleibt. Bombinator besitzt im Innern der sämmtlichen Stücke dieser Reihe kleine durch verkalkten Knorpel gebildete Knochenkerne. Bei Hyla, bei Pelobates und Rhinoderma ist der ganze Abschnitt knorpelig. Was die Ausdehnung dieses Stückes angeht, so finde ich es am grössten bei Rana (Taf. IV. Fig. 10.[2, 3]), einen Theil des zweiten und den ganzen dritten und vierten Metatarsalknochen tragend. Bei Bufo (Taf. IV. Fig. 12. [3]) trägt es, vorzüglich an der Plantarfläche entwickelt, gleichfalls die drei mittleren Metatarsalia, jedoch derart, dass sowohl vom dritten als vom fünften nur ein Theil der Basalfläche an es stösst. Bei Pelobates (Taf. IV. Fig. 8. [3]) wird ein Theil des

zweiten und der ganze dritte Metatarsusknochen von ihm getragen und ähnlich trifft es sich auch bei Hyla, Rhinoderma und Bufo. Am beschränktesten ist seine Ausdehnung bei Bombinator, bei welchem es nur das dritte Metatarsale (Taf. IV. Fig. 11) und eine kleine Facette des vierten trägt. Gegen den inneren Fussrand zu folgen, wie es scheint bei der Mehrzahl der ungeschwänzten Amphibien noch zwei gesonderte Knorpelstücke, bei Rana die sich Phryniscus anschliesst, nur eines. Ebenso bei Pseudes.*) Bei den letzteren sieht man also zwischen Metatarsus und der ersten Tarsusreihe zwei, bei Bufo, Hyla, Rhinoderma, Bombinator und Pelobates drei gesonderte Stücke; alles was sich am inneren Fussrand noch an diese Tarsusreihe anschliesst, hat kein Recht noch zum Tarsus gezählt zu werden, da es sowohl nach oben als nach unten ausser Verbindung mit dem Fussskelete ist. Solche an den Tarsusrändern liegende Stücke gehören vielmehr, wie überall der Augenschein lehrt, in die Kategorie der Sesambeine oder der accessorischen Verknöcherungen, die durch eine gewisse Constanz ihres Auftretens dem weniger Bewanderten als typische Skeletstücke erscheinen mögen. Es wird dies noch besonders erhärtet werden, wenn es gelingt, die übrigen Tarsusstücke sämmtlich nachzuweisen.

Die gegenseitigen Beziehungen der inneren Stücke sind eben so verschieden wie deren Verhalten zum Metatarsus und zum Epiphysenknorpel des Tibiale. Bei Bufo ist das zweite Stück keilförmig zwischen das Dugès'sche „Cuboïde" und das äussere dritte Stück eingebettet; bei Pelobates wird es zum grossen Theile vom Fussrücken her durch das „Cuboïde" gedeckt und durch dieses zugleich von der Gelenkbildung mit dem ersten Tarsusabschnitte ausgeschlossen. Bei Rhinoderma articulirt es dagegen mit dem Tibiale. Bei Bombinator ist es auffallend stärker als das erste Stück, so dass das ihm vorzugsweise angefügte Metatarsale II mit seiner Basis nicht in gleicher Linie mit dem Metatarsale III steht, ein Verhältniss, welches bei Larven mehr als bei Erwachsenen auffällt. Da überall, wo dieses zweite Stück vorhanden, das Metatarsale II ihm mit mehr oder minder grosser Fläche verbunden ist, so hat Dugès gewiss recht, wenn er annimmt, dass bei den Fröschen, deren erstes Stück mit dem Metatarsale I auch noch das Metatarsale II trägt, zwei, bei den übrigen Amphibia ecaudata discret vorkommende Stücke mit einander verschmolzen seien. — Hinsichtlich des dritten Stückes dieser Reihe bemerke ich Folgendes: Seine Grösse ist ebenso wechselnd als die der beiden andern, relativ am bedeutendsten ist es bei Bombinator, sehr breit erscheint es bei Bufo vulgaris, bei den anderen hat es mit dem zweiten Stücke ziemlich gleichen Umfang. In allen Fällen

*) Anmerkung. Die für Pseudes schon bei den Fingern erwähnte eigenthümliche Vermehrung der Gliederzahl findet sich in ganz gleicher Weise auch am Fusse, das überzählige Glied ist zwischen dem letzten und vorletzten eingeschaltet.

articulirt es mit dem Tibiale, trägt das Metatarsale I und hat ausserdem noch einige Knorpelstückchen an seiner Innenseite sitzen. Es sind dies die Unterlagen des Ballens der Innenzehe, beide bei Pelobates ossificirt und das grössere von ihnen eben da mit einem schneidenden Rande versehen, das „Messer" bildend. Fig 8. *a. a*[1] auf Taf. IV giebt von dem Verhalten der beiden accessorischen Knochen, von denen der grössere *a*[1] mit einer messerartigen Schneide vorspringt, nur eine unzureichende Vorstellung, da die Zeichnung nach einem Horizontalschnitte gefertigt ist, und wesentlich die wahren Tarsalstücke demonstriren soll.) Dieselben Theile existiren auch bei Hyla (H. palmata) und Rana, allein um vieles schwächer entwickelt. Bei Bufo vulgaris finde ich nur ein einziges grösseres Stück, welches verkalkt ist, bei Bufo biporeatus und Bombinator ein kleineres, welches anscheinend knorpelig bleibt.

Ueber diese beiden am Innenrande der zweiten Tarsusreihe sitzenden Stücke sind mehrfache Ansichten kund geworden. Einmal wurden sie als Rudimente einer sechsten Zehe angesehen, wobei dann das erste Stück einem Metatarsale, das zweite, bei Pelobates messerförmige, einer Phalange entspräche. Als Stütze dieser Ansicht kann nur die äussere, ganz oberflächliche Aehnlichkeit genommen werden und es liegt durchaus keine sie tiefer begründende Thatsache vor, nach der man bei jeder vernünftigen Aufstellung doch viel eher fragen muss, als nach dem Beweise des Gegentheils. Eine zweite Ansicht rührt von Dugès*) her. Dieser Autor betrachtet die beiden dem Ballen der Innenzehe unterliegenden Knöchelchen als das zweite und erste Keilbein, dazu kommt er mit Hülfe einer höchst sonderbaren, ja sogar bedenklichen Hypothese. Er sagt: „Dans cette hypothèse il semblerait que les muscles nombreux et robustes qui garnissent les deux faces du pied aient rapproché violemment le métatarse des grands os tarsiens, refoulant les petits os vers le côté interne, et forçant le scaphoïde de s'interposer entre les cunéiformes." Es soll also die Reihe der drei Keilbeine durch einen Gewaltact (violemment) zerreissen und das Scaphoïdeum zwischen sie eingebettet worden sein, wodurch zwei der Keilbeine ganz aus ihrer ursprünglichen Lage herausgedrängt und auch die ganze zweite Reihe des Tarsus vom äusseren Fussrande gegen den inneren zu herausgehoben wurde! Bei aller Achtung vor dem Werthe mechanischer Einflüsse bei der Gestaltung einzelner Skelettheile bin ich doch nicht im Stande mir für die Bildung des Batrachierfusses die Dugès'sche Vorstellung auch nur für einen Augenblick anzueignen. Solche Deutungen haben offenbar ihren Grund in einer geringen Würdigung, oder in wenig Verständniss des grossen in allmählichen Umwandlungen sich äussernden Naturganges. Sie setzen ein gewisses Grundschema

*) Op. cit. p. 77.

voraus, wie dies die vergleichende Anatomie einer früheren Zeit vom menschlichen Körper hernahm, und suchen, anstatt die Theile in ihrer Veränderung zu erkennen und zu verstehen, überall das Gleiche aus den fremdartigsten Gebilden zusammen zu setzen. Dabei bedarf es dann natürlich der Annahme gewaltsamer Einwirkungen. Wie wenig man jedoch nöthig hat, solche zur Deutung der Tarsusstücke zu Hülfe zu rufen, werde ich sogleich darzulegen versuchen.

Wenn ich mich zur Deutung der zweiten Reihe der Tarsusstücke wende, nachdem ich sie vorhin beschrieben, so muss ich vor Allem den schon oben angeführten Umstand betonen, dass diese Reihe eine durchgehende ist, dass da, wo gegen den Fussrand zu eine, nach der Angabe aller Vorgänger deutliche Lücke scheint, indem der Metatarsus dort an das Fibulare (Calcaneus der Autoren) sich unmittelbar anschlösse, in der That keine solche Unterbrechung existirt, indem vom äusseren Fussrand her, oder doch vom Metatarsale V an ein Zwischenband zum nächsten Stücke der zweiten Reihe hinzieht, und sich unmittelbar mit diesem verbindet. Was zwischen dem Fibulare und den äusseren Metatarsalien liegt, wird den beiden äusseren Tarsalien (Tars. [4, 5]) der Perennibranchiaten, Derotremen und Salamander, oder dem aus diesen beiden Stücken hervorgegangenen einfachen Stücke (Cuboïdeum) der Tritonen homolog sein müssen, denn wir erkennen ja doch die Theile vorerst nur nach ihrer Lagerung. Es wird diese Auffassung in keiner Weise dadurch gestört, dass an der Stelle von Knorpeln ein „Ligament" sich befindet. Sind doch im typischen Skelete so viele Theile in einem Falle knorpelig oder knöchern, im anderen nur durch sogenannte Ligamente d. h. durch faseriges Bindegewebe dargestellt. So ist auch hier ein sonst durch Knorpel gebildetes Tarsusstück durch Bindegewebe ersetzt, welches seinen morphologischen Werth nicht bloss durch die Lagerung zwischen der ersten Tarsusreihe und dem Metatarsus, sondern auch durch seine continuirliche Verbindung mit dem nächsten Knorpelstücke der zweiten Reihe recht deutlich kund giebt. Man könnte aber jene Fälle, in welchen das Zwischenband nicht ganz bis zum äusseren Fussrand reicht, sondern an der Basalfläche des Metatarsale V endet, z. B. bei Bufo biporcatus (Taf. IV. Fig. 13) als meiner Deutung entgegenstehend betrachten, indem man da hervorheben könnte, dass doch ein Theil des Metatarsus unmittelbar an's Fibulare stosse. Hiegegen habe ich nur das Eine anzuführen, dass eben in jenem Falle die Basalfläche des Metatarsale V von einem Theile des damit verschmolzenen ligamentösen Tarsusrudimentes gebildet wird, dass also aus jener scheinbar gegentheiligen Thatsache nur hervorgeht, dass ein Theil des Tarsus sich auch unmittelbar mit dem Metatarsus verbinden, mit ihm verschmelzen kann und damit in den allgemeinen Lagerungsbeziehungen nicht das Mindeste ändert. Wie die Erscheinung der Verschmelzung von Tarsalien mit Metatarsalien eine den Fussskelet-

Einrichtungen häufig zu Grunde liegende ist, werden später beizubringende eclatante Fälle erläutern. Wir hätten also in jenem Ligamente ein rudimentäres Tarsusstück zu sehen, welches den zwei äussersten primitiven Tarsalien zweifellos entspricht.

Gegen die Innenseite des Fusses hin kommen jetzt noch drei, respective zwei Stücke in Betracht. Bei Rana von aussen nach innen zu ein grösseres (Fig. 10, [2, 3]), welches Cuvier seiner Gestalt nach einem Scaphoïdeum vergleicht, und dann ein kleineres ([1]). Bei anderen ungeschwänzten Amphibien folgen auf das grössere noch zwei kleinere. Das grössere, welches das Metatarsale III vollständig, häufig auch noch das Metatarsale II und IV zum Theile trägt, wurde von Dugès als das verdrängte „Cuboïde" angesehen. Das nächste hält er für das dritte Keilbein, das letztere innere endlich für das Scaphoïdeum. Da das Cuboïdeum nur aus dem Tarsale [4] u. [5] entstehen kann, wir aber schon ein Homologon für diese Theile im mehrfach vorgeführten Zwischenbande nachgewiesen haben, so kann bei dem fraglichen Knorpelstücke es sich nicht mehr um ein Cuboïdeum handeln, und es kann, wenn ich in dieser Schlussfolgerung weiter fahre, das folgende Stück auch nicht das dritte Keilbein sein, um so weniger, als es in keinem Falle auch nur einen Theil des dritten Metatarsale aufnimmt; und dass ein Scaphoïdeum einen Theil des Metatarsale V, oder dasselbe, wie z. B. bei Bombinator, ausschliesslich trage, ist völlig ohne Analogie. Nehmen wir anstatt von einer alle Verhältnisse verschiebenden Hypothese auszugehen, einfach die aus der vorgeführten Reihe von Amphibien sich ergebenden Thatsachen, so sehen wir in den drei resp. zwei Stücken der zweiten Tarsusreihe, wie verschiedenartig sie auch im einzelnen Falle gestaltet seien und wie mannichfaltig sich auch ihre Beziehungen im Detail zeigen mögen, dennoch ein ganz bestimmtes Verhalten zu den Metatarsalien durchgeführt. Es ergiebt sich nämlich, dass überall, wo zwei Stücke bestehen, das grössere (Cuboïde nach Dugès) dem dritten und zweiten, das kleinere, am inneren Fussrande gelagerte (Scaphoïde nach Dugès) dem ersten Metatarsale entspricht. Wo drei Stücke vorhanden sind, trägt jedes je eines der drei ersten Metatarsalien. Diese Beziehung zu dem Metatarsus ist zwar insofern etwas variabel, als das eine oder das andere Stück mit je zwei benachbarten Metatarsalien articuliren kann, aber eben aus dem grossen Breitengrade dieser Schwankung ergiebt sich ein geringer Werth gerade für dieses Verhältniss, über welches sich die dadurch nie ganz aufgehobene Beziehung zu einem bestimmten Metatarsale als feststehend erhebt. Bombinator zeigt die Beziehungen der drei Stücke zu den drei inneren Metatarsalien am übersichtlichsten und wir können von da aus gegen die Deutung dieser Stücke als Tarsale [1, 2, 3] kaum einen Zweifel erheben. Wenn die ersten drei Tarsalia den Keilbeinen entsprechen, so trägt das erste dieser drei hier, wie in allen Fällen,

das Metatarsale I, das zweite das Metatarsale II, das dritte das Metatarsale III. Rana und Phryniscus besitzen das Tarsale [2] u. [3] zu einem Stücke vereinigt; mit welchem dann das Metatarsale II und III verbunden sind.

Indem wir, von der Aussenseite des Fussrandes beginnend, in der zweiten Reihe des Tarsus zuerst eine einem Cuboïdeum-Rudimente entsprechende Bandmasse treffen, auf welche drei, die drei ersten Metatarsalia tragende Stücke folgen, ergiebt sich die Deutung der am inneren Fussrande vorhandenen Stücke von selbst. Dass sie nicht typische Stücke des Fussskeletes sein können, folgern wir per exclusionem. Sie finden sich bei keiner niedriger stehenden Amphibienform auch nur in einer Andeutung vor, und sind daher als erworbene Eigenthümlichkeiten des Fussskeletes der ungeschwänzten Amphibien anzusehen, als Gebilde, die bald nur als kleine Knorpelchen oder Knöchelchen, (Rana, Bufo) bald als grössere, zuweilen sogar sehr ansehnliche Knochenstücke (Pelobates, Cultripes) auftreten. Einen ähnlichen Charakter trägt das unter der Verbindung des Fibulare mit dem vierten Metatarsale gelagerte Knöchelchen, welches, besonders bei Pipa ansehnlich, nur als Sesambein aufgefasst werden kann, und das Gleiche gilt von den in derselben Gattung vorkommenden Knochenstückchen hinter dem Tarso-Cruralgelenk.

Am Fussskelete der Amphibia ecaudata wären somit nach dem Vorhergehenden alle in den Unterabtheilungen getroffene Elemente des Tarsus nachweisbar bis auf das Intermedium, dessen Fehlen bereits früher berücksichtigt wurde, und das sonst zwischen der ersten und zweiten Reihe des Tarsus lagernde Centrale. Hinsichtlich des letzteren ist nach Zurückweisung der Dugès'schen Annahme von der mechanischen Verdrängung der Fusswurzelknochen und dem Hervortreten des Scaphoïdeum zwischen das Tarsale secundum und tertium, im ganzen Tarsus kein Theil mehr vorhanden, der auf das Centrale (Scaphoïdeum) bezogen werden könnte. Ich kann daher nur das Fehlen dieses Stückes constatiren und auf den damit verbundenen Mangel des benachbarten Intermedium hinweisen.

Auf welche Weise das Centrale im Tarsus der ungeschwänzten Amphibien verschwand, ob seine Anlage allmählich in die Anlage der beiden langen Knochen des Tarsus aufgenommen wurde, oder ob es nach und nach in einen rudimentären Zustand überging, etwa dem der beiden äusseren Tarsalia ähnlich, und in diesem verschwand, das Alles kann bis jetzt noch nicht entschieden werden. Wenn es in seiner Anlage in anderen Tarsusstücken aufging — worunter ich mir einen Vorgang denke, der nicht im Laufe der individuellen Entwicklung bemerkbar ist, wie die Untersuchung von Larvenzuständen dieser Thiere durchaus nichts derartiges aufweist — so dürfte das nur das Tibiale, oder der dem Tibiale und Intermedium entsprechende Tarsustheil sein, da, wie die Reptilien lehren, die Beziehungen des Centrale zu den Stücken der ersten Reihe viel inniger sind als zu denen der zweiten.

Fassen wir kurz die Eigenthümlichkeiten zusammen, welche den Tarsus der ungeschwänzten Amphibien von dem der geschwänzten unterscheiden, so ergeben sich erstlich auf der ersten Reihe nur zwei Stücke, wahrscheinlich dem Tibiale und Fibulare nur zum Theile analog, zur Entwicklung gekommen, bilden aber ansehnlich lange, meist oben und unten mit einander innig verbundene Knochen, welche den ersten Tarsusabschnitt wie aus einem Stücke gebildet erscheinen lassen. Ein Centrale fehlt. Von den den geschwänzten Amphibien zukommenden die Metatarsalia tragenden Tarsalien ist an der Stelle der beiden äusseren eine Bandmasse vorhanden, indessen die drei inneren unter mannichfaltigen, aber nicht wesentlich erscheinenden Gestaltveränderungen bestehen. Zuweilen können zwei dieser Stücke unter einander verbunden sein, so dass für die ganze vordere Reihe nur zwei Tarsalia existiren.

Ausser diesem die Zahlen- und Verbindungsverhältnisse berührenden Unterschiede treffen sich noch andere, auf die ich nicht minderen Werth legen möchte und die zum Theile mit den oben beim Carpus aufgeführten zusammenfallen. Während bei den geschwänzten Amphibien ohne Unterschied der einzelnen Gruppen derselben die einzelnen Tarsusstücke platte, mosaikartig an einander gelagerte, den ganzen Tarsus zu einem flachen breiten Abschnitte der Extremität gestaltende Theile waren, die unter sich wenig auffällige Verschiedenheiten darboten, sehen wir bei den ungeschwänzten Amphibien die Gleichartigkeit der Stücke aufgehoben und den oberen und unteren Abschnitt fast gegensätzlich differenzirt. Jeder Tarsusknochen oder Knorpel besitzt seine charakteristische Gestalt und die der ersten Reihe bleiben niemals im knorpeligen Zustande, sondern werden in wahres Knochengewebe übergeführt und besitzen den Bau der Röhrenknochen. Aus alledem geht hervor, dass so wenig wie beim Carpus auch beim Tarsus ein unmittelbarer Anschluss an die geschwänzten Amphibien besteht, und dass im Ganzen genommen beide Abtheilungen durch eine viel längere Reihe uns bis jetzt noch gänzlich unbekannter Zwischenformen verbunden sein müssen, als man bei oberflächlicher Berücksichtigung der Metamorphosenverhältnisse der ungeschwänzten Amphibien anzunehmen geneigt ist.

Unter den Reptilien finde ich nach Untersuchung einer grösseren, den einzelnen Abtheilungen angehörigen Anzahl von Arten drei verschiedene Formzustände des Tarsus, die zwar unter sich einen etwas engeren Zusammenhang erkennen lassen als die beiderlei Tarsalbildungen der Amphibien, aber dennoch sehr scharf nach den drei mit entwickelten Hinterextremitäten versehenen Ordnungen

der Eidechsen, Schildkröten und Crocodile sich sondern. Theils wird dies durch im Tarsus selbst liegende Eigenthümlichkeiten, theils durch besondere Beziehungen zum Skelete des Unterschenkels und des Metatarsus hervorgebracht.

Den früher entwickelten Grundsätzen gemäss, will ich auch hier die den niederen Zuständen näherstehenden, somit die ursprünglicheren Formen länger bewahrenden, den davon entfernteren, umgebildeteren vorangehen lassen, wenn sich auch dieses Verhältniss nach der einmal üblichen, obgleich nach meiner Meinung noch keineswegs fest begründeten Anschauung mit den übrigen Organisationszuständen nicht im völligen Einklang finden mag. Als solche niedere Zustände verstehe ich nicht etwa jene Verhältnisse, in welchen eine Vereinfachung des Baues durch Verbindung einzelner Stücke untereinander, oder durch Rückbildung, Verkümmerung und endlich durch gänzliches Verschwinden von anderen Stücken hervorgebracht ward. Wie schon die Bezeichnung der solche Verhältnisse bedingenden oder vermittelnden Vorgänge deutlich ausdrückt und zwar nicht etwa blos in symbolischer Weise, setzen diese Formen andere Zustände voraus, von denen sie mehr oder minder weit entfernt sind, lassen also zwischen sich und den vorausgesetzten Formen eine durch eine verschieden lange Reihenfolge von bekannten oder erst zu supponirenden Uebergangszuständen auszufüllende Lücke. Diese wird um so beträchtlicher sein müssen, je mehr die scheinbare Vereinfachung, Verkümmerung etc. eine ausgeprägte ist, und dadurch entfernen sich jene in aufsteigender Linie viel weiter von den Grundformen als andere, in denen mehr eine Fortentwicklung der Theile vorhanden ist.

Solche, die früheren Verhältnisse noch fortsetzenden, und wenigstens auf die Bildung des Fussskelets den niederen Zuständen näherstehende Reptilien sind die Schildkröten. Es lassen sich hier fast alle bei den geschwänzten Amphibien getroffenen Stücke in denselben Beziehungen nachweisen und eine Vergleichung der bei verschiedenen Familien vorhandenen Eigenthümlichkeiten ergiebt nicht nur eine ununterbrochene Reihe einzelner Entwicklungszustände, sondern liefert auch Erläuterungen für die bei Crocodilen und Eidechsen sich ergebenden Verhältnisse, zudem lassen sich auch hieran, wie das schon von Owen richtig erkannt wurde, die Einrichtungen des Säugethier-Tarsus, bezüglich seiner Elementartheile unmittelbar anreihen.

Die einzelnen Stücke des Tarsus ordnen sich wie bei den geschwänzten Amphibien in zwei Querreihen, zwischen welche noch ein einzelnes Stück eingeschaltet ist. Die erste Reihe zeigt im höchsten Falle zwei Stücke auf, ein grösseres, bei allen Schildkröten mehr breites als langes Stück verbindet sich mit der Tibia und einem grossen Theile des unteren Endes der Fibula (Taf. V. Fig. 1. *A*). Ich will dieses Stück, wie es schon von Owen geschah, als Astragalus bezeichnen,

da das ihm nach aussen dicht anliegende nur mit einem Theile der breiten Fibularendfläche verbundene meist cubisch gestaltete Knochenstück (*f*) offenbar dem Fibulare der geschwänzten Amphibien entspricht, ein Intermedium somit nicht vorhanden ist, und das erst erwähnte grössere Stück folglich nicht als blosses Tibiale angesehen werden kann. Ueber das Schicksal des Intermedium ist schwer Aufklärung zu geben, allein die Annahme, dass es mit dem primitiven Tibiale sich zu einem Stücke, dem Astragalus, verbunden hat, dass also der letztere aus zwei ursprünglichen, bei den geschwänzten Amphibien vorhandenen hervorgegangen, ist nicht zu unterdrücken. Die Beziehung des Astragalus der Schildkröten zur Fibula, die vom Tibiale bekanntlich weit entfernt ist, begründet diese Annahme ebenso wie die Würdigung gewisser Sculpturverhältnisse des Astragalus bei Chelydra. Dass hier einmal eine Trennung bestand, zeigt sich am ausgebildeten Fusse nicht undeutlich. Der Astragalus von Chelydra zeigt aber ausser jener Trennungsspur noch eine andere, indem er an seinem vorderen resp. unteren Theile eine gelenkkopfartige Vorragung bildet (Taf. V. Fig. 1. *c*), welche von den Tarsalien im Halbkreise umgeben wird. Sowohl dorsal als plantar ist diese Vorragung von der Hauptmasse des sehr in die Quere gedehnten Astragalus durch eine Furche abgesetzt und es kann kein Zweifel bestehen, dass hier kein besonderes Skeletstück sich mit dem Astragalus verbunden hat, als welches nur das Centrale der Amphibien in Betracht kommen kann. Von der Plantarfläche aus gesehen, ist diese Verbindung deutlicher als auf der dorsalen, indem hier in der Trennungsfurche ein Knorpelstreif eindringt, wodurch die Verwachsung unvollständig sich darstellt. Bei Chelydra ist also das bei den Amphibien noch discrete Centrale im Begriffe mit dem Astragalus zu verwachsen. In ähnlicher Weise ist auch bei Chelys das Centrale mit Hinterlassung derselben deutlichen Grenzspur an den Astragalus getreten, wie durch Cuvier*) seit langem bekannt ist. In den übrigen Familien der Chelonier ist diese Grenze, wenigstens im späteren Alter nicht mehr nachweisbar und es ist das Centrale völlig in den Astragalus aufgegangen. So ist es für Trionyx, Chelonia, Emys und Testudo erwiesen; bei den beiden letzteren Gattungen bildet der durch das Centrale dargestellte Theil des Astragalus immer noch einen ansehnlichen Vorsprung, der in eine von den Knochen der zweiten Reihe gebildete Vertiefung eingreift. Die mechanische Bedeutung dieses Knochens in Beziehung auf den zweiten Abschnitt des Tarsus ist daher, selbst bei völliger Verwachsung mit dem Astragalus nicht verloren gegangen. Dem Astragalus ist bei Emys auch noch das Fibulare (Calcaneus) verwachsen, so dass hier in der ersten Tarsusreihe ein einziger Knochen (Taf. V. Fig. 3. *f. A. c.*) vorkommt, an dessen Stelle bei den ge-

*) Oss. foss. vol. IX. p. 434.

schwänzten Amphibien vier einzelne Stücke vorhanden sind. Eine höchst eigenthümliche Verbindung geht das Fibulare bei Trionyx ein; wie aus der von Cuvier gegebenen Beschreibung und Abbildung sichtbar ist, verbindet es sich mit dem Tarsale [4] u. [5], welche beide bei den übrigen Schildkröten ähnlich wie bei den Tritonen zu einem dem Cuboïdeum der Säugethiere entsprechenden Stücke vereinigt sind. Es finden sich dem entsprechend in der zweiten Reihe, wie es scheint regelmässig vier gesonderte Knochen, indem ausser dem am äusseren Fussrande liegenden das Metatarsale IV und V tragenden Cuboïdeum (Taf. V. Figg. 1, 2, 3 *C*) noch die drei ersten Tarsalia mit den drei ersten Metatarsalia verbunden vorhanden sind. Diese drei offenbar den Keilbeinen des Säugethierfusses homologen Stücke treten hier schon in bestimmteren, individualisirteren Formen auf, sind plantar stärker als dorsal, und beschreiben mit dem Cuboïdeum eine gegen die erste Reihe zu concave Linie, welche das Centrale, oder vielmehr den diesem entsprechenden Vorsprung des Astragalus (oder des Astragalo-Calcaneus) umfasst. Das Centrale kommt dadurch fast genau in die Mitte des Tarsus zu liegen und erweist sich in dieser Hinsicht dem der geschwänzten Amphibien gleich. Das das Centrale vom inneren Fussrande her begrenzende Tarsale [1] (Cuneïforme I) zeigt bei Chelys nach der von Cuvier gegebenen Abbildung*) eine von den übrigen Cheloniern abweichende Lagerung, indem es mit den andern Tarsalien in gleicher Reihe gerade vor das Centrale tritt und letzteres gegen den inneren Fussrand zu frei lässt. Wenn wir, wie jetzt schon leicht ersichtlich, im Centrale das Naviculare oder Scaphoïdeum des Säugethiertarsus zu suchen haben, so ist das Verhältniss bei Chelys desshalb von grosser Wichtigkeit, weil hier zum ersten Male das Centrale den inneren Tarsusrand erreicht, also aus seiner ursprünglichen in dem ihm von mir gegebenen Namen liegenden Beziehung heraustritt. Ob jedoch dieses auf Cuvier's Angaben hin gedeutete Verhalten wirklich bei Chelys sich findet, möchte ich desshalb noch in Frage ziehen, weil es sehr möglich erscheint, dass die zum grossen Theile knorpeligen ersten Tarsalien an dem von Cuvier untersuchten Objecte beim Eintrocknen sich vom inneren Tarsusrand her zusammenzogen und dadurch dem Centrale jene Beziehung zum inneren Fussrand gestatteten.

Die Beweglichkeit der einzelnen Stücke des Tarsus gegen einander wie gegen die nächst oberen und unteren Skelettheile ist eine andere als bei den Amphibien und es ist vor Allem die innige, straffe Verbindung der Knochen der ersten Reihe sowohl unter sich (wenn sie nicht wie bei Emys mit einander verschmolzen sind), wie auch mit den Knochen des Unterschenkels charakteristisch.

*) Oss. foss. Pl. 240. Fig. 37.

Das Fibulare legt sich mit ebener Fläche an den Astragalus und es gleitet an ihm bei Streckungen oder Beugungen des Fusses das Cuboïdeum mit den drei Keilbeinen verbunden, wie letztere am gelenkkopfförmigen Vorsprung des Centrale sich bewegen. Die sämmtlichen Knochen der zweiten Reihe bilden eigentlich eine Pfanne, welche den vorerwähnten Vorsprung als Gelenkkopf aufnimmt. Da die Metatarsalien an den ihnen entsprechenden Tarsalien ebenso geringe Beweglichkeit besitzen als Fibulare und Astragalus an Fibula und Tibia, so geschieht die Bewegung vorzüglich in dem Intertarsalgelenke und der Tarsus wird dadurch in zwei, in ihren Anschlüssen sehr verschiedenwerthige Abschnitte getheilt.

Die Metatarsalien der Chelonier belaufen sich, der Anzahl der Zehen entsprechend, wie es scheint, immer auf fünf. Bei Testudo, Emys und Chelonia ist eine Längenzunahme bis zum dritten Metatarsale bemerkbar, bei Chelys, Chelydra und Trionyx bis zum vierten. Das fünfte Metatarsale ist bei allen ein platter, fast quadratisch gestalteter Knochen, der an den Aussenrand des Tarsus speciell am Cuboïdeum angefügt ist und bei einigen an seiner vorderen Längsseite den fünften Zehen trägt (Taf. V. Fig. 1—3. *V*). Wegen der geringen Längeentwicklung dieses Metatarsale erscheint das erste Phalangenstück der fünften Zehe bei mehreren Schildkröten z. B. bei Trionyx in gleicher Reihe mit den Metatarsalien und Cuvier konnte daher in Zweifel sein, ob hier wirklich ein Metatarsale vorliege, oder ein Knochen „ausser der Reihe". Dass wir in diesem Knochen wirklich ein Metatarsale erkennen müssen, ergiebt sich zwar schon bei den Schildkröten durch die Bestimmung der Tarsusstücke, wie durch die Verbindung der fraglichen Knochen mit dem Cuboïdeum, aber noch mehr wird es uns klar durch Vergleichung des Fusses der Eidechsen, in welchem das Metatarsale V viele bei den Cheloniern treffenden Eigenthümlichkeiten besitzt, aber durch grössere Länge die Verhältnisse der übrigen Metatarsalien darbietet. In histiologischer Hinsicht zeigt der Tarsus der Schildkröten die gleichen Verhältnisse wie der Carpus.

Sehr ansehnliche Veränderungen in Zahl und Beziehungen der tarsalen Skelettheile treffen wir bei den Eidechsen, für welche ausser den meist sehr allgemein gehaltenen Angaben über das Vorkommen von einem oder zwei Stücken in der ersten Reihe und von zwei oder drei in einer zweiten Reihe noch gar keine genaueren vergleichenden Untersuchungen angestellt worden sind.

Ziehen wir die erste Reihe in Betracht, so finden wir sie durch einen einzigen Knochen gebildet, der in querer Lagerung an seinem oberen Rande Tibia

und Fibula aufnimmt und zu diesem Zwecke daselbst für die Fibula meist eine pfannenförmige Vertiefung besitzt, indess die Tibia in einer schräg von innen nach aussen abfallenden Ebene sich ihm verbindet. Ich finde dieses Stück bei Repräsentanten aller grösseren Abtheilungen. Wir können es uns in eine tibiale und in eine fibulare Hälfte zerlegt denken. Die fibulare ist schmaler, die tibiale breiter und weit gegen den Fuss vorspringend. An sie stossen unmittelbar das erste und zweite Metatarsale. Die Sculpturverhältnisse des ganzen Stückes variiren ausserordentlich bei den einzelnen Familien und Gattungen, und nicht blos die an Unterschenkel und die zweite Tarsusreihe stossenden Flächen, sondern auch die vordere und hintere Fläche bieten durch Ein- oder Ausbuchtungen gebildete Eigenthümlichkeiten dar. Eine detaillirte Beschreibung derselben liegt ausserhalb meiner Absicht, da mir das Verständniss der Theile, durch Vergleichung mit den Zuständen verwandter Formen gewonnen, die Hauptaufgabe ist. Bei Monitor scheint dieses grosse Tarsusstück, wie Cuvier*) anführt, durch zwei Stücke repräsentirt zu sein, die aber gleichfalls, unter einander verwachsend, einen einzigen Knochen bilden, wodurch also eine Uebereinstimmung mit den übrigen Sauriern geboten wird. Bei einigen Arten der Gattung Varanus habe ich nur ein einziges Stück gefunden, an welchem keine Trennungsspur vorhanden war. Wenn ich daher annehme, dass die bezügliche Angabe von Cuvier von zwei Stücken richtig ist, so muss ich vermuthen, dass die Untersuchung ein jüngeres Individuum betraf, an welchem noch keine vollständige Verknöcherung vorhanden war. Ausserdem kommen, und zwar in der zweiten Reihe gelagert, bei den meisten auch noch zwei discrete Tarsusstücke vor. In welcher Weise das erst aufgeführte zu deuten ist, zeigt sich beim ersten Anblicke sehr schwierig. Wenn wir Jugendzustände zur Untersuchung nehmen, so finden wir immer die zwei auch bei dem Cuvier'schen Monitor vorhandenen anscheinend mehr oder minder selbständigen Theile, die aber bei genauerer Untersuchung nur von zwei Stellen aus erfolgte Ossificationen eines und desselben Knorpelstückes sind. Ich finde nämlich, dass bei Lacerta dem ganzen Stücke ein gemeinsamer Knorpel zu Grunde liegt, in welchem sehr bald ein Knochenkern inmitten der grösseren tibialen Hälfte erscheint. Ein zweiter Knochenkern tritt in der kleineren fibularen Hälfte des Knorpels auf. Beide wachsen und beim neugebornen Thiere ist fast der ganze Knorpel durch Verkalkung solidificirt. Es zeigt sich dann das grössere tibiale Stück (Taf. V. Fig. 4. *A*) durch eine hyaline Knorpellamelle vom kleineren (*f*) geschieden. Das letztere bietet mit einem Theile des grösseren eine Anfügestelle für die Fibula; die Tibia ist ausschliesslich mit dem

*) Oss. foss. vol. X. p. 95.

grösseren verbunden, später, wie es mir scheint, im zweiten Lebensjahre verwachsen die beiden Stücke völlig unter einander (Taf. V. Fig. 5. *f. A. c*). In dem kleineren Stücke haben wir zweifellos das Fibulare der Schildkröten und ungeschwänzten Amphibien zu erkennen, in dem grösseren das mit dem primitiven Intermedium zum Astragalus vereinigte Tibiale, welchem sich noch, wie bei den Schildkröten das Centrale beigeschlossen hat. Der bei den Schildkröten in der Entwicklung getroffene Vorgang des Eingehens des Centrale in die erste Reihe, ist bei den Eidechsen vollendet, so dass selbst in der Anlage kein Centrale mehr existirt. Dass wirklich das Centrale hier mit dem Intermedium und Tibiale vereinigt ist, ergiebt sich sowohl aus dem Fehlen dieses Stückes, als auch aus der eigenthümlichen Form des grossen Knochens der ersten Reihe, der genau an der Stelle, welche noch bei Schildkröten das Centrale einnimmt, schon zum Theile seiner Selbständigkeit beraubt, einen ansehnlichen Vorsprung bildet, (Vergl. Taf. V. Fig. 4 mit Figg. 1 — 3) dem bei den Schildkröten durch's Centrale gebildeten Gelenkkopfe ähnlich. Die Vereinigung des Centrale mit dem Astragalus oder vielmehr mit dem grossen Tarsusknochen muss aber früher vor sich gegangen sein als das Fibulare mit dem Astragalus in eine gemeinsame knorpelige Anlage aufging, denn für Astragalus wie für Fibulare haben sich auch in dem gemeinschaftlichen Knorpel noch auf eine frühere Selbständigkeit hindeutende Erscheinungen erhalten, nämlich das Auftreten besonderer Knochenkerne, von welchen für's Centrale keiner mehr existirt.

Dass die ersten Metatarsalien unmittelbar diesem Vorsprunge (die Ascalaboten ausgenommen) angefügt sind und nicht besondere Cuneïformia dazwischen liegen, stört die gegebene Deutung in keiner Weise, um so weniger, als auch dieser Umstand eine befriedigende Erklärung erhalten wird.

Die Verknöcherung des grossen Tarsalstückes von zwei Puncten aus, habe ich, ausser bei Lacerta, auch noch bei Iguana (Fig. 6) und Platydactylus (Fig. 8) bestätigt gefunden. Der Knochenkern des fibularen Stückes (*f*) ist alle Zeit kleiner als der des tibialen (*A. c*) und so scheint die Bildung eines kleinen fibularen und eines grösseren tibialen Knochens, die aber nur Theile eines einzigen embryonalen Stückes sind, die Regel zu sein, ebenso wie die Verbindung dieser beiden zu einem einzigen. Wie bei Emys umschliesst dieses Knochenstück der Saurier vier ursprünglich als getrennte Stücke auftretende Theile. Wenn wir uns den Vorgang nach dem theils bei den Amphibien, theils bei den Schildkröten gesehenen construiren, so wird zuerst das Intermedium mit dem Tibiale zum Astragalus, dem fügt sich dann das Centrale an und so erscheint der bei Embryen und jungen Sauriern sich treffende Zustand bis mit der Verschmelzung des Fibulare ein einziger Knochen aus vier hervorgegangen. Ein

solches Einziges grosses Tarsusstück finde ich ausser bei den schon angeführten Sauriern noch bei Seps, Plestiodon, Lygosoma, Draco*). Für Calotes und Histiurus hat Salverda**) Aehnliches angegeben. Demzufolge muss das Vorkommen eines einzigen grossen Tarsalknochens in der ersten Reihe für die Eidechsen fortan als die Regel angesehen werden, und das Vorhandensein von zwei Stücken, wie es bei jüngeren Individuen sich findet, ist nur aus der an jenem Einen Stücke von zwei Ossificationspuncten aus vor sich gehenden Verknöcherung, nicht aber aus der ursprünglichen Existenz zweier auch in der Knorpelanlage gesonderter Stücke zu erklären.

Wenn nach dem oben Auseinandergesetzten der die erste Reihe bildende mit Tibia und Fibula correspondirende grosse Tarsusknochen der Eidechsen aus vier primitiven Stücken zusammengesetzt gedacht werden muss, so bleiben, nach dem früher für Amphibien und Schildkröten nachgewiesenen, noch fünf Stücke, jene der zweiten Reihe, aufzusuchen. Bei einem Theile der Eidechsen treffe ich aber nur zwei distincte Stücke, die den Metatarsusknochen angefügt sind, bei einem anderen Theile, den Ascalaboten, finde ich drei. Bei den mit nur zwei Tarsalien versehenen ist das erste, dem fibularen Tarsusrande angelegen, das grössere (Taf. V. Figg. 4—6. *C*). Es besitzt in der Regel einen nach oben gerichteten Vorsprung, der in eine vom grossen ersten Tarsusknochen gebildete Vertiefung eingreift und dort, wie ich mehrfach finde, durch ein starkes Ligament befestigt wird, ohne dass dadurch seine Beweglichkeit gehindert würde. Die Vertiefung im ersten Tarsusknochen findet sich genau an der Vereinigungsstelle des Astragalus mit dem Calcaneus. So finde ich es bei Lacerta, Lygosoma, Plestiodon, Seps und den Ascalaboten; bei Iguana sind zwei Vertiefungen am grossen Tarsusstücke der ersten Reihe und an dem ersten der zweiten Reihe zwei Vorsprünge vorhanden. Das letztere Stück trägt an seinem Aussenrande das meist kurze Metatarsale V, (Figg. 4—6. *V*) welches eine schon bei den Schildkröten vorhandene eigenthümliche Stellung zum Tarsus besitzt.***) Am Vorderrande fügt sich die Basis des

---

*) Tiedemann giebt für Draco (D. viridis) an den Stellen des von mir beschriebenen, Einen grossen Knochen, zwei an. Anatomie und Naturgeschichte des Drachens. Nürnberg 1811. S. 17.

**) Salverda, Vergelijk. — ontledk. Aanteek. over Calotes. Leiden. 1863. pag. 50. „De eerste rij telt er twee, welke men reeds spoedig — zoo by mijnen Histiurus, — tot één stuk vereenigd vindt;“ In der Abbildung, pl. 1. Fig. 12 ist von Calotes keine Andeutung einer Trennung des Einen Knochens in zwei bemerkbar.

***) Anmerkung. Indem das Metatarsale V seine Basalfläche, mit der es dem Cuboideum angelagert ist, an der Seite trägt, wird es mit seinem hinteren, resp. oberen Rande der ersten Tarsusreihe (dem Calcaneo-Astragalo-Scaphoideum) genähert, speciell dem Theile, der dem Fibulare (Calcaneus) entspricht. Bei einigen bleibt es bei einer blossen Annäherung (Ascalabotae),

Metatarsale IV an, von der ein Theil einen nach aussen zu ragenden gewölbten Vorsprung bildet, der sich auf einer grösseren oder kleineren Strecke dem inneren Rande des Metatarsale V auflagert. Es kann an der Bedeutung dieses Tarsusknochen nicht gut ein Zweifel bestehen, wenn wir erwägen, dass schon bei Amphibien (Triton), dann durchgehend bei den Schildkröten an der Stelle zweier, bei den geschwänzten Amphibien getroffenen Tarsalien, für die beiden letzten Metatarsalien, nur Ein, dem Cuboïdeum der Säugethiere homologer Knochen vorhanden war.*) Die Vergleichung mit jenen Verhältnissen lässt auch den bei den Eidechsen unter gleichen Beziehungen sich findenden grösseren Knochen der zweiten Reihe als Cuboïdeum d. h. als Tarsale [4] u. [5] erklären. Er besitzt überdiess eine die Anwendung seines Namens vollkommen rechtfertigende Gestalt. Nach innen von diesem findet sich das zweite kleinere Tarsusstück, meist mit einer schwach gekrümmten Fläche jenem angelagert. Es besitzt eine keilförmige Gestalt, indem es mit einer etwas breiteren Fläche gegen die Basis des Metatarsale III, mit einer schmaleren Fläche gegen den oben erwähnten gelenkkopfartigen Vorsprung des Astragalus gerichtet ist. Diese beiden Endflächen sind durch längere Seitenflächen verbunden (Figg. 4—6 [3]). Es kann dieser Knochen nur als Tarsale [3] gelten. Er zeigt bei allen von mir untersuchten Gattungen die gleichen Verhältnisse. Weiter gegen den inneren Fussrand zu ist kein discretes Tarsusstück mehr wahrnehmbar, es sind vielmehr die Basen der zwei ersten Metatarsalien, die plötzlich weit in das durch die beiden vorerwähnten Stücke abgegrenzte Tarsusgebiet einspringen, so dass die ganze Aussenseite des Tarsale [3] von dem Metatarsale II eingenommen wird. Bei Lacerta und Lygosoma stossen diese Metatarsalien unmittelbar an den Astragalus, oder vielmehr an den durch Verbindung mit dem Centrale gebildeten Vorsprung desselben. Es ist schon beim ersten Blicke auffällig, dass die den Metatarsus vom Tarsus abgrenzende Linie am Tarsale [3] plötzlich nach aufwärts zum Astragalus sich kehrt (Vergl. Taf. V. Figg. 4. 5) und dass weder Knorpelreste noch ein Bandapparat, etwa wie es bei den ungeschwänzten Amphi-

---

bei anderen findet eine Berührung statt (Lacerta, Lygosoma), endlich bei wieder anderen treffe ich zwischen Metatarsale V und dem Fibularstücke ein wahres Gelenk (bei Plestiodon, Varanus). Diese Verbindung ist aber bei alledem eine rein accessorische, und als eigentliche Basalfläche des genannten Mittelfussknochens kann nur die an das Cuboïdeum stossende betrachtet werden, denn an dieser allein entsteht die Epiphyse.

*) Anmerkung. Bei Seps (S. chalcides) trägt dieser Knochen nur einen einzigen Mittelfussknochen. Es fehlt die ganze fünfte Zehe, denn das jenem Knochen angefügte Metatarsale kann nur das vierte sein. Die drei vorhandenen Zehen entsprechen somit den drei mittleren der fünfzehigen Reptilien.

bien getroffen wurde, als Rest des bezüglichen Tarsusabschnittes deutbar, vorhanden ist. Die Annahme, dass die beiden fehlenden Tarsalien durch Ausfallen verschwunden seien, giebt nur die Thatsache an, aber keine Erklärung. Dafür dass man sie gleich dem Centrale, dem Tarsusstücke der ersten Reihe verbunden sich vorstellen könnte, fehlen alle positiven Nachweise, auch jede Analogie mit niederer und höher stehenden Formen. Sehen wir nun zu, wie es sich etwa mit der Rechtfertigung der Ansicht verhält, die aus der Berücksichtigung der Einlagerung der Metatarsusbasen in die Tarsusreihe nothwendiger Weise entsteht: dass nämlich die fehlenden Stücke des Tarsus mit dem Metatarsus sich vereinigt haben. An jüngeren Individuen von Eidechsen, bei denen die Verknöcherung des Tarsus noch nicht sehr weit vorgeschritten, sieht man am zweiten Metatarsale einen besonderen Knochenkern im Basalstücke auftreten, der sich genau so verhält, wie ein im Tarsale[3] befindlicher (vergl. Fig. 5). Das knorpelige Basalende des Metatarsale III zeigt zugleich in der Stellung seiner Knorpelzellen in einer mit der metatarsalen Endfläche des Tarsale[3] zusammenfallenden Ebene, dass es ein nicht ursprünglich dem übrigen Theile des bezüglichen Metatarsale zugehöriges Gebilde ist. Jener Knochenkern bleibt lange Zeit selbständig. Von ihm geht auch die Bildung eigener Markräume aus und erst bei alten Individuen fliessen diese mit dem grossen Raume des Mittelstückes zusammen. Am Metatarsale I ist der Vorgang zwar ein ähnlicher, aber es findet sehr frühe schon eine Vereinigung beider Theile statt. Wenn nun auch hier keine unmittelbare Beobachtung discret vorhandener knorpeliger Anlagen der beiden ersten Tarsalien vorliegt, so zeigt ein Blick auf das Verhalten der drei ersten Metatarsalien zum Tarsus, dass offenbar eine Verbindung von Tarsusstücken mit dem Metatarsus vor sich gegangen ist. Am dritten ist das Tarsale noch vollständig getrennt, aber der Basalfläche des Metatarsale eng angeschlossen; am zweiten ist die Vereinigung schon vollzogen, das Tarsale[2] erscheint als blosse Epiphyse, zeigt aber darin noch einige Selbständigkeit im Vergleiche zum ersten, bei welchem auch die Epiphyse sehr rasch verschwunden ist.*)

So zeigen sich die einzelnen Stadien des Verschmelzungsvorganges dauernd an den einzelnen Metatarsalien, und die Vergleichung dieser einzelnen Verhältnisse untereinander ersetzt den Mangel der Beobachtung der aufeinanderfolgenden Vor-

---

*) Anmerkung. Sämmtliche Mittelfussknochen der Eidechsen besitzen obere Epiphysen, welche selbständig durch Knorpelverkalkung verknöchern, und von der an den Enden ebenfalls verkalkten Diaphyse durch eine dünne Lage hyalinen Knorpels geschieden sind. Am dritten, vierten und fünften Metatarsale ist die Epiphyse ein plattes Stück, am ersten und zweiten dagegen von der Gestalt der Tarsalia. Wenn man den Mangel platter Epiphysen an dieser ersten Mittelfussknochen übersieht, und seine Aufmerksamkeit nur auf den Tarsus gerichtet hat, glaubt man bei jungen

gänge am Einzelnen. Bei einem Versuche diese Verhältnisse von früheren Organisationszuständen her abzuleiten, werden wir die Vereinigung des Tarsale[1] mit dem Metatarsale I als den ältesten Vorgang ansehen müssen. Er hinterliess die geringsten Spuren. Der folgende Vorgang bestand in der Vereinigung des Tarsale[2] mit dem Metatarsale II, von ihm sind noch Reste vorhanden, in der starken Epiphyse des letzteren Knochens, sowie in der selbständigen Ossification desselben. Diese meine Deutung des eigenthümlichen Befundes am Fusse der Lacerten findet eine treffliche Stütze im Baue des Fusses der Leguane (Taf. V. Fig. 6). Die Basalflächen des ersten bis vierten Metatarsale liegen in einer und derselben Ebene, zeigen aber in keiner Weise jenes auffällige Verhalten wie bei Lacerta und Lygosoma. Die des ersten ist abgerundet, köpfchenartig gestaltet, flacher ist die des zweiten und fast ganz plan die des dritten und vierten, welche beide mit der entsprechenden Fläche eines Tarsale verbunden sind. Das Tarsale[3] — bei einem von mir untersuchten jüngeren Exemplare noch knorpelig, mit einem rundlichen Knochenkerne im Innern — besitzt auf dem horizontalen Durchschnitte eine dreieckige Gestalt, die Basis dem Metatarsus zugekehrt, die Spitze gegen den Astragalus gerichtet (Fig. 6 [3]). Von der Spitze entspringt continuirlich aus dem Knorpel hervorgehend eine zum Astragalus verlaufende Bandmasse.

Eine gleiche, viel mächtigere Bandmasse geht von jedem der beiden ersten Metatarsalien aus, und inserirt sich mit der vom Tarsale[3] entspringenden an gleicher Stelle. Es füllt dieser Apparat den Raum aus, der zwischen den Basen der ersten Metatarsalien und dem Astragalus gegeben ist, welchen wir bei Lacerta durch die einspringenden Metatarsalien eingenommen sahen. Dadurch wird sehr nahe gelegt in jenen ligamentösen Theilen ein Aequivalent der fehlenden ersten Tarsalien zu suchen, denn dass letztere nicht mit den Metatarsalien vereinigt sind, zeigt deren ganz gleichmässige Beschaffenheit an den oberen Enden. Auf Durchschnitten untersucht, ergiebt sich aber noch Bestimmteres, indem das vom zweiten Metatarsale entspringende conische Ligament im Inneren ein Knorpelstück enthält, welches mit dem Tarsale[3] in gleicher Reihe gelagert ist. Es ist also hier noch ein Rest des zweiten Tarsale vorhanden, während das erste vollständig in Bandmasse umgewandelt ist. Im wesentlichen trifft das für Iguana angeführte auch für Draco. Eine Verschmelzung von Tarsalien mit den Metatarsalien findet auch hier nach

---

Exemplaren (z. B. v. Lacerta) vom Cuboïdeum nach innen zu drei an Grösse gleichmässig abnehmende Knochen zu finden, von denen aber nur der dem Cuboïdeum zunächst liegende factisch ein selbständig bleibendes Tarsusstück ist, während die beiden innersten sich zu den betreffenden Mittelfussknochen als Epiphysenstücke verhalten. Es wird also hier das Tarsale [1] u. [2] mit der Epiphyse der beiden ersten Metatarsalia verschmolzen sein. —

Allem nicht statt, dagegen gehen von den Basen der zwei ersten Metatarsalien Bandmassen aus, welche dem grossen oberen Stücke des Tarsus nach schrägem Verlaufe sich inseriren. Das bei Iguana gefundene Knorpelstück habe ich hier vermisst. Die Uebereinstimmung der Agamen im Tarsusbaue scheint aber dadurch nicht viel gestört zu werden.

Es muss demnach ein zweifacher Vorgang für die Veränderungen der beiden ersten Tarsalien angenommen werden. Nach dem einen wird ihre Bedeutung als Skelettheile nicht alterirt, sondern nur ihre Beziehung geändert durch Aufhören der Selbständigkeit in Folge von Verschmelzung mit Metatarsalien; nach dem zweiten Vorgange erleiden sie eine gewebliche Umwandlung, die Knorpelstücke werden zu Bändern, in denen sich bald ein Einem von beiden Tarsalien entsprechender kleiner Knorpelrest erhält (Iguana), oder nur Bindegewebe vorfindet (Draco). Diese beiden Vorgänge wirken zugleich umgestaltend auf die Grenzlinie zwischen Tarsus und Metatarsus, welche da, wo sich Theile des Tarsus mit dem Metatarsus verbunden haben um ebensoviel als diese Theile betragen gegen den Tarsus zu einspringen muss.

Einige Eigenthümlichkeiten trifft man im Tarsus der Ascalaboten. Das grosse, die erste Reihe bildende Stück ist gleich dem der übrigen Saurier gestaltet, bildet auch hier von Anfang an, noch während des knorpeligen Zustandes ein Continuum, welches von zwei Knochenkernen aus, von denen der eine im tibialen, der andere im fibularen Abschnitte gelagert ist, ossificirt. Bei Hemidactylus (Taf. V. Fig. 8) besitzt der fibulare Theil einen nach aussen und etwas nach hinten gerichteten Vorsprung, eine Art von wahrer Calcaneusbildung, die also auch hier genau an dem Stücke sich findet, welches schon bei den Crocodilen in geringem Maasse, mehr aber dann, wie bekannt, bei den Säugethieren einen nach hinten gerichteten Fortsatz (Tuber calcanei) bildet.

Bei Phyllodactylus (Fig. 7) ist der erwähnte Vorsprung noch auffälliger. Für die zweite Reihe des Tarsus ergeben sich noch wichtigere Verschiedenheiten, indem hier drei discrete Tarsalia vorhanden sind. Ein kleineres, bei Platydactylus und Hemidactylus, flaches Stück (Figg. 7, 8. [1]) trägt das Metatarsale I, und auch ein Theil der keilförmig zugespitzten Basis des Metatarsale II ist ihm angefügt. Das zweite Stück, keilförmig gestaltet, springt zwischen die Basen des Metatarsale II und III ein, entspricht aber, wie aus einer Vergleichung mit den übrigen Eidechsen zu ersehen, dem Metatarsale III. Endlich findet sich ein drittes, grösseres Stück, welchem das vierte und fünfte Metatarsale angefügt ist (*c*). Es liegt kein Grund vor, das letzterwähnte Knochenstück des Tarsus nicht für dasselbe zu halten, welches bei den übrigen bisher abgehandelten Reptilien als Cuboïdeum anzusehen war und auch das diesem anliegende, den dritten Metatarsus-

knochen tragende Stück ist ein bereits mehrfach bekanntes, das Tarsale[3]. Schwieriger ist über das kleinste am tibialen Rande gelagerte Stück zu urtheilen. Es schliesst sich nach oben den grossen Knochen der ersten Reihe meist mit einer sehr breiten Fläche an und könnte so für das selbständig gebliebene Centrale gehalten werden, es kann aber auch wegen seiner Beziehungen zum ersten Metatarsale als Tarsale[1] gelten. Für die erstere Annahme spricht nur die allgemeine Lagerung, die nicht einmal vollständig mit derjenigen übereinkommt, wo ein zweifelloses Centrale (wie bei den Schildkröten) vorhanden ist. Für die zweite Annahme spricht ausser der Beziehung zum Metatarsus vorzüglich der Umstand, dass das Metatarsale II weiter in den Tarsus vorspringt als das erste und das dritte Metatarsale, und somit als wahrscheinlich erscheinen lässt, dass in seine Basis ein Tarsuselement eingegangen ist. Wenn ich es auch nicht für unzweifelhaft ansehe, dass das genannte Tarsusstück eine Tarsale[1] vorstellt, so möchte ich es doch aus dem genannten Grunde für höchst wahrscheinlich erachten, so dass also für die zweite Reihe des Tarsus der Ascalaboten vier primitive Stücke vorhanden wären: das erste Tarsale und das dritte selbständig, das vierte und fünfte zum Cuboïdeum verbunden; ein Tarsale[2] käme nicht im Tarsus, sondern mit der Basis des Metatarsale II verschmolzen vor. Als Unterschied von den übrigen Eidechsen würde sich somit für die Ascalaboten die Selbständigkeit des Tarsale[1] aufstellen lassen.

Am meisten abweichend von allen bisher angeführten Sauriern verhalten sich die Chamäleonten, deren Tarsus gar nicht auf die, den übrigen Reptilien zukommenden Verhältnisse unmittelbar zurückgeführt werden kann. Es sind vier gesonderte Stücke vorhanden, von denen zwei an die Knochen des Unterschenkels angefügt dem Tibiale und Fibulare entsprechen, sie haben ein drittes Stück unter und etwas zwischen sich, und in dieser Verbindung findet sich das hauptsächlichste Gelenk des Fusses, der hier seine Drehungen ausführt. Ich kann dieses Stück nur einem Intermedium vergleichen, und ebenso das vierte, theils vom vorigen, theils von den fünf Metatarsalien begrenzte Stück, das „os du Centre" von Cuvier*) einem Centrale. Bezüglich der fünf Metatarsalien theile ich die Meinung Cuvier's, indem ich die Tarsalstücke der zweiten Reihe mit ihnen in Verbindung annehme. Während so für den oberen Theil des Tarsus durch das Getrenntsein der Stücke, noch amphibienartige Verhältnisse walten, ist für die zweite Reihe in der Verbindung derselben mit dem Metatarsus eine selbst über die Reptilien hinausgehende Einrichtung gegeben, und die Chamäleonten stellen sich auch dadurch in weitere Entfernung von den übrigen lebenden Sauriern.

---

*) Ossemens fossiles. vol. X. p. 98.

Hinsichtlich der Textur der einzelnen Tarsuselemente der Eidechsen bemerke ich, dass sich sehr beträchtliche, auf eine Weiterentwicklung deutende Unterschiede von jener der Amphibien bemerkbar machen. Im knorpeligen Zustande persistiren nur ganz unansehnliche Theile. Ausser den knorpelig bleibenden Gelenkflächen der Tarsusstücke bleibt nur das Rudiment des zweiten Tarsale beim Leguan knorpelig, bei allen übrigen findet früher oder später eine von einem inneren Knochenkerne ausgehende Ossification statt. Es bildet sich Knorpelknochen durch Verkalkung und durch Einschmelzen der verkalkten Grundsubstanz, sowie durch Wucherung der Zellen entstehen Markräume, welche gegen die Oberflächen der einzelnen Stücke wuchern, untereinander vielfach zusammenfliessen und an ihren Wandungen allmählich secundäres Knochengewebe schichtenweise ablagern. Das Innere der häufig sehr weiten Markräume zeigt sich später mit Fettzellen gefüllt, zwischen denen hin und wieder Pigmentbildungen vorkommen. Die morphologische Veränderung des Tarsus, die wir als eine Weiterentwicklung der bei den Amphibien bereits vorgeführten Zustände ansehen müssen, wird somit begleitet von einer histiologischen Differenzirung, die sich gleichfalls auf eine höhere Stufe gestellt zeigt, als wir sie bei einem Theile der Amphibien trafen.

Werfen wir noch einen Blick auf die Gelenkverhältnisse des Eidechsen-Tarsus, so ist vor allem die straffe, feste Verbindung des oberen grossen Tarsusknochen mit den beiden Knochen des Unterschenkels zu constatiren. Der Fuss der Eidechsen bewegt sich am Unterschenkel nicht an einem dem Sprunggelenke der Säugethiere homologen Orte, einem Tarso-crural-gelenke, sondern in einem Tarso-tarsalgelenke. Das grosse Calcaneo-Astragalo-Scaphoïdeum hat somit innigere Beziehungen zum cruralen Abschnitte des Fussskelets als zum tarsalen; letzterem bietet es an einem sattelförmigen Auschnitte eine Gelenkfläche für das Cuboïdeum, und die drei anderen Tarsalia oder vielmehr ihre Aequivalente, nehmen den gelenkkopfartigen Vorsprung auf. — Die Chelonier ergeben ein damit im wesentlichen übereinkommendes Verhalten. Indem der am Unterschenkel bewegliche Theil des Fusses erst mit der zweiten Reihe der Tarsusknochen beginnt, stellt sich der Fuss der Chelonier, wie der Saurier in einem ganz anderen Verhältnisse dar, als der der Amphibien, bei denen die einen eine zwischen allen Tarsusverbindungen gleichmässig vertheilte aber für jede Verbindung nur geringe Beweglichkeit besassen (Urodela), während bei den anderen sowohl in der Tarso-crural- als in der Tarso-tarsalverbindung hoch entwickelte Gelenkeinrichtungen auftraten (Anura).

Von den, der untergegangenen Thierwelt angehörigen Sauriern zeigen die dem Jurakalk (Solenhofener Kalkschiefer) angehörigen Homoeosaurus*) und Sapheosaurus**) schon eine mit der der heute noch lebenden Eidechsenformen übereinstimmende Tarsusbildung. Bei Homoeosaurus (H. Maximiliani H. v. Meyer.) zeigt sich zwar die erste Reihe des Tarsus scheinbar aus drei Stücken gebildet, die wir als Tibiale, Fibulare und Intermedium zu deuten hätten. H. v. Meyer***) führt darüber folgendes an: „Nach dem linken Fuss zu urtheilen, sollte man glauben, sie (die erste Reihe des Tarsus) bestünde aus drei Knochen, da nicht allein das Wadenbein in zwei Knochen zugleich einlenkt, sondern es auch den Anschein hat, als wäre der zum Schienbein gehörige Knochen, der dem Astragalus entsprechen würde, getheilt, so zwar, dass das Schienbein nur in einen der beiden Knochen eingelenkt hätte.“ Am rechten Fusse hat sich Meyer von einer solchen Theilung nicht überzeugen können, es sind vielmehr hier nur zwei, ein sehr grosses, breites, mit der Tibia verbundenes, und ein kleineres, an die Fibula stossendes Stück vorhanden. Nach dem, was ich bei Besichtigung des von H. v. Meyer beschriebenen Objectes finde, möchte ich mich gleichfalls für das Vorhandensein von nur zwei Knochen in der ersten Reihe erklären, denn die Zustände des rechten Hinterfusses sind genauer am erwähnten Exemplare unterscheidbar, als die des linken. Wir hätten also hier ein discretes Fibulare (Calcaneus) und einen durch Intermedium und Tibiale gebildeten Astragalus, in den auch das Centrale wie bei den heutigen Eidechsen eingegangen sein muss. Von der zweiten Reihe ist nur ein einziges, grösseres, rundliches Knöchelchen vorhanden, welches der vierten und fünften Zehe zur Einlenkung dient und sich damit als Cuboïdeum beurkundet. — Sapheosaurus (S. laticeps H. v. Meyer, Picormus laticeps Wagn., S. Thiollieri H. v. Meyer) zeigt in der ersten Tarsusreihe nur einen einzigen grösseren, aber wie es scheint durch eine Längsfurche in zwei seitliche Hälften getheilten Knochen, den ich wieder so erklären muss, wie das gleiche Stück der lebenden Saurier gedeutet wurde. Für die zweite Reihe bestehen zwei Knochen, die offenbar einem Cuboïdeum, der grössere, und einem Tarsale[3], der kleinere, homolog sind. Somit sind hier ganz dieselben Verhältnisse, wie bei den heutigen Sauriern gegeben, wenn nicht etwa noch Knorpelstücke, welche den übrigen Tarsalien entsprachen,

---

*) Homoeosaurus Maximiliani und Rhamphorhynchus (Pterodactylus) longicaudus, zwei fossile Reptilien aus dem Kalkschiefer v. Solenhofen. Mit 2 Taf. Frankf. a/M. 1847. gr. 4.

**) Desselben Autors Werk: Reptilien aus den lithogr. Schiefern des Jura in Deutschland und Frankreich. Frankf. a/M. 1860. fol. S. 110—112. Taf. XIII.

***) Zwei foss. Rept. etc. S. 9.

vorhanden gewesen und spurlos zu Grunde gegangen sind. Jedenfalls wird auch bei der Aufrechthaltung der letzteren Annahme, wozu nur die bei Sapheosaurus deutlich erkennbare Stellung der Metatarsusbasen in eine Linie einigen Anhalt bietet, eine geringe Ausbildung des tibialen Abschnittes der zweiten Reihe nicht in Abrede gestellt werden können. Das gilt auch für Homoeosaurus, bei welchem wohl auch das nicht mehr nachweisbare Tarsale[3] knorpelig war. Uebrigens sei noch besonders bemerkt, dass bei dieser Saurierform der fünfte Metatarsalknochen eine viel einfachere Gestalt besitzt, als bei allen jetzt lebenden Reptilien. Bei Sapheosaurus dagegen ist an diesem Stücke kaum eine Verschiedenheit gegen das Verhalten bei den lebenden Eidechsen zu bemerken. Bei aller sonstiger Uebereinstimmung haben wir aber auch für Sapheosaurus nicht ausser Acht zu lassen, dass die Stelle des einen grossen Stückes der ersten Reihe durch zwei Stücke vertreten wird.

Nicht so in Harmonie mit dem Baue der lebenden Reptilien, wie das eine allgemeine Annahme scheint, ergiebt sich das Fussskelet der Protorosauri. Nach meinen Untersuchungen an den übrigen Reptilien, sowie an den Amphibien komme ich bei einem Studium des Tarsusbaues dieser im Kupferschiefer der Steinkohlenformation uns erhaltenen Geschöpfe zu Resultaten, welche mit denen über den Carpus mitgetheilten so ziemlich im Einklange stehen. Die Untersucher der Reste von Protorosaurus enthalten sich aller näheren Deutungen, erklären aber den Tarsus als übereinstimmend mit dem der heutigen Eidechsen. Aus den vortrefflichen Abbildungen, welche H. v. Meyer*) über die Reste der Protorosaurus veröffentlicht hat, ergiebt sich mir das in folgendem Mitgetheilte. Für die erste Reihe scheinen zwei Knochen vorhanden gewesen zu sein, welche beide mehr in die Quere gezogen erscheinen. Der eine davon lagert der Tibia an, der andere scheint mehr der Fibula zu entsprechen, obgleich, wie besonders an dem Link'schen Exemplare**) in Waldenburg hervorzugehen scheint, die Fibula auch zu dem erst erwähnten Stücke Beziehungen hatte. Bei demselben Exemplare zeigt sich an dem tibialen Stücke ein anderes, von dem zweifelhaft bleibt, ob es nicht auch der ersten Reihe angehörte. Es stösst dieses rundliche Stück an den inneren Tarsusrand und verbindet sich zugleich mit sämmtlichen Stücken der zweiten Reihe, welcher es in keinem Falle angehören kann. Wenn es zur ersten Reihe zu rechnen wäre, was ich, wie gesagt, bei der offenbar unnatürlichen Lagerung der anderen Stücke der ersten Reihe nicht zu entscheiden wage, so könnte es nur als Tibiale gedeutet

*) Zur Fauna der Vorwelt. Saurier aus dem Kupferschiefer der Zechsteinformation. Fol. Frankf. a/M. 1856.

**) Op. cit. Taf. IX.

werden. Das erhält einige Begründung durch die Vergleichung mit dem Swedenborg'schen Exemplare*), wo das fragliche Stück nicht gut unterscheidbar ist, aber das eine grössere der ersten Reihe, an welches die Tibia stösst, ziemlich genau die gleiche Breite besitzt, wie am Link'schen Exemplare das daselbst erwähnte tibiale Stück in Verbindung mit dem in Frage stehenden haben würde. Es scheint mir nun nicht rathsam, auf eine speciellere Deutung dieser Stücke einzugehen. Es genügt auch schon meinem Zwecke, gezeigt zu haben, dass bei Protorosaurus etwas andere Verhältnisse gegeben sind, als bei den Eidechsen der gegenwärtigen Periode, Eigenthümlichkeiten, die noch deutlicher in der zweiten Tarsusreihe hervortreten. Während ich vorher nachwies, dass die zweite Tarsusreihe bei den Eidechsen eine unvollständige ist, dass besonders gegen den tibialen Rand zu, mit einziger Ausnahme der Ascalaboten bedeutende Veränderungen, theils durch Rudimentärwerden, theils durch Eingehen der Tarsalia in den Metatarsus, Platz gegriffen habe: so stellt sich für die Protorosauri jene zweite Reihe als vollständig vorhanden heraus. Es ist das in beiden Exemplaren der vollständiger erhaltenen Hinterextremitäten ersichtlich, weniger am Swedenborg'schen Exemplare, an welchem nur zu sehen ist, dass eben eine zweite Reihe existirt, aber in nicht deutlich definirbaren Theilen; zweifellos jedoch wird die Sache am Link'schen Exemplare. Hier liegen mindestens drei Stücke eng aneinander geschlossen in der zweiten Reihe und davon verbindet sich eines mit dem ersten Metatarsale, ein zweites, etwas grösseres mit dem zweiten und dritten und endlich ein noch grösseres mit dem dritten, vierten und fünften Metatarsusknochen. Das zweite, mittlere dieser Tarsusstücke zeigt auf seiner Oberfläche, wie die Meyer'sche Abbildung ergiebt, eine schräg verlaufende Furche, so dass man es aus zwei eng aneinanderliegenden Stücken, wovon das eine dem zweiten, das andere dem dritten Metatarsale entspräche, zusammengesetzt annehmen könnte. H. v. Meyer lässt es fraglich, ob hier nur Ein Stück, oder ob deren zwei vorlägen. In dem einen, wie in dem anderen Falle ist aber eine nicht unbeträchtliche Verschiedenheit von der Tarsusbildung der Eidechsen gegeben, bei denen das Metatarsale II (und das gilt auch für die Ascalaboten) kein besonderes Tarsusstück hat, sondern mit seiner weit in den Tarsus einspringenden Basis dasselbe vertreten lässt. Bei Protorosaurus ist ein solches Verhalten nicht einmal angedeutet. Wir hätten also für diese Geschöpfe ein Tarsale[1], ein Tarsale[2] u. [3] (beide vielleicht zu Einem Stücke vereinigt) und endlich ein Cuboïdeum. Wenn an das letztere ausser dem vierten und fünften Metatarsale auch noch das dritte zum Theil anstösst, so finde ich darin

*) Op. cit. Taf. VIII.

nichts besonderes, den morphologischen Werth des Cuboïdeum Störendes, und noch kein Verhältniss gegeben, welches uns bestimmen müsste im Cuboïdeum noch ein drittes Tarsale zu sehen. Die Configuration der Basis des dritten Metatarsale ergiebt vielmehr, dass jene Fläche, welche an das zweite resp. dritte Tarsale stösst, die Hauptgelenkfläche, und dass die andere Verbindung eine accessorische ist, etwa jener ähnlich, die vielfach unter den Eidechsen zwischen dem Metatarsale V und dem grossen oberen Tarsusstücke zu Stande kommt. Es ist nicht eine bloss bei den Sauriern vorhandene Eigenthümlichkeit des äusseren Metatarsale, dass es eine nach hinten und aussen gerichtete Tuberosität entwickelt und dadurch mit einer Seitenfläche zur Anfügung an den Tarsus kommt, es ist das in freilich geringerem Grade auch bei Säugethieren vorhanden und findet sich selbst am fünften Metatarsale des menschlichen Fusses. Diese äussere Tuberosität bedingt durch den hohen Grad ihrer Entwicklung, in Verbindung mit der beträchtlichen Kürze des Knochens, jene eigenthümliche Configuration, die es, wie schon mehrfach erwähnt, Cuvier zweifelhaft erscheinen liess, ob der genannte Knochen nicht dem Tarsus selbst angehöre.

Dass eine solche Tuberosität auch dem vierten Metatarsale zukomme, ist früher von mir für Lacerta u. a. angeführt worden. In geringem Grade findet sich ein ähnliches Verhältniss auch am dritten Metatarsale von Protorosaurus, so dass die Verbindungsebenen der drei letzten Metatarsalia mit dem Tarsus sämmtlich schräg von aussen und oben nach innen und unten verlaufen. Eine Prüfung der v. Meyer'schen Darstellung lässt dieses Verhältniss wohl jeden mit dem Baue des Tarsus Bekannten leicht erkennen.

Wie durch die Vollständigkeit der zweiten Reihe des Tarsus eine offenbar als niederer Zustand erscheinende Abweichung im Vergleiche mit dem Tarsusbaue anderer Saurier sich herausstellt, so liegt auch in der Gestaltung der einzelnen Tarsusstücke selbst noch einige Eigenthümlichkeit. An der Stelle mannichfach gestalteter, durch eigenthümliche Reliefverhältnisse ausgezeichneter, in jeder Hinsicht individualisirter Tarsusstücke zeigen sich bei Protorosaurus mehr flache, in der Mitte sogar mit einer seichten Vertiefung versehene Tarsustheile, die also dadurch viel mehr an niedere Zustände erinnern. — Verwerthen wir die angetroffenen Verhältnisse des Tarsus der Protorosauri, zur Erkennung der Beziehungen zu den übrigen Reptilien, so geht unzweifelhaft hervor, dass sich gegen die heutigen Saurier eine bemerkenswerthe Differenz zeigt, dass auch die Fussbildung uns Gründe an die Hand giebt, diese Thiere nicht ohne Weiteres den Sauriern anzuschliessen. Wenn auch der ganze übrige Fuss auffallend mit dem mancher Eidechsen übereinstimmt, so ist doch auf keinen Fall jene eigen-

thümliche Metamorphose der zweiten Tarsusreihe zu Stande gekommen und es zeigen sich, wie am Carpus, so auch am Tarsus Einrichtungen, die es uns nahe genug legen, in jenen Geschöpfen Mischformen, oder vielmehr Uebergangszustände zu erkennen.

Eine ähnliche, aber nach anderer Seite hin wichtige Mischform ist auch hinsichtlich der Tarsusbildung der von A. Wagner beschriebene Compsognathus (C. longipes) von Kelheim.*)

Die ausnehmende Verlängerung der Hinterextremitäten im Vergleiche zu den vorderen kommt durch eine Verlängerung aller Abschnitte zu Stande, und nicht wenig ist daran der Metatarsus betheiligt, der aus drei langen parallel mit einander verlaufenden Stücken zusammengesetzt wird. Dazu kommt noch ein gekrümmtes viertes kleineres Stück, welches aber nur am oberen Tarsusabschnitte sich findet, und als das Metatarsusrudiment einer Aussenzehe dem bei den Crocodilen auftretenden Verhältnisse ähnlich anzusehen ist. — Der Tarsus besteht nur aus drei platten Knöchelchen die — wie am linken Fusse deutlich zu sehen — den drei langen Metatarsalien entsprechen, und von denen eines ausserdem noch das kürzere gekrümmte Metatarsale trägt. Es kann diese Reihe von kleinen Stücken nur der zweiten Reihe des Tarsus der übrigen Reptilien entsprechen. Ein der ersten Reihe vergleichbares Stück fehlt vollständig, und damit tritt der Tarsus bei Compsognathus ganz aus den für alle übrigen Reptilien massgebenden Verhältnissen heraus.

Wenn wir uns nicht mit der einfachen Betrachtung der Singularität des Falles bescheiden, sondern weiter fragen, auf welche Weise zwischen diesem höchst merkwürdigen Tarsusbau und den übrigen in ihrem Zusammenhange bereits erkannten Thatsachen Beziehungen anzuknüpfen seien, so müssen wir das untere Ende der Tibia in's Auge fassen, mit welchem bei Schildkröten wie bei Eidechsen das obere grosse Tarsusstück in engere Verbindung tritt.

Das untere Ende der Tibia von Compsognathus stellt — wie am linken Fusse deutlich — einen ansehnlichen Gelenkkopf vor, dessen stärkere Wölbung

---

*) Abhandlungen der mathemat. physik. Classe der K. Akademie der Wissenschaften zu München. Bd. IX, Abth. 1. S. 94.

In meinen „Bemerkungen über das Fussskelet der Vögel" habe ich bereits dieses merkwürdigen Geschöpfes Erwähnung gethan.

nach hinten sieht. Bei keinem anderen Reptil bietet die Tibia dieses Verhalten, oder etwas, was ihm ähnlich wäre, wohl aber kann das erste grosse Tarsusstück solche oder doch ähnliche Zustände zeigen, wie wieder Schildkröten und Eidechsen aufweisen. Geht nun dieses Tarsusstück in die Tibia ein, verbindet sich mit ihr vollständig zu Einem Knochen, so kann dadurch dem untern Ende der Tibia jene merkwürdige Eigenschaft werden, die ihr von vornherein abgeht. Es fragt sich nun, in wie weit es gerechtfertigt ist jene Verbindung eines ganzen ursprünglich aus vier discreten Stücken bestehenden Tarsusabschnittes mit dem Hauptknochen des Unterschenkels anzunehmen. Die Beantwortung dieser Frage ist nicht gar schwer. Eine innige Verbindung beider Theile besteht bei allen Reptilien (mit Ausnahme der Crocodile) und lässt den Fuss sich in einem Intertarsalgelenke bewegen. Dadurch tritt jenes obere Tarsusstück schon theilweise functionell aus dem Tarsus heraus, und zum Unterschenkel heran. Es bedarf also nur einer weiteren Stufe der Verbindung, um seine Selbständigkeit gänzlich zu verlieren. Auf dieser, die völlige Verschmelzung aufweisenden Stufe steht zwar der Tarsus keines lebenden Reptils, wohl aber treffen wir dies Verhalten bei den Vögeln, wie ich nachher zeigen werde. Bei diesen geht in der That das obere grosse Tarsusstück völlig in die Tibia ein und bildet an dieser einen dem des Compsognathus völlig ähnlichen Gelenkkopf, an welchem das untere Tarsusstück, hier bei Compsognathus durch drei Tarsalia vorgestellt, articulirt. Es bildet somit Compsognathus, bezüglich des Tarsusverhaltens eine Zwischenstufe zwischen Reptilien und Vögeln. Der Fuss ist Reptilienfuss insofern er getrennte Metatarsalien enthält, und auch noch getrennte Tarsalien, er ist aber Vogelfuss, insofern sein oberes Tarsusstück ganz vorhanden, d. h. mit der Tibia vereinigt ist, da auch offenbar nur die Zehen und nicht mehr der Metatarsus bei der Locomotion den Boden berührten. Somit ist aber hier in der Bildung der hintern Extremität eine die Reptilien auf's engste mit den Vögeln verknüpfende Zwischenform gegeben, deren zwiefaltige Charaktere auch im ganzen übrigen Skeletbaue sich nachweisen lassen.

Da an Compsognathus dieser Uebergang so ganz überraschend deutlich sich aussprieht, und auch an den Vorderextremitäten, wie Andeutungen vorliegen, nicht fehlt, verdient diese Form gewiss dasselbe Interesse, als ihr befiederter Coaeve, der Archaeopteryx (Gryphosaurus) von Solenhofen, an welchem das Fussskelet schon völlig in die Vogelform übergegangen ist.

Ein ganz eigenthümliches, bisher gleichfalls noch nicht vollständig gewürdigtes Verhalten bietet sich in der Fusswurzel der Crocodile dar. Die lebenden Crocodile, wie ihre untergegangenen Verwandten, die Mystriosaurier des Lias, zeigen im Wesentlichen gleichen Tarsusbau. Cuvier, der auch hier zuerst aufklärend thätig war, hat die vier Fusswurzelknochen auf die der Säugethiere zurückgeführt, oder besser gesagt, mit jenen Namen belegt, die den gleichen Theilen bei Säugethieren zukommen. Sie finden sich in zwei Reihen, in jeder die gleiche Zahl. Der ersten Reihe kommt ein der Tibia correspondirender Astragalus zu (Taf. V. Fig. 9. *AC*) und ein an der Aussenseite des letzteren mit einem Theile des distalen Endes der Fibula correspondirender Calcaneus (*f*); dieser verbindet sich mit einem der zweiten Reihe angehörigen kleineren Stücke, das als Cuboïdeum angesprochen ward, und diesem folgt nach Innen in derselben Reihe ein einziges, noch kleineres Cuneïforme. An der Aussenseite des Cuboïdeum, etwas nach hinten und unten sitzt ein eigenthümlicher, den äusseren Ballen der Fusssohle stützender Knochen (*V*), der von Cuvier zum Tarsus gezählt wurde, obgleich es ihm nicht entgangen war, dass dieses Stück eigentlich nur das rudimentäre fünfte Metatarsale sei. Cuvier sagt ausdrücklich, dass dieser Knochen die Stelle der fünften Zehe einnähme, bespricht ihn aber beim Tarsus und veranlasste dadurch, dass auch Andere ihn dahin rechneten und für die Crocodile fünf Tarsusstücke aufführen. Owen hat ihm seine natürliche Stelle als fünftes Metatarsale angewiesen. Von dem Metatarsus werden, nach Cuvier's Angaben, die beiden inneren Stücke vom Astragalus getragen, dem zweiten und dritten correspondirt das Cuneïforme, dem dritten und vierten das Cuboïdeum. So weit reichen unsere bisherigen Kenntnisse vom Tarsus der Crocodile. Es bleiben mir aber noch zwei wichtige Dinge zu erledigen, einmal die Vergleichung der Tarsustheile mit den bei den übrigen Reptilien und bei den Amphibien von mir nachgewiesenen Verhältnissen, dann die Würdigung der am Tarsus sich ergebenden Gelenkbildungen.

Die beiden Knochen der ersten Reihe sind als Astragalus und Calcaneus benannt und schon beim ersten Anblicke wird demjenigen, der nur den Säugethiertarsus kennt, daran kein Zweifel erwachsen. Wir haben aber bei Amphibien, wie bei Schildkröten ein Intermedium kennen gelernt, das als discretes Stück den Crocodilen fehlt, das also hier nach Analogie der bei den Schildkröten getroffenen Verhältnisse im Astragalus wird gesucht werden müssen. Der Astragalus entspricht also dem Tibiale und Intermedium. Sein ansehnliche Entwicklung in die Quere, sowie der Umstand, dass er nicht nur mit der ganzen unteren Endfläche der Tibia, sondern auch mit der grösseren Hälfte der Endfläche der Fibula in Verbindung steht, bekräftigen diese Ansicht. Da er aber mit einem Cuneïforme (dem Tarsale[3]), und auch mit dem ersten Metatarsale articulirt, so ist es klar, dass im

Vergleiche mit den geschwänzten Amphibien grosse Veränderungen vor sich gegangen sein müssen, indem nicht nur das erste und zweite Tarsale, sondern auch das Centrale nicht mehr als selbständige Theile existiren. An dem Tarsus der Chelonier ist gezeigt worden, dass das Centrale, wo es zu fehlen scheint, nur mit dem Astragalus in innige Verbindung trat und allmählich ganz in ihn überging. Bei den Eidechsen ist so durchgehend das Centrale verschwunden und für die Crocodile besteht der gleiche Grund im sogenannten Astragalus auch das Centrale zu suchen. Die starke, nach vorn gekehrte Wölbung des Astragalus (Taf. V. Fig. 9. *A. C*) zeigt sich jener vollkommen ähnlich, die bei den Schildkröten durch Verschmelzung des Centrale mit dem Astragalus an letzterem entstand. Aus der Untersuchung sehr junger Embryen könnte vielleicht ein unmittelbarer Nachweis entnommen werden, wahrscheinlicher ist mir aber, dass auch da der genannte Astragalus aus einem einzigen Knorpelstücke besteht, denn ich habe oben schon bei den Sauriern die Behauptung aufstellen müssen, dass das Aufgehen des Centrale in die obere Tarsusreihe eine sehr frühe (d. h. nicht für das Individuum, sondern für die Gattung, Familie und Ordnung frühzeitig Platz greifende Erscheinung ist, wie ja auch bei allen Sauriern (die Chamaeleonten ausgenommen) keine Spur eines Centrale mehr nachweisbar ist. Was uns die Geschichte der individuellen Entwicklung versagt, bietet uns die freilich um vieles schwerer verständliche Entwicklung der Abtheilungen des Thierreichs. Der Astragalus der Crocodile entspricht also dreien, bei den ungeschwänzten Amphibien gesondert vorkommenden Stücken: Tibiale, Intermedium und Centrale. Er entspricht auch dem Astragalus der Schildkröten, nicht aber jenem Knochen, den wir bei Säugethieren so heissen, denn dort persistirt das Centrale als selbständiges Tarsusstück, als Scaphoïdeum oder Naviculare. Der Knochen, den wir als Calcaneus bezeichnet, stimmt in seinen allgemeinsten Beziehungen mit dem Fibulare der Amphibien, der Schildkröten und der Eidechsen, ist aber durch die Entwicklung eines nach hinten gerichteten Fortsatzes, eines wahren Tuber calcanei ausgezeichnet, wodurch das Fibulare der Crocodile von dem aller bisher betrachteten Wirbelthiere ebenso verschieden ist, als es sich dadurch dem gleichen Knochen des Säugethiertarsus nähert. Es ist zwar schon bei den Ascalaboten auf eine ähnliche Bildung hingewiesen worden, es war aber jener Fortsatz weniger nach hinten als nach aussen gerichtet und zudem durch die Verschmelzung sämmtlicher Knochen der ersten Reihe in einem anderen Werthe zum Tarsus. Ein echter, durch den Höcker ausgezeichneter Calcaneus tritt daher erst bei den Crocodilen auf, worauf bereits Cuvier in der Kürze aufmerksam machte. Die Verbindung des Calcaneus mit dem sogenannten Astragalus geschieht durch ein Gelenk, welches durch eine sattelförmig gekrümmte Gelenkfläche an der

Aussenseite des „Astragalus“ und eine dieser Fläche entsprechenden Bildung des Calcaneus zu Stande kommt.

In der zweiten Reihe trägt der äussere grössere Knochen, das Cuboïdeum (Taf. V. Fig. 9. *C*) das Rudiment des fünften Metatarsale, dann das ganze vierte und einen grossen Theil des dritten. Durch letztere Beziehungen könnte man an der Deutung des Cuboïdeum irre werden und in diesem zwei Tarsalien entsprechenden Knochenstücke noch ein drittes Tarsale annehmen, allein ganz ähnliche Verhältnisse, nämlich Beziehungen des Metatarsale III zum Cuboïdeum sind sonst nicht selten vorhanden und aus jenen Fällen, in welchen die Deutung des Cuboïdeum nicht bezweifelt werden kann, wie z. B. bei den Schildkröten, geht deutlich hervor, dass auch bei den Crocodilen der fragliche Knochen nur ein Cuboïdeum sein kann. Die Correlation der einzelnen Theile der zweiten Tarsusreihe und des Metatarsus, die noch bei den Amphibien scharf ausgeprägt war, löst sich mehrfach bei den Reptilien. So ist sie auch bei den Crocodilen für das zweite, kleinere Tarsusstück der zweiten Reihe gelöst, welches, ursprünglich das dritte Metatarsale tragend, schon bei den Schildkröten (Emys, Trionyx;) einen Theil der Basalfläche des zweiten Metatarsale aufnimmt und bei den Crocodilen sogar die grössere Hälfte der bezüglichen Flächen des letzteren trägt. Diese, wie eine Verschiebung sich darstellende Veränderung der Beziehung darf auch hier, so wenig wie für das Cuboïdeum aus einer einfachen Verschmelzung mehrerer Tarsalia erklärt werden, für welche Annahme positive Anhaltepuncte abgehen. Die beiden ersten Tarsalia (Cuneïformia der Säugethiere) sind als solche bei den Crocodilen gar nicht vorhanden, sie in das dem Metatarsale III correspondirende Tarsale aufgenommen anzunehmen, würde Verhältnisse voraussetzen, für die keine einzige Beobachtung spricht. Es scheinen also, und dafür erklären sich von Cuvier an sämmtliche Forscher, die Tarsalia des ersten und zweiten Metatarsusstückes den Crocodilen abzugehen und da wegen der in gleicher Richtung befindlichen Lagerung der Endflächen aller vier entwickelten Metatarsusstücke, das für die Eidechsen aufgedeckte Verhalten, nämlich die Verschmelzung von Tarsalien mit Metatarsalien nicht angenommen werden darf, so könnte man glauben, dass hier ein wirklicher Ausfall, eine gänzliche Verkümmerung von Tarsustheilen stattgefunden hätte. Aber nur die Untersuchung trockener Skelete, oder gar künstlich zusammengesetzter, kann jene Vermuthung entstehen lassen. Die Untersuchung an frischen oder in Weingeist conservirten Exemplaren kann einen solchen Ausfall in keiner Weise bestätigen. Es ergiebt sich vielmehr, dass vom Innenrande des einem dritten Keilbeine entsprechenden Tarsalstückes (Taf. V. Fig. 9. [3]) eine Knorpellamelle ([2]) ausgeht, die allmählich dünner werdend, sich sowohl über einen Theil des zweiten Metatarsale, als auch über die ganze Basalfläche des ersten fortsetzt, um sich mit dem Kapsel-

bande zu vereinigen. Sie verbindet sich auch noch mit der Basalfläche des ersten Matatarsale und bei jungen Exemplaren wird dadurch der letzteren eine ansehnlich dicke Knorpelplatte beigefügt, gegen welche der Astragalus eingelenkt ist. Diese Lamelle ist an ihrem gegen die Fusssohle zu sehenden, stärkeren Theile rein knorpelig, wo sie dorsalwärts sich verdünnt, wird sie durch Faserknorpel gebildet. Der Uebergang in das dritte Tarsale, wie jener in die Basis des ersten Metatarsale ist bei jungen Thieren durch die bedeutendere Mächtigkeit der ganzen Lamelle sehr leicht erkennbar. Wir haben also zwischen dem Cuboïdeum und dem inneren Tarsusrande ein continuirliches, gegen den letzteren Rand zu dünner werdendes und dort mit dem Metatarsus sich verbindendes Stück, zwischen dem sogenannten Astragalus (eigentlich Astragalo-Scaphoïdeum) und dem Metatarsus gelagert, von welchem Stücke wir den stärkeren, grösstentheils ossificirten, dem Cuboïdeum benachbarten Abschnitt einem Tarsale [3] verglichen haben, und von welchem der übrige knorpelig bleibende Abschnitt als morphologisches Aequivalent der beiden ersten Tarsalia angesehen werden darf. Es findet sich also kein vollständiger Mangel dieser Theile, sondern nur eine Verkümmerung vor, die in der Weise zu Stande gekommen sein wird, dass in den, den Crocodilen vorausgegangenen Formen in der zweiten Tarsalreihe nur das Cuboïdeum aus zwei Tarsalien sich selbständig entwickelt hat, während die drei inneren Tarsalien aus der gemeinsamen Anlage sich nicht differenzirten, sondern ein continuirliches, flaches, zum grossen Theile knorpelig bleibendes Skeletstück vorstellten. Mit der weiter gehenden Entwicklung wird an diesen, drei Tarsalien entsprechenden Stücken nur noch der äussere stärkere Theil durch selbständige Verknöcherung sich erhalten, der innere sich in jene Knorpellamelle umgewandelt haben, die wir eben besprachen. Durch die Verbindung mit dem ersten Metatarsale wird auch bei den Crocodilen an Verhältnisse erinnert, die bei den Eidechsen in grösserem Maassstabe ausgeführt waren. Im Ganzen bietet die vorgeführte Erscheinung eine Analogie mit dem Verhalten des Tarsus der ungeschwänzten Amphibien. Dort waren es aber die beiden äusseren Tarsalien, welche zu einer Bandmasse rückgebildet erschienen, während der gleiche Vorgang bei den Crocodilen die inneren Tarsalien betrifft.

Es lassen sich somit auch am Tarsus der Crocodile alle jene Theile erkennen, welche wir, von den geschwänzten Amphibien beginnend, in zahlreichen, durch Verwachsung, sowie durch Rückbildungen hervorgerufenen Umwandlungen bei den ungeschwänzten Amphibien, wie bei den Schildkröten und Eidechsen wieder trafen, und wenn ich jene Abtheilungen hervorheben soll, an welche innigere Anschlüsse stattfinden, weil von ihnen aus die Tarsusbildung der Crocodile abgeleitet werden kann, so sind es nur die geschwänzten Amphibien und die Schildkröten. Bei den ungeschwänzten Amphibien, wie bei den Eidechsen, sind wir nämlich auf

Einrichtungen gestossen, die als weiter gehende Veränderungen gefasst werden müssen, von welchen aus der Tarsus der Crocodile nicht mehr ableitbar ist. Wenn für die erste Tarsusreihe sammt dem Scaphoïdeum ein einziges Knorpelstück als Anlage besteht, so können daraus zwei Knochenstücke hervorgehen, die aber, durch Knorpel verbunden, doch nur ein einziges ausmachen; und wenn einige Tarsalia einmal mit Metatarsalien sich vereinigen, so ist es denkbar, dass dieser Vorgang ein immer innigerer werden kann, so dass endlich jene Tarsalia selbst ihre primordiale Selbständigkeit verlieren, aber es ist jeder vernünftigen Naturauffassung zuwider, dafür zu halten, dass jene Stücke, nachdem sie einmal durch Reihen von Formen hindurch dem Metatarsus sich angeschlossen, wieder zu selbständigen Theilen werden, und jenen Knorpelstreif zwischen Astragalo-Scaphoïdeum und dem Metatarsus der Crocodile herstellen könnten. Damit wäre die Beziehung zu den Eidechsen abgethan. Aehnliches gilt für die ungeschwänzten Amphibien, bei denen, um nur Eines zu erwähnen, gleichfalls Tarsuselemente vollständig rückgebildet sind, die gerade bei den Crocodilen auf der Höhe der Entwicklung stehen.

Während wir eine allgemeine Uebereinstimmung der Verhältnisse des Tarsus der Crocodile mit dem anderer Reptilien nicht verkennen dürfen, eine Uebereinstimmung, die durch die Verkümmerung der fünften Zehe, sowie durch die Veränderungen der ersten Tarsalien nicht sehr tief alterirt wird, so ergeben sich in der Form des Calcaneus, sowie in den Verbindungen der Tarsusknochen und deren Flächengestaltungen, Eigenthümlichkeiten, welche den Crocodiltarsus gegen die höheren, wie gegen die niederen Wirbelthierabtheilungen scharf abgrenzen.

Dass in der Calcaneus-Bildung eine weit über die Reptilien hinausgreifende Beziehung liegt, ist oben bereits hervorgehoben. Es bedarf also nur noch einer Auseinandersetzung der Gelenkverbindungen. In der ersten Reihe trifft man das Astragalo-Scaphoïdeum mit einer oberen wenig vertieften Fläche der congruenten Endfläche der Tibia durch ein straffes Kapselband angefügt. Bei Beugungen oder Streckungen des Fusses am Unterschenkel finden nur minimale Lageveränderungen zwischen beiden Knochen statt, so dass diese Gelenkverbindung bei den Bewegungen des Fusses kaum in Betracht kommt. Eine nach aussen und vorn, schräg abgedachte Facette der oberen Fläche des Astragalus verbindet sich in gleicher Weise mit dem grösseren Theile der distalen Endfläche der Fibula (Taf. V. Fig. 9). An der vorderen, (dorsalen) Fläche besitzt das Astragalo-Scaphoïdeum die schon mehrfach erwähnte, einen Gelenkkopf darstellende Wölbung für eine durch die zweite Reihe des Tarsus gebildete Pfanne, von welcher die äussere Hälfte durch den knorpelig bleibenden Theil des durch Rückbildung der drei ersten Tarsalia entstandenen Tarsusstückes gebildet wird. Da aber die wenig gekrümmte Gelenkfläche, welche das quere Tarsalstück dem zweiten und dritten Metatarsale bietet,

dem letzteren Knochen eine geringe Beweglichkeit am Tarsus gestattet, da ferner eine unmittelbare Verbindung zwischen dem genannten Tarsusstücke und dem Metatarsale I vorhanden ist, so werden die Bewegungen des Fusses wesentlich in dem zwischen Astragalo-Scaphoïdeum und der zweiten Tarsusreihe befindlichen Gelenke statt haben. Ein schlaffes Kapselband gestattet für Streckung und Beugung des Fusses grössere Excursionen auf dem Gelenkkopfe des grossen Knochen der ersten Tarsusreihe. Damit wären ähnliche Verhältnisse wie bei den Eidechsen gegeben, Verhältnisse die als eine Weiterentwicklung der bei den Schildkröten angebahnten Einrichtungen angesehen werden könnten. Es ergiebt sich aber aus den veränderten Beziehungen des Calcaneus eine nicht zu übersehende Verschiedenheit. Der Calcaneus besitzt an seinem vorderen Stücke eine etwas nach innen gegen den Astragalus gerichtete Gelenkwölbung, die von einer entsprechend ausgeschnittenen Gelenkfläche des Astragalus aufgenommen wird. Die seitliche Wölbung am Calcaneus geht unmittelbar in die dem unteren Ende der Fibula zugekehrte obere Fäche über, so dass Fibula und Astragalus eigentlich eine einzige für den vom Calcaneus geformten Gelenkkopf dienende Pfanne bilden. In diesem Gelenke bewegt sich der Calcaneus mit dem Cuboïdeum, welches an drei Seiten mit je Einem der drei letzten Metatarsalien in oberen Gelenkflächen verbunden ist, somit gegen den Metatarsus sowohl, wie gegen den Calcaneus nur geringe Beweglichkeit zulässt. Wie auch die Einrichtung der Kapselbänder ausweist, kommt die Beweglichkeit des mit dem Cuboïdeum verbundenen Metatarsusabschnittes vorzugsweise durch die oben erwähnte Gelenkverbindung des Calcaneus mit Astragalus und Fibula zu Stande, wobei der Calcaneus an einem dem Sustentaculum Tali vergleichbaren an den Astragalus gehefteten Fortsatz sich dreht. Bei der straffen Calcaneo-Cuboïdalverbindung liegt also das in allen Hauptbewegungen des Fusses in Betracht kommende Gelenk zwischen Fibula und Astragalo-Scaphoïdeum einerseits, und Calcaneus und dem den Keilbeinen entsprechenden Stücke andererseits. Bei jeder Beugung und Streckung des Fusses tritt eine Aenderung in den gegenseitigen Beziehungen der genannten Flächen ein. Der Calcaneus bewegt sich mit dem Fusse, während das dem Unterschenkel fester verbundene Astragalo-Scaphoïdeum nur mit dem Unterschenkel sich bewegt.

Aus den Gelenkvorrichtungen am Tarsus liessen sich noch andere Bewegungen wie z. B. die auf dem Gelenkkopfe des Astragalo-Scaphoïdeum stattfindende Hebung und Senkung des inneren Fussrandes nachweisen, ich beschränke mich aber auf das Hervorheben der für meine Zwecke besonders wichtigen functionellen Differenzirung, die zwischen den zwei Knochen der ersten Reihe des Tarsus Platz gegriffen hat. Mit dem Nachweise dieser Einrichtung wird zugleich gezeigt, welche bedeutende Verschiedenheit im Tarsusbaue der Crocodile gegen den der übrigen Reptilien, wie auch der Amphibien gegeben ist. Durch die innigere Verbindung

des Calcaneus mit der zweiten Reihe der Fusswurzelknochen und durch die freie Beweglichkeit desselben Knochens gegen den Unterschenkel bildet sich eine zur Sprunggelenkbildung der Säugethiere führende Einrichtung, die durch die Verbindung des anderen Knochens der ersten Reihe mit dem Unterschenkelskelete und durch die dadurch bedingte Bildung eines partiellen Intertarsalgelenkes eine eigenthümliche keiner Abtheilung der lebenden Wirbelthiere einreihbare Complication erhält.

Bezüglich des Astragalo-Scaphoïdeum besteht bei den Crocodilen ein Anschluss an die übrigen Reptilien, bezüglich des Calcaneus jedoch kann nur ein verwandtschaftliches Verhältniss mit den Säugethieren erkannt werden, wie ja auch schon die formalen Zustände dieses Knochens ausdrücken. Es zeigt sich aber auch das die eigenthümliche Gestalt des Calcaneus bedingende Tuber als unmittelbar dem Calcaneus selbst angehörend und nicht als ein besonderes, nur mit dem Körper des Fersenbeines verwachsenes Skeletstück des Tarsus, wie von Owen irriger Weise angenommen ward, worauf ich weiter unten noch zurückkommen werde.

Aus der, wie ich glaube, einen klaren Ueberblick über den Tarsusbau der Amphibien und Reptilien bietenden Darstellung, sind auch die anscheinend um vieles verwickelteren Verhältnisse des Fussskeletes der Vögel zu verstehen. Es bilden jene Untersuchungen durchaus unerlässliche Grundlagen, so dass sie mit Beziehung auf den Vogeltarsus als Vorarbeiten anzusehen sind. Die wichtigsten hierher gehörigen Thatsachen und ihre Deutungen habe ich bereits früher veröffentlicht*). Eine bisher fortgesetzte Reihe von Untersuchungen hat mir alles Wesentliche bestätigt, allein durch die erst nach der Mittheilung jener Beobachtungen ausgeführten genaueren Untersuchungen des Amphibien- und Reptilienfusses ist mir vieles damals noch nicht vollständig Aufgeklärtes zu bestimmterem Verständnisse gekommen, und meine Anschauungen über die Zusammenhänge des Tarsusbaues der verschiedenen Wirbelthiere sind auch für die Auffassung des Vogelfusses in manchem Einzelnen etwas geändert, im Ganzen aber gefördert worden.

Bekanntlich bildet der zwischen dem Unterschenkel und den Zehen gelegene Abschnitt des Vogelfusses ein einziges grösseres, für die ganze Abtheilung

---

*) Vergleichend anatomische Bemerkungen über das Fussskelet der Vögel, im Archiv für Anatomie und Physiologie. Jahrg. 1863. S. 450—472.

höchst charakteristisches Stück, welches man seit Cuvier als dem gesammten Tarsus und Metatarsus entsprechend ansah. Man wusste, dass dieses Stück ursprünglich aus getrennten Theilen bestehe, aus drei der Länge nach sich untereinander verbindenden Metatarsusknochen, mit denen die Fusswurzel am oberen Ende verwachse. Zum Theile, in der Mitte nämlich, von einander getrennt, erhalten sich die Metatarsalien bei Aptenodytes, und der Tarsus bleibt längere Zeit hindurch unverbunden mit den Metatarsalien bei den Cursores, den lebenden Straussen sowohl, als den ausgestorbenen Dinornithen. Dem Einen grossen „Laufknochen" ist bei den vierzehigen Vögeln dann noch am unteren Ende ein besonderes kleineres, die innerste Zehe tragendes Stück angefügt. Damit begrenzen sich alle unsere Kenntnisse vom Vogelfusse, soweit sie nicht auf blosse Beschreibung der Formverhältnisse, Angaben von Maassen u. dgl. für die vergleichende Anatomie in den Hintergrund tretender Dinge beruhen, die ihre Zwecke in engeren und engsten Erkenntnisskreisen suchen.*)

Wie bei Aptenodytes das Bestehen dreier getrennter Tarsalstücke auf die Zusammensetzung des „Tarsus" der Vögel hinwies, so hat schon sehr früh die Untersuchung der Entwicklung des Vogelfusses ein Gleiches gelehrt. Die ersten Angaben in dieser Hinsicht finde ich bei Tiedemann.**) Er sagt: „Dieser Knochen wird aus mehreren Knochen gebildet, welche man aber nur bei dem Vogel im Ei antrifft. Namentlich fand ich immer zwei Röhrenknochen, die nach und nach zusammenwachsen." Was Tiedemann übersehen hatte, erkannte v. Baer***), nämlich zunächst, dass es nicht zwei, sondern ebensoviele knorpelig praeformirte Stücke sind, als Zehen existiren. Während die Verwachsung von longitudinalen Stücken im Vogeltarsus somit zweifellos war, verhielten sich die Beziehungen des Tarsus im Dunkeln und es ist nur das lange Getrenntbleiben eines epiphysenartigen, dem oberen Ende ansitzenden Stückes bei den Cursores, sowie das bleibende Vorkommen eines kleinen keilförmigen Tarsalstückes am äusseren hinteren Theile des „Laufknochens" die Veranlassung gewesen im Laufknochen den Metatarsus und den Tarsus zu erkennen. Ob jenes Epiphysenstück dem ganzen Tarsus entspräche, oder nur einem Theile desselben, und welchem, blieb ungewiss, aber aus dem Umstande, dass zwischen Metatarsus und dem unteren Ende der Tibia anscheinend nur jenes Eine Stück vorkomme, glaubte man schliessen zu dürfen, dass dasselbe

---

*) Hierher gehört z. B. die sehr sorgfältige osteologische Arbeit von Kessler: „Osteologie der Vogelfüsse" betitelt. Bull. der naturf. Gesellsch. zu Moskau. No. 3 u. 4. 1841.

**) Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Bd. I. 1810. S. 265.

***) Entwicklungsgeschichte der Thiere. Thl. I. Königsberg 1828. S. 94.

dem ganzen Tarsus entspräche. Wie die knorpeligen Anlagen der Metatarsusknochen zu einem einzigen Stücke verschmelzen, so konnten ja auch die des Tarsus, die Anlagen mehrerer Tarsusstücke, zu einem einzigen Knochen zusammengetreten sein. Wer sich mit der einfachen Kenntnissnahme des rein Anatomischen nicht bescheiden wollte, der musste nothwendig zu dieser Annahme geführt werden.

Wenden wir uns zur Entwicklung der hinteren Extremität, um von daher den sichersten Aufschluss über alle die Fragen zu erlangen, die die Betrachtung des fertigen Skelets nur stellt, ohne sie zu beantworten. Am fünften Brüttage findet man beim Hühnchen die Anlagen der sämmtlichen Hauptabtheilungen des Fussskeletes in Differenzirung begriffen, aber noch nicht vollständig und deutlich abgegrenzt, so dass an den einzelnen Stücken nur in beschränkter Weise Knorpelgewebe unterscheidbar ist. Femur, Tibia und Fibula sind deutlich erkennbar (Taf. VI. Fig. 1). In der Anlage eines jeden kann man das Knorpelgewebe unterscheiden. Vom Tarsus (Fig. 1. *ta*) bemerkt man nur ein ansehnliches Stück indifferenter Gewebsmasse, welche nach aussen zu eine rundliche, jedoch nicht scharf abgegrenzte, aus Knorpel bestehende Stelle besitzt. Vom Metatarsus sind zwei Stücke deutlicher, ein drittes undeutlicher ausgeprägt. Sie laufen in divergenter Richtung, gegen den Tarsus deutlicher geschieden, ganz allmählich in die Fussplatte aus, ohne Phalangen erkennen zu lassen. Am nächsten Tage ist ausser einer deutlichen Differenzirung des Femur, wie der Unterschenkelstücke, vorzüglich der Metatarsalabschnitt differenter geworden und am Ende jedes Metatarsalknorpels ist eine dunklere, dichtere Zellenmasse bemerkbar, die Anlage für die Phalangen. In der Folge tritt mit einem Längerwerden des Femur und der beiden Unterschenkelknochen der Tarsus und Metatarsus deutlicher hervor; noch bevor sich Gelenke bilden, besteht der Tarsus aus einer dicht an Tibia und Fibula angeschlossenen, in die Quere entwickelten Gewebsmasse, an welche drei deutliche, die Länge des Unterschenkels besitzende Metatarsalien sich anfügen. Die letzteren divergiren noch so sehr, dass die Interstitien der angeschwollenen Enden (Capitula) fast so breit sind als letztere selbst. Die Grenze gegen das umgebende Gewebe ist weder gegen den Tarsus noch gegen die Phalangen scharf, bei durchfallendem Lichte als eine dunklere, bei auffallendem Lichte als eine hellere Umsäumung erscheinend. Vor den Enden der drei Metatarsalien, von denen das mittlere das längste ist, hat sich aus der Anlage der Phalangen das erste Glied gebildet, am frühesten an der mittleren Zehe, am spätesten an der inneren. Eine dichtere Gewebsmasse erscheint vor diesen ersten Gliedern als Anlage der folgenden, jedoch ohne Continuitätstrennung von dem schon differenzirten Gliede und ebenso ist eine dichtere Gewebsmasse an der Stelle vorhanden, wo später die Innenzehe auftritt. An der

vorher noch nicht ausgebuchteten Contour der Fussplatte sind für die beiden äusseren Zehen kleine Ausbuchtungen aufgetreten und am inneren Fussrande bietet das noch völlig indifferente Gewebe einen ansehnlichen breiten, zur Differenzirung der Innenzehe Raum bietenden Abschnitt dar. Der Tarsus zeigt sich bei oberflächlicher Betrachtung aus einer gleichartigen Masse, die deutlich durch Unterschenkel und Metatarsus abgegrenzt wird. Eine genauere Untersuchung ergiebt einen dunklen, den Tarsus durchziehenden Querstreif, der gegen den inneren Fussrand zu deutlicher, am äusseren dagegen nicht mehr bemerkbar ist. (Taf. VI. Fig. 2. *s. i.*)

Die im vorigen Stadium für alle wesentlichen Theile vorhandenen Anlagen gehen fernerhin folgende Veränderungen ein. An den Knorpeln des Ober- und Unterschenkels grenzen sich die Mittelstücke scharf vom benachbarten Gewebe ab, Knorpel scheidet sich vom Perichondrium und an Femur wie an Tibia tritt im Perichondrium eine ringförmige Ossification auf, die in der Mitte mächtiger sich bildend, sehr bald wie ein kleiner Ringwulst erscheint. Während bei den Säugethieren die langen Röhrenknochen mit Binnenkernen ihre Verknöcherung beginnen, geht bei den Vögeln der Ossificationsprocess der genannten Knochen vom Perichondrium aus, ohne dass vom Knorpel auch nur eine Spur der Verkalkung verfiele. Darin stimmt die Entwicklung der Röhrenknochen der Vögel mit jener der Amphibien und Reptilien überein. Den eigenthümlichen Ringwulst hat Bruch in seinen neuen Mittheilungen älterer histiologischer Untersuchungen angegeben, die genaueren Vorgänge sind schon in seiner älteren grösseren Arbeit über das Knochengewebe geschildert worden*). Die Verknöcherung erscheint hier vor der völligen Differenzirung des Kniegelenkes, wie der übrigen Gelenke der unteren Extremität. Die Fibula (Taf. VI. Fig. 3. *p*) erreicht noch den Tarsus; am Tarsus selbst ist die ihn in einen oberen (*s*) und unteren (*i*) Abschnitt sondernde Grenze deutlicher hervorgetreten, noch mehr haben sich aber die Metatarsalien (*m*) gesondert, die nunmehr, länger geworden, in fast paralleler Anordnung verlaufend erkennbar sind. Die Basen der drei schon früher gebildeten stossen am Tarsus an einander, darauf verdünnt sich jedes Metatarsale etwas, so dass zwischen je zweien eine, gegen die verdickten Enden enger werdende, von indifferentem Gewebe gefüllte Spalte existirt. Das Metatarsale der Innenzehe (I) hat sich differenzirt, sein kolbiges Ende steht um eben so viel höher gegen das nächstfolgende Metatarsale als das Ende des letzteren von dem des mittleren Metatarsale entfernt

*) Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Knochengewebes. S. 111. (In den Neuen Denkschriften der Allg. Schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturwissensch. Bd. XII. Zürich 1852.)

ist. Das obere Stück des innersten Metatarsale erreicht nicht ganz den Tarsus, verläuft vielmehr in eine dünne, dem nächsten Metatarsale angeschmiegte Gewebsmasse aus. Von Phalangen hat sich das erste Glied der Innenzehe differenzirt und an den drei übrigen ist noch je ein zweites Glied sichtbar geworden. Für die folgenden Glieder sind nur dichte, indifferente Zellenmassen vorhanden.

Einige Tage später ist ausser der allgemeinen Grössenzunahme eine bedeutendere Längenentwicklung sämmtlicher Theile zu constatiren, dabei haben sich die Condylen des Femur und der Tibia massiver gestaltet, der Tarsus mehr in die Quere entwickelt und am Metatarsus ist das innerste Stück weniger weit nach aufwärts zu verfolgen, so dass es mit dem Längewachsthum der übrigen drei Metatarsalia nicht gleichen Schritt gehalten zu haben scheint. Die Zehen sind bis auf das Nagelglied sämmtlich differenzirt, so dass an der Innenzehe eine, an der folgenden zwei, an der nächsten drei und an der letzten, äusseren vier knorpelige Phalangenstücke unterscheidbar sind.

Etwa um den zwölften bis dreizehnten Brütetag werden die Gelenke differenzirt, ausser dem Kniegelenk bildet sich ein Gelenk an der Stelle, welche vorher als eine dunkle Linie die Quertheilung des Tarsus angedeutet hatte. Durch eine Querstellung länglicher Zellen und durch Lockerung der Intercellularsubstanz giebt sich die erste Gelenkbildung kund. Sie erscheint früher am Kniegelenke, als an dem Gelenke, welches im Tarsus auftritt und welches wir als Intertarsalgelenk bezeichnen wollen.

Die Gelenke zwischen dem Metatarsus und den Zehen und ebenso die Interphalangalgelenke sind noch nicht entwickelt, auch zwischen Tibia, (welche nunmehr allein an das obere Tarsusstück stösst, da die Fibula es nicht mehr erreicht,) und dem oberen Tarsusstücke, ebenso wie zwischen den dicht aneinandergeschlossenen Basen der Metatarsalia und dem unteren Tarsusabschnitte scheint es zu einer Gelenkbildung kommen zu wollen, da hier dichte Zellmassen ohne Intercellularsubstanz sich finden, ganz so, wie an jenen Stellen, an welchen Gelenke entstehen. Die folgenden Stadien lehren jedoch, dass dort keine Gelenkbildung auftritt. Man findet nämlich, dass später unter fortwährender Volumszunahme der einzelnen Theile keine Continuitätstrennung der Gewebe Platz greift, dass vielmehr eine indifferent bleibende Gewebsschichte zwischen dem unteren Ende der Tibia und dem oberen Tarsusstücke einerseits, dann zwischen dem Metatarsus und dem unteren Tarsusstücke fortdauert. Auf dieselbe Weise wie Femur und Tibia die Verknöcherung begannen, tritt dieselbe dann auch an Fibula, sowie an den drei langen Metatarsalien auf; jedes der letzteren versieht sich mit einer peripherischen Knochenschichte, die für jedes, auch da wo sie aneinander zu liegen scheinen, nach Ausweis von Querschnitten selbständig ist. Die Interstitien der Me-

tatarsalien sind enger geworden und nur die Enden sind noch etwas weiter von einander entfernt. Für alle Zehen sind sämmtliche Phalangen vorhanden, von innen nach aussen gezählt: 2, 3, 4, 5; die Zehen selbst sind über die Fussplatte vorgewachsen, aber noch wie durch eine Schwimmhaut untereinander seitlich vereinigt. Ausser am Hühnchen habe ich dieses Stadium auch an Embryen des Staar und des Bussard untersuchen können. — Da es nicht meine Absicht ist eine vollständige Darstellung der Entwicklung aller Theile des Fussskeletes zu geben, ich vielmehr nur bezwecke, die bisher unverständlichen Verhältnisse klar zu machen, so können wir, nachdem alle Theile des Mittelfusses und der Zehen bereits angelegt, und ebenso die Skeletstücke des Unterschenkels weit vorgeschritten sind, unser Augenmerk mehr auf den kritischen Abschnitt, auf den Tarsus selbst werfen. Es sind an diesem zwei Theile, die in fortschreitender Sonderung begriffen sind, schon oben unterschieden worden. Das obere, grössere Stück verbindet sich jetzt ausschliesslich der Tibia und entwickelt zwei starke condylenartige Vorragungen, die durch einen mittleren Ausschnitt von einander getrennt sind und die in Vertiefungen passen, welche die obere Fläche des unteren Tarsusstückes darbietet. Der innere dieser beiden Condylen, wie ich die Hervorragungen heissen will, springt etwas weiter vor und um ebensoviel ist das untere Tarsusstück weniger hoch. Der äussere, weniger gegen den Tarsus vorragende, umgreift das untere Ende der Tibia und dort hängt mit ihm ein von einer Faserschichte umgebener Zellenstreif zusammen, der von dem weiter nach oben gerückten Ende der knorpeligen Fibula ausgeht*). Es ist dieses obere Tarsusstück nicht weiter getheilt, sein Knorpelgewebe ganz gleichmässig, auch das untere Tarsusstück bleibt ein Ganzes, in der Mitte am stärksten, nach den beiden Seiten zu, am meisten am inneren Rande, verdünnt. Diese ungleiche Dicke rührt erstlich von der Gestaltung der dem oberen Tarsusstücke congruenten oberen Fläche, zweitens von der Stellung der Metatarsalbasen in ungleichen Ebenen. Die Verbindung des oberen Tarsusstückes mit der Tibia ist längere Zeit hindurch eine lockere, wird aber dann inniger, so dass es nur an etwas macerirten Objecten gelingt, die Tibia vom Tarsus zu lösen. Das untere Stück bleibt etwas später noch selbständig und es kann jedes der drei an es sich anfügenden Metatarsalien leicht abgelöst werden.

Indem die als dunkle Grenze den Tarsus von der Tibia wie vom Metatarsus scheidende Gewebsmasse durch eine nach beiden Seiten hin vor sich gehende Umwandlung im Knorpelgewebe immer mehr schwindet, verlieren die beiden Tarsus-

*) Diesen Ausläufer der Fibula hat auch Bruch bemerkt, und in der oben citirten Abhandlung Taf. III. Fig. 4, 5, 6 abgebildet.

abschnitte ihre Selbständigkeit und versehmelzen nach und nach mit den ihnen zunächst gelegenen Theilen des Fussskeletes, das obere mit der Tibia, das untere mit dem Metatarsus. Am oberen beginnt die Verschmelzung aussen und innen, die Grenze ist da vollständig verwischt, während sie in der Mitte noch länger fortbesteht und auch am unteren Stücke des Tarsus verhält es sich ähnlich, da das mittlere der drei Metatarsalien noch trennbar ist, während die beiden anderen sehon verschmolzen erscheinen. Die Verwachsung ist beim Hühnchen nicht etwa bloss eine feste Aneinanderfügung mittels eines heterogenen Gewebes, sondern eine continuirliche Verschmelzung der Grundsubstanz der beiderseitigen Knorpel, in denen nachher selbst nicht einmal aus der Stellung der zelligen Elemente auf den früheren Zustand geschlossen werden kann. Ist diese Verbindung einmal vollendet, so besteht auch in den feineren Texturverhältnissen keinerlei Spur einer Grenze mehr, es scheint dann das obere Tarsusstück vollständig der Tibia anzugehören und untere Condylen des Schienbeines vorzustellen, die jenen des Femur sehr ähnlich, allein nicht wie diese nach hinten, sondern nach vorn gerichtet sind. Ebenso verbindet sich das untere Tarsusstück den drei im übrigen noch längere Zeit getrennten grösseren Metatarsalien.

Die bei dem Hühnchen sehr frühzeitig innige Verbindung des oberen Tarsusstückes mit der Tibia scheint keine ganz durchgreifende Erscheinung zu sein. Bei jungen noch nicht vollständig flüggen Tauben (Taf. VI. Fig. 7) ist noch eine deutliche Grenze nachweisbar, bei anderen, so bei der Gans, beim Kukuk, Staar, Sperling ist die Verbindung sehr frühzeitig eine vollständige. Die Verknöcherung der aus dem Tarsus hervorgegangenen, mit anderen Theilen des Fussskelets verbundenen Stücke geht unabhängig von den Theilen vor sich, mit denen sie sich vereinigt haben, und es zeigt sich somit die längere Selbständigkeit der bezüglichen Abschnitte. Was die Tibia angeht, so schreitet die Verknöcherung der früher erwähnten Rindenschichte nach beiden Enden gleichmässig vor und noch während des Eilebens geht eine Auflösung des Knorpels in Markräume vor sich, welche gegen die beiden Enden zu auswachsen. In dem epiphysenartig der Tibia angefügten Tarsusstücke bilden sich gleichfalls Knorpelcanäle, die mit Markzellen gefüllt sind und die allmählich zwei discrete Ossificationspuncte entstehen lassen. Der eine, grössere entspricht dem inneren, der andere, kleinere dem äusseren Theile des betreffenden Tarsusabschnittes. Zuweilen tritt noch ein dritter Knochenkern auf, dessen ich bereits in meiner früheren Mittheilung gedacht habe. Er liegt hinten und aussen am unteren Ende der Tibia und kann nicht mit Bestimmtheit als dem Tarsus angehörig angesehen werden, da er etwas höher als die anderen gelagert und die Grenze zwischen Tarsus und Tibia lange vorher verschwunden ist. Bei jungen, halberwachsenen Hühnern sind die beiden regelmässigen Kerne

noch von einander durch Knorpel getrennt, später fliessen sie zusammen und erst nachher erfolgt die Verschmelzung mit der Tibia. Bei der Taube geht die Verbindung der Knochenkerne früher vor sich. Junge, noch nicht ganz flügge Individuen (Taf. VI. Fig 7. *s*) zeigen schon eine einzige quere Knochenmasse im oberen Tarsusstück, während die Tibia (*t*) an ihrem unteren Ende in einem grossen Stücke noch knorpelig ist. Bei denselben Exemplaren besteht auch das untere Tarsusstück (*i*) bis auf eine dünne oberflächliche Schicht aus Knochen, der bis dicht an die knorpeligen Basaltheile der drei Metatarsalien (*m*) reicht. Beim halberwachsenen Huhn (Taf. VI. Fig. 4) ist im unteren Tarsusstück ein einziger, in der Mitte gelegener Knochenkern, von dem aus der noch grösstentheils knorpelige Tarsusabschnitt ossificirt. Im Allgemeinen scheint der Satz zu gelten, dass das obere Tarsusstück, auch verknöchert, früher in die Tibia aufgenommen wird, als das untere dem Metatarsus sich verbindet, so dass also die bei den früheren Zuständen erwähnte Zeitverschiedenheit der Knorpelverschmelzung auch bei der Verknöcherung noch wahrgenommen wird. Bei jungen Staaren und Sperlingen, wenn sie schon flügge, aber noch nicht völlig autophag sind, ist das obere Tarsusstück mit der Tibia vollständig verschmolzen, nur in der Anordnung der Markräume zeigt sich eine Verschiedenheit und die rundlichen Formen der letzteren, welche die Substanz des unteren Tarsusstückes spongiös erscheinen lassen, contrastiren sehr auffällig gegen die langgestreckten Räume des nächst gelagerten Stückes der Tibia. Bei denselben Thieren ist das untere Tarsusstück bis auf die überknorpelte Gelenkfläche ossificirt und besitzt gleichfalls rundliche Markräume. Es ist aber vom Metatarsus noch scharf geschieden, da die Enden der Metatarsalien noch mit einer ansehnlichen Knorpelschichte versehen sind. Die längere Selbständigkeit des unteren Tarsusstückes darf als eine sehr verbreitete angesehen werden, denn aus den Mittheilungen von Owen*) geht hervor, dass auch bei den Cursores der Metatarsus verhältnissmässig sehr spät mit dem Tarsusstücke verwächst, welches nach meinen Untersuchungen nur einen Theil des Tarsus vorstellt, und dass es noch ein völlig getrennter Abschnitt ist, während das obere Stück schon längst in die Tibia überging.

---

*) Owen beschreibt den Metatarsus eines jungen Strausses, an dem die drei Metatarsalien nicht mit dem bezüglichen Tarsusabschnitte verwachsen waren. Transactions of the zoological Society. Vol. III. p. 243. pl. 28. Fig. 1. Ferner giebt er Darstellungen des Metatarsus der Dinornithen, wo in einem Falle (bei Dinornis crassus) die „Tarsalepiphyse" noch durch eine deutliche Grenzmarke vom Metatarsus geschieden war, indess sie in einem andern Falle (bei Dinornis elephantopus) vom Metatarsus entfernt war. Transact. zool. Soc. Vol. IV. p. 149. pl. 45. Fig. 1, 2.

Die Veränderungen, welche die knorpeligen Anlagen der Metatarsalien bei der Verknöcherung erleiden, sind eigenthümliche. Nachdem um jedes von ihnen eine Knochenschichte gebildet ist, bleibt der Knorpel noch längere Zeit völlig unverändert. Es wächst nun, und zwar um jedes Metatarsale besonders, die corticale Knochenschichte wie bei den Säugethieren dadurch in die Dicke, dass sich auf ihr senkrechte Knochenleistchen erheben, die am freien Rande gegen einander wachsen und damit longitudinale Canäle (Markcanäle) umschliessen. Die letzteren unter spitzen Winkeln anastomosirend verengen sich allmählich durch concentrisch an ihrer Innenfläche abgelagerte Knochenlamellen. Die Verdickung der um ein Metatarsale gebildeten Knochenschichte erfolgt anfangs gleichmässig, indem immer neue Längsleistchen den schon geschlossenen Canälen sich anfügen, um wieder sich zu schliessen und so den ersten Vorgang fortzusetzen. Bald aber findet zwischen den Metatarsalien keine Knochenbildung mehr statt und nur im übrigen Umkreise geht der erwähnte Process noch vor sich, so dass der gesammte Metatarsus allmählich von einer gemeinsamen, die drei knorpeligen Metatarsalien umschliessenden, dicht stehende Markcanäle aufweisenden Knochenmasse umgeben wird. Beim Hühnchen ist schon am 17. oder 18. Brüttage der bei weitem grösste Theil des Metatarsus von solcher gemeinschaftlichen Knochenmasse gebildet. Bei der Gans besteht in sonst gleichem Entwicklungsstadium zwar der grösste Theil des Metatarsus ebenfalls schon aus Knochensubstanz, allein es ist der auf jedes der drei Metatarsalien treffende Abschnitt noch deutlich unterscheidbar (Taf. VI. Fig. 8). Die primitiven Metatarsusknochen (*k*) erleiden um dieselbe Zeit Veränderungen. Man sieht auf Querschnitten in der Peripherie des Knorpels gelagerte Markräume (*m*), die nicht sofort nach innen wuchern, sondern erst unter der Innenfläche der ersten, den Knorpel umgebenden Knochenschichte sich hinerstrecken. Bei der Gans sind so vier bis sieben, zuweilen ganz regelmässig gestellte Markräume vorhanden, von denen einzelne sich unter einander verbinden, ohne für's Erste sich weit nach innen zu erstrecken. Dass sie nicht sofort zu einer Auflösung des Knorpels führen, zeigt der Umstand an, dass sie gegen den Knorpel zu eine dünne Schichte (Taf. VI. Fig. 8. *o*) absetzen. Beim Hühnchen vermisste ich diese Knochenschichte und es zeigen sich die Markräume an Zahl geringer, an Caliber aber beträchtlich grösser und nicht bloss auf die periphere Knorpelschichte beschränkt, sondern oft weit in den Knorpel hineinragend, oder durch ihn hindurchziehend. Von wo die Bildung dieser Markräume ausgeht, ist mir nicht ganz gewiss. Auf zahlreichen, genauer untersuchten Querschnitten fand ich nur sehr spärliche Verbindungen mit den Markcanälen der periostalen Knochenschichte, so dass die Vermuthung entstand, dass die Markcanäle im Knorpel selbständig aufträten und den Knorpel allmählich auflösend sich weiter entwickelten. Wenn man erwägt, dass

selbst bei sehr mächtig entwickelten Markräumen die den Knorpel zunächst umgebende Knochenlamelle in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ganz vollständig erhalten bleibt, so möchte man darin eine weitere Begründung jener Vermuthung erkennen, jedenfalls aber ist der ganze Vorgang ein eigenthümlicher, von der Verknöcherung der homologen Skelettheile der Säugethiere abweichender*). Die ursprünglichen Lücken zwischen den drei Metatarsalien werden sehr frühe durch Knochenmasse ausgefüllt, aber nicht in der ganzen Länge, indem theils weite, von hinten nach vorn ziehende Markcanäle, theils grössere Spalten auch in späterer Zeit zwischen den Metatarsalien bestehen.

Mit der Verknöcherung des Metatarsus, deren Resultat die Bildung eines einzigen, vom damit verbundenen Tarsusstücke abgesehen, aus drei getrennten Anlagen hervorgegangenen Skelettheiles ist, verbindet sich eine bis jetzt noch nicht genauer gewürdigte Lageveränderung. Die drei anfänglich stark divergirenden, dann sich ziemlich parallel richtenden Metatarsalien liegen mit dem Beginn der Verknöcherung noch in einer und derselben Ebene. Die beiden seitlichen Metatarsalien bewahren dies Verhalten, während das Mittelstück (Metatarsale III) mit seinem oberen Ende allmählich hinter die beiden seitlichen geräth, mit seinem unteren Ende vor dieselben. (Man vergleiche hierüber Fig. 5 u. 6 auf Taf. VI). Durch dieses Aufgeben der parallelen Beziehungen werden eigenthümliche Sculpturverhältnisse des Tarso-Metatarsusknochen hervorgebracht, da das untere, die mittlere Ge-

---

*) Anmerkung. Die längere Erhaltung des primordialen Knorpels innerhalb des von aussen her stets fortwachsenden Knochens findet auch an den übrigen langen Knochen der Vögel statt. Bruch verdanken wir die erste genauere Mittheilung darüber. (Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Knochensystems S. 111. u. folgende, in den Neuen Denkschr. der Allg. Schweiz. Gesellsch. für die ges. Naturwiss. Bd. XII. Zürich 1852.) Humerus, Radius, Ulna, Femur und Tibia sind von mir darauf specieller untersucht worden. Der Knorpel verkalkt nicht in ausgedehnterem Maasse, sondern zeigt nur hie und da einen Streifen oder eine Schichte von Kalkkrümeln nahe an der Oberfläche. Die Auflösung des Knorpels geschieht im Mittelstücke jenes Knochen durch die Bildung von grösseren weiteren Markräumen, die bald zusammenfliessen, und so einen grossen mit jungen Zellen gefüllten, aussen von der periostalen Knochenmasse begrenzten Raume an die Stelle des primordialen Knorpels setzen. An den Enden des Knochens findet die Bildung kleinerer Markräume im Knorpel statt, und die Verknöcherung ist daselbst wenig von jener der Säugethiere verschieden, wenn wir davon absehen, dass eine Epiphysenbildung bei den Vögeln nicht vorzukommen scheint. Ein Zusammenhaug des geschilderten Vorganges mit der Entwicklung der Pneumaticität der Knochen ist kein sehr inniger, denn es findet sich jener Vorgang an später pneumatisch werdenden Knochen wie an beständig markhaltigen in ganz übereinstimmender Weise. Ueberdies ist, wie Bruch gleichfalls schon angegeben, auch bei den Amphibien ein längeres Fortbestehen der Knorpelanlage in Knochen vorhanden. — Bei Säugethieren ist etwas ähnliches durch H. Müller bei der Verknöcherung der Rippen beobachtet worden. —

lenkrolle tragende Ende des Metatarsale III etwas über die Vorderfläche der beiden seitlichen (Metatarsale II u. IV) sich erhebt, so wird die Vorderfläche des unteren Abschnittes des Laufknochens stärker gewölbt und es ergiebt sich zugleich die Bildung von zwei, etwa ein Drittheil der Gesammtlänge des Knochens einnehmenden, gegen die Mitte hin flach auslaufenden seichten Längsfurchen. Da das mittlere Metatarsale am oberen Ende zurücktritt, so findet sich an der Vorderfläche (Fig. 5) eine entsprechende mittlere Vertiefung, die nach oben zu weiter sich einsenkt. Das umgekehrte Verhalten, nämlich zwei obere schwache Seitenfurchen und eine untere, mittlere, stärkere Furche trifft sich für die hintere Fläche (Fig. 6). Bei noch nicht ganz ausgewachsenen Vögeln ist diese Lageveränderung und die dadurch hervorgehende Aenderung des Relief sehr deutlich, doch ist sie nicht bei allen gleichmässig ausgeprägt und wird überdies noch etwas verwischt durch das Hinzukommen für den Verlauf der Streck- und Beugesehnen belangreicher Furchen und Leisten.

Da schon zwischen den primordialen Metatarsalien Blutgefässe hindurchtreten, welche auch noch, und zwar constant am oberen Ende, beim ausgebildeten Thiere ihre bestimmten, die Dicke des Tarso-Metatarsus durchsetzenden Canäle besitzen, so wird die Richtung dieser Canäle von dem Grade der Abweichung des mittleren Metatarsale abhängig sein. Während die beiden Canäle ursprünglich parallel mit einander von vorn nach hinten treten, so werden sie auf diesem Verlaufe um so mehr divergiren, je weiter das mittlere Metatarsale an seinem oberen Abschnitte nach hinten gerückt ist und bei hohem Grade dieser Lageveränderung werden die vorderen Oeffnungen der beiden Canäle sogar zusammenfliessen, kurz, je näher sie vorn an einander stehen, desto weiter werden die hinteren Oeffnungen von einander entfernt sein. An dem kurzen, aber breiten Tarso-Metatarsale der Papageien verlaufen die Canäle fast ganz parallel, dem entspricht die ganz geringe Lageveränderung des mittleren Metatarsale.

In ähnlicher Weise verhält sich auch der Laufknochen der Pinguine, bei denen die Entstehung der Canäle der übrigen Vögel aus Metatarsalinterstitien auch im erwachsenen Zustande klar ist. Hinsichtlich der Lageveränderung des mittleren Metatarsale bieten die Pinguine und Papageien die einfachsten Zustände, von denen aus zahlreiche Zwischenformen zu den extremen Verhältnissen führen, welche durch eine einfache vordere Oeffnung und zwei daraus entspringende, nach hinten beträchtlich divergirende Canäle gekennzeichnet sind. Das letztere bieten einzelne Stelzvögel und Schwimmvögel dar. Durch das Ausbeugen des mittleren der drei Metatarsalien wird ein nach hinten ragender Vorsprung gebildet, der von einem Fortsatze des unteren Tarsusstückes überwachsen, mit einem Tuber calcanei einige Aehnlichkeit besitzt und der die Ansicht, dass mit dem Metatarsus der ge-

sammte Tarsus verbunden sei, nur bestärkt hat, und auch ohne weiteres von manchen Autoren mit dem Calcaneus verglichen wurde. Wie wenig solches zulässig ist, geht aus meiner Darstellung der Bildung des Vogelfusses deutlich hervor. Ebensowenig darf aber auch ein häufig in den Strecksehnen, nahe an ihrer Insertion liegendes Stück als abgelöstes oder rudimentäres Fersenbein betrachtet werden, wie das von Owen*) geschah. In allen jenen Fällen, in welchen von jenem Fortsatze aus eine senkrechte Leiste auf der hinteren Seite des Tarso-Metatarsus sich hinzieht, gehört diese Leiste zum mittleren Metatarsale. Es ergiebt sich dies deutlich aus der Lage der hinteren Oeffnungen der Metatarsalcanäle, die immer zu beiden Seiten am oberen Ausläufer der Leiste zu finden sind und auch, wenn die Leiste einen sehr seitlichen Verlauf besitzt, in den entsprechenden Beziehungen sich finden. Der Tarso-Metatarsus von Raubvögeln bietet hierüber Aufschlüsse. Während die drei längeren Metatarsalien (II, III, IV) sowohl durch ihre Verbindung, wie durch ihre Lagenveränderungen von dem ursprünglichen Zustande immer weiter sich entfernen, haben auch für das Metatarsale I Veränderungen stattgefunden, die jedoch zum grossen Theile darin bestehen, dass es mit den anderen nicht gleichen Schritt hält. Mit dem Längewachsthum des übrigen Metatarsus wird es immer weiter nach abwärts vom Tarsus entfernt und richtet sich zugleich durch die Entwicklung einer queren Gelenkrolle immer weiter nach hinten, wodurch die ganze Innenzehe ihre eigenthümliche Stellung und Richtung empfängt. Es ist bedeutungsvoll, dass bei Schwimmvögeln die primitiven Verhältnisse relativ am wenigsten vollständig verloren gehen. Das ist ersichtlich in der Verbindung aller vier Zehen durch eine gemeinschaftliche Schwimmhaut bei den Pelecanen, wodurch zugleich die Innenzehe etwas weniger auffallend nach hinten gerichtet ist, noch mehr aber tritt es hervor bei den Pinguinen, deren Innenzehe bekanntlich mit den übrigen dreien nach vorn sieht. Dabei ist zugleich auch daran zu erinnern, dass hier, wie auch bei den nahestehenden Alken, der Metatarsus bei der Bewegung auf dem Lande den Boden berührt.

---

*) Artikel Aves, in Cyclopaedia of Anat. and Physiol. Vol. I. S. 288. und On the Archetype and Homologies. S. 186. An letzterem Orte giebt Owen zwar nicht ausdrücklich an, dass er jenes Stück dem Fersenbein gleichsetze, allein er sagt von den Metatarsalien: „they coalesce proximally with the two primitively distinct tarsal bones (68)“, und kann, indem er von zweien spricht, nur das problematische Fersenbein mit darunter begriffen haben. Die Darstellung auf Pl. II. Fig. 4 bestätigt zudem, dass er jenes Stück dem Tarsus beizählt.

Es wird sich nun um die Frage handeln, in welcher Weise die geschilderten Theile des Vogelfusses, speciell die beiden zwischen Unterschenkel und Tarsus bestehenden, je mit einem der letzteren sich verbindenden Stücke zu deuten sind und wie diese Bildung in Zusammenhang gebracht werden kann mit dem Tarsusbaue der übrigen Wirbelthiere. Dass wir nimmermehr an den Tarsus der Säugethiere Anknüpfungspuncte finden, wird jedem klar sein, der beiderlei Zustände kennt. In der ersten Anlage des Fusses, bevor der Tarsus in zwei Abschnitte sich scheidet, besitzt das gesammte Skelet der hinteren Extremität allerdings einige Aehnlichkeit mit der Anlage des Fussskeletes von Säugethieren, allein nur in oberflächlicher Weise, nicht mehr als auch der Amphibien- und Reptilienfuss gewisse allgemeine Verhältnisse mit dem der Säugethiere gemeinsam hat. Jene allgemeine Aehnlichkeit löst sich aber mit der allmählichen Entwicklung des Tarsus und verschwindet vollständig, sobald die definitiven Beziehungen des letzteren hervortreten und das Intertarsalgelenk zum wichtigsten wird, indem eine Sprunggelenkbildung durch die Verwachsung des oberen Tarsusstückes mit dem unteren Ende der Tibia ganz unmöglich wird; und wenn dann auch noch das untere Tarsusstück nicht nur einer weiteren Gliederung und Trennung in einzelne Tarsalien entbehrt, sondern sogar mit drei unter einander verwachsenden Metatarsalien zu einem einzigen ansehnlichen Knochen sich verbunden hat, dann bleibt am ganzen Tarsus und Metatarsus auch gar nichts mehr, was an die analogen Theile des Säugethierfusses erinnerte. Wenn auch bei manchen Säugethieren, z. B. den Wiederkäuern, eine Metatarsusverschmelzung die Regel ist, so hat diese Erscheinung nur die allgemeinste Beziehung und es hiesse den Zusammenhang der Einrichtungen vollständig missverstehen, wenn man, die eigenthümliche Phalangenvermehrung des Vogelfusses, dann die, auch bei verschmolzenen Metatarsalien noch reiche Gliederung des Fusses der Säugethiere nicht achtend, zwischen beiderlei Metatarsusverwachsungen einen morphologischen Zusammenhang annehmen wollte. Wir müssen also, um Ausgangspuncte zur Vergleichung zu gewinnen, von den Säugethieren vollständig absehen, und werden uns zu einer tieferen Stufe wenden müssen. Festere Anhaltepuncte zur Vergleichung bieten die Reptilien. Bei diesen ist ein oberes Tarsusstück oftmals von mir nachgewiesen worden, ein Skelettheil, welcher ursprünglich, wie bei den geschwänzten Amphibien, durch vier Stücke repräsentirt wird. Schon bei einzelnen Schildkröten (Emys) ist ein einfaches oberes Tarsusstück vorhanden, nach meinen Beobachtungen auch bei Eidechsen aus allen Abtheilungen. Es hat dieses Stück schon da dieselben Beziehungen zum Unterschenkel erlangt, wie bei den Vögeln, indem es wenig oder gar nicht beweglich, mit dem Unterschenkel verbunden ist. Am Vogelfusse ist diese Verbindung auf eine höhere Stufe getreten, sie ward zur Verschmelzung, die schon bei der merkwürdigen fossilen Mischform

Compsognathus angebahnt war. Wie der Reptilienfuss bewegt sich durch jene Verbindung auch der Vogelfuss im Intertarsalgelenk. Es ist aber das obere Tarsusstück der Reptilien nach meiner Auffassung aus folgenden Elementen zusammengesetzt: Tibiale mit Intermedium haben sich zu einem Astragalus vereinigt, dem verband sich gegen den übrigen Tarsus hin das Centrale und von der äusseren Seite hat sich damit das Fibulare (Calcaneus) vereinigt; wenn nun das obere Tarsusstück der Vögel dem der Reptilien entspricht, so muss es auch den vier in jenes eingegangenen Tarsuselementen homolog sein. Der Beweis, dass es jenen vier Elementen entspricht, lässt sich nicht dadurch führen, dass man selbe in seiner Anlage etwa nachwiese, denn es ist allezeit nur ein einfaches Stück, aber der Beweis lässt sich führen durch die Vergleichung mit dem gleichfalls allezeit einfachen cruralen Tarsusstück der Eidechsen. Wenn erkannt ist, dass das obere Tarsusstück der Vögel jenem der Eidechsen homolog ist, so kann auch kein Zweifel mehr bestehen, dass es den oben erwähnten vier primordialen Stücken entsprechen muss, denn es ist schon oben von mir durch Vergleichung des Tarsus der Schildkröten und Eidechsen nachgewiesen worden, dass vier Tarsuselemente zu einem einzigen sich verbinden. Es wird sich also wesentlich nur um die Feststellung der homologen Theile bei Vögeln und Eidechsen handeln, und diese ist leicht ausführbar, sobald wir die embryonischen Zustände des Fussskelets der Vögel in's Auge fassen. Ein quergestelltes Knorpelstück liegt dicht am unteren Ende der Tibia und verbindet sich auch noch mit der Fibula. Bei Eidechsen wie bei den Vögeln bietet dieses Stück gewölbte Gelenkflächen für den zweiten Abschnitt des Tarsus. Der tibiale Abschnitt ist meist der grössere, der fibulare der kleinere, und dem entsprechend gestalten sich die in beiden Abschnitten auftretenden Knochenkerne, es erscheint ein grösserer im tibialen, ein kleinerer im fibularen Theile. Beide Knochenkerne verschmelzen und bilden aus dem einfachen Knorpel ein einfaches Knochenstück, welches bei den Reptilien nur durch Bandmasse an Fibula und Tibia befestigt wird, bei den Vögeln nur mit der Tibia sich verbindet, da die Fibula, indem sie nicht im gleichen Maasse mit der Tibia wächst, vom distalen Ende der Tibia entfernt wird. Dass die Tibia der Vögel im erwachsenen Zustande der alleinige Träger des Tarsus ist, könnte benützt werden um das obere Tarsusstück nur aus einem Theile des der Eidechsen bestehend zu erklären, nur aus dem Theile, der mit der Tibia verbunden ist, so dass das Fibulare den Vögeln abginge. Eine solche Deutung widerlegt sich durch die Untersuchung der Anlage des Fusses (Taf. VI. Figg. 1—3), wo wir die Fibula (*p*) bis auf den Tarsus herabreichen sehen, so dass hier offenbar ein Theil des Tarsus der Fibula entspricht. Sie widerlegt sich ferner durch das Verhalten der Knochenkerne, denn es besteht auch bei Vögeln, wie oben erwähnt, ein fibularer Knochenkern im oberen Tarsusstück. Die Ver-

kümmerung der Fibula ist daher ohne Einfluss auf das crurale Tarsusstück, dem sich die Tibia durch grössere Breite ihres unteren Endes adaptirt.*)

Bezüglich des unteren Abschnittes des Tarsus der Vögel ist die Vergleichung, die Rückführung auf homologe Stücke anderer Wirbelthiere, etwas schwieriger. Es sind aber auch hier nur die Reptilien, bei denen Aufschlüsse gewonnen werden können. Da wir schon vier Stücke für einen Abschnitt des Tarsus in Verwendung gebracht sehen, bleiben nur noch der Zahl der Metatarsalien entsprechend vier primordiale Tarsalien in Betracht zu nehmen. Die Reptilien bieten uns an diesen zweierlei Erscheinungen, erstlich die Verschmelzung mehrerer Stücke zu einem, ein Vorgang, welcher im Cuboïdeum der Schildkröten, Eidechsen und Crocodile, dann in einem zweiten Stücke der zweiten Reihe bei den Crocodilen gegeben ist, zweitens eine Verbindung von Tarsalien mit Metatarsalien bei Eidechsen und Crocodilen. Wenn wir nun diese beiden Erscheinungen uns fortgesetzt denken, so ergeben sich die Zustände am Tarsus der Vögel. Durch eine Verschmelzung sämmtlicher Tarsusstücke der zweiten Reihe kommt für letztere ein einziges quer gelagertes Knorpelstück zu Stande, und indem dieses dann mit dem Metatarsus sich verbindet, erhalten wir dieselben Zustände, wie wir sie bei Vögeln kennen. Es ist leicht einzusehen, dass die Darstellung des unteren Tarsusabschnittes durch ein einziges Stück von dem Verhalten des Metatarsus beherrscht werde, dass also die Verschmelzung der Metatarsalien untereinander auch eine Verbindung der sonst mehr oder minder getrennten Elemente der zweiten Tarsusreihe hervorruft, um so mehr als solche ihre selbständige Bedeutung durch die spätere Verwachsung mit dem Metatarsus verloren haben. Das untere Tarsusstück dürfte also als nicht differenzirtes Homologon von mindestens vier Tarsalien der Amphibien und Schildkröten anzusehen sein. Wie die ursprünglichen Zustände dieses zweiten Tarsusabschnittes bei Eidechsen und Crocodilen schon tief verändert sind, indem, um nur Eines nochmals zu erwähnen, bei den Crocodilen ein, drei Metatarsalien entsprechender Abschnitt nur durch eine, einen einzigen Knochenkern bergende Knorpellamelle repräsentirt ist, so ist es keineswegs ein auffallendes Verhalten, wenn bei den Vögeln auch in der Verknöcherung des zweiten Tarsusstückes keine Andeutung einer Selbständigkeit einzelner Abschnitte mehr existirt. Es verknöchert dieses Stück von einem einzigen in der Mitte gelegenen Puncte aus.

---

*) Anmerkung. In meinen „vergleichend-anatomischen Bemerkungen über das Fussskelet der Vögel“ habe ich das obere Tarsusstück in seinen Beziehungen zum Reptilientarsus zwar vollständig erkannt, allein Einzelnes erschien mir weniger deutlich und bestimmt, als es mir nach Gewinnung eines grösseren Ueberblickes später sich darstellen musste.

So sehen wir den Tarsus des Vogelfusses durchgehend aus Reptilienzuständen ableitbar und können ihn durch diese hindurch auf die durch geringe Differenzirung noch einfachen Bildungen des Tarsus der geschwänzten Amphibien zurückführen. Aber auch das übrige Fussskelet zeigt in mehreren wichtigen Puncten deutliche Anklänge an den Reptilienfuss, speciell den der Eidechsen und Crocodile. Von den fünf Zehen der Reptilien sind bei den Vögeln nur vier vorhanden, von denen drei vollständige, den Tarsus erreichende Metatarsalien besitzen, während eine, die Innenzehe, einen nur in der ersten Anlage vollständigeren, allmählich verkümmernden und schliesslich nur ein kleines Skeletstück darstellenden Metatarsusknochen besitzt. Indem Owen die Spornbildungen bei manchen Gallinaceen als Analoga einer ersten Zehe betrachtete, musste er die Innenzehe als zweite, folglich die äussere als fünfte deuten, so dass einem Theile der Vögel in der That fünf Zehen zukämen. Später nahm Owen, ohne jedoch seine Ansicht von der Bedeutung der Spornbildungen ganz aufzugeben, die entschieden richtigere Auffassung Cuvier's an, welcher zufolge die Innenzehe die erste, die Aussenzehe die vierte ist. Es würde also den Vögeln die fünfte, Aussenzehe, der Reptilien abgehen. Dass dem so ist, wird ersichtlich aus den Zahlenverhältnissen der Zehenglieder, welche genau denen der Eidechsen und Crocodile entsprechen, indem für die erste Zehe zwei, für die zweite drei, für die dritte vier, für die vierte fünf Phalangenstücke bestehen. Würde die vierte Zehe der fünften der Eidechsen entsprechen, so würde die Zahl der Glieder statt fünf nur vier betragen dürfen. Dem Wegfalle der Aussenzehe, der schon bei den Crocodilen durch ein Schwinden der ganzen Zehe bis auf ein unansehnliches Tarsusrudiment angedeutet ist, entsprechen die Längenverhältnisse der Zehen sowohl als der Metatarsalien. Bei den fünfzehigen Eidechsen ist die vierte Zehe bei weitem die längste und von da findet bis zur ersten eine allmähliche, auch am Metatarsus ausgedrückte Verkürzung statt. Bei den Crocodilen geht die Verkümmerung des äusseren Fussrandes noch auf die vierte Zehe über, die, ungeachtet sie noch fünf Glieder besitzt, kürzer ist als die dritte, und so zeigt es sich auch bei den Vögeln, deren fünfgliedrige vierte Zehe von der nur viergliedrigen dritten überragt wird. So scheint also das Fehlen der fünften Zehe die Verkürzung der vierten zu bewirken um die dritte Zehe als die längste erscheinen zu lassen, da die zweite und erste von vorn herein schon kürzer sind. Bei den Crocodilen geht die äussere Rückbildung sogar noch etwas weiter als bei den Vögeln, denn es ist das dritte Metatarsale kürzer als das zweite und es ist eine Dickezunahme vom vierten gegen das erste Metatarsale in höchst auffälligem Grade vorhanden.

Unter den Säugethieren sind die Einrichtungen des Tarsus, sowohl was die Zahl der verwendeten Stücke als deren gegenseitige Beziehung angeht, im Allgemeinen untereinander übereinstimmend. Es ergeben sich die in den unteren Abtheilungen der Wirbelthiere vorhandenen Verhältnisse. Dass weder an Vögel noch von den Reptilien an Eidechsen und Crocodile angeknüpft werden könne, habe ich bereits an bezüglicher Stelle besprochen und ebenso bilden unter den Amphibien die ungeschwänzten eine Abtheilung, welche aus der fortlaufenden Reihe herausgetreten ist, so dass nur geschwänzte Amphibien und Schildkröten noch in Betracht kommen können. Wie die Schildkröten sich bezüglich der Tarsusbildung von jenen Amphibien ableiten lassen, so kann von ihnen auch der Säugethiertarsus abgeleitet werden. Damit die auf diesem Gebiete so häufig auftretenden Missverständnisse hier von vorn herein unmöglich sind, will ich hier ausdrücklich erklären, dass ich mit obigem Ausspruche nicht etwa eine unmittelbare Abstammung der Säugethiere von Schildkröten gemeint wissen will. Will man überhaupt die in den verschiedenen Organisationszuständen liegenden Uebereinstimmungen, das Gemeinschaftliche des Baues, dazu benützen, um darauf Anschauungen über die Abstammung zu begründen, und ich glaube das wird gerechtfertigt sein, so hat man nicht zu übersehen, dass es bei im Uebrigen sich ferner stehenden Abtheilungen sich doch nicht um nähere Verwandtschaft handeln kann. So bin ich auch in diesem Falle nicht der Ansicht, dass unter den Schildkröten Stammformen zu suchen seien, glaube vielmehr, dass wir in ihnen die Ausläufer von Organismenreihen zu erkennen haben, von denen in vielleicht sehr weit zurückliegenden Zuständen, die in die Säugethiere hinüberführenden sich abzweigen. Wie sehr die Tarsusbildung der Säugethiere, ungeachtet der Uebereinstimmung in ihrer Lagerung von jener der Schildkröten abweicht, zeigen uns einmal die bei den Säugethieren viel ausgeprägteren Formen der einzelnen Stücke und die Art der Verbindung der Stücke untereinander und mit dem Unterschenkel. Während bei den Schildkröten (Chelydra) Astragalus und Calcaneus straff mit Tibia und Fibula in Verbindung stehen und die grösste Beweglichkeit des Fusses in einem Intertarsalgelenke stattfindet, hat sich an ersterer Stelle bei den Säugethieren das wichtigste Gelenk, das Sprunggelenk gebildet. Der Calcaneus, durch einen Fersenfortsatz*) von dem

*) Anmerkung. Die Entwicklung des Tuber calcanei bringt eine wichtige Veränderung der Muskelanordnung mit sich. Während die Sehnen der Wadenmuskeln am primitiven Fibulare vorüber zur Planta pedis ziehen, findet mit der Bildung des genannten Fortsatzes eine bald theilweise, bald vollständige Insertion jener Sehnen an letzterem statt, wodurch das ursprüngliche Endstück jener Sehnen, nämlich die Plantaraponeurose, von der Achillessehne abgetrennt wird, das Tuber calcanei kann so in die Endsehne der Wadenmuskeln sesambeinartig eingeschoben gedacht werden.

gleichen Stücke der übrigen Wirbelthiere verschieden, tritt häufig ausser Beziehung zu den Unterschenkelknochen, indem ihn die Fibula nicht mehr erreicht. Aber bei alledem sind doch dieselben Stücke vorhanden, die beiden oberen, ursprünglich aus dreien gebildeten, dann das dem Centrale der Amphibien und Schildkröten entsprechende Naviculare und endlich eine Reihe von Tarsalien, von denen die zwei inneren immer, wie schon bei den Schildkröten, zum Cuboïdeum untereinander verbunden sind, während die drei anderen immer discret bleiben, wenn sie nicht, wie z. B. bei Bradypus, mit den Metatarsalien verschmelzen. In der Lagerung der Tarsalien der zweiten Reihe ist gegen Amphibien und Schildkröten eine Veränderung eingetreten. Das Naviculare wird nämlich zur Begrenzung des inneren Fussrandes beitragen, sobald das Tarsale [1] nicht mehr an seiner inneren Seite liegt. Eine solche Verschiebung des Tarsale [1] ist bei den Säugethieren vorhanden, indem die drei Keilbeine vor dem Naviculare gelagert sind. Für die specielleren Verhältnisse habe ich nur wenig zu bemerken, da mit der Deutung der einzelnen Stücke des Säugethiertarsus nach den in den übrigen Classen getroffenen Einrichtungen meine Hauptaufgabe beendet ist.

Alle bedeutenderen Modificationen beruhen theils auf veränderten Grösseverhältnissen der einzelnen Stücke, besonderen Gelenkconstructionen, Verschmelzungen mehrerer Theile unter einander und Verkümmerung einzelner Stücke, welche letztere mit einer rudimentären Zehenbildung in Verbindung steht. Die vollständigste Tarsusbildung ist bei den Monotremen, Beutelthieren, Edentaten, Nagethieren, Insectivoren, Carnivoren, den fliegenden Säugethieren und Affen gegeben. Es bestehen hier alle auch beim Menschen vorkommenden Stücke. Bei einer Reduction der Zehen, so beim Fehlen der Innenzehe, fehlt das erste Keilbein, oder ist nur als ein kleines Stück vorhanden.

Ein gänzliches Fehlen des Keilbeines findet sich bei Bradypus und dies ist um so auffallender, als ein Rudiment des ersten Tarsale vorhanden ist.

Eine Vermehrung der Tarsuselemente ist bei Nagethieren vorhanden, von Cuvier*) wie von Meckel**) ausführlich beschrieben. Es wird diese Vermehrung aus einer Theilung des Naviculare abgeleitet und aus dem Hinzutreten eines überzähligen Knochen, der am inneren Fussrande dem Cuneïforme [1] angelagert ist. Der aus der Theilung des Naviculare entstehende zweite Knochen liegt gleichfalls am inneren Tarsusrande, hinter dem vorhin erwähnten, ist dem Kopfe des Astragalus seitlich angefügt und stösst überdies noch mit dem eigentlichen Naviculare und auf

*) Leçons. T. I. p. 531.

**) System der vergl. Anat. Bd. II. Abth. 2. S. 457.

eine kurze Strecke mit dem Cuneïforme[1] zusammen. Wenn auch seine Lagerung am Astragalus und seine Verbindung mit dem eigentlichen Naviculare die Ansicht von seiner Entstehung, wie sie die oben genannten Autoren äussern, als sehr wahrscheinlich erscheinen lassen, so halte ich sie doch noch nicht für fest begründet. Das Vorkommen des zweiten Knochens, sowie ähnlicher überzähliger Stücke am Tarsus der Monotremen schliesst die Möglichkeit nicht aus, dass auch das aus einer Theilung des Naviculare entstanden sein sollende Stück ein Accessorium ist. Daran wird wenigstens so lange festgehalten werden dürfen, bis der Nachweis einer Theilung des Naviculare aus der Entwicklung geliefert ist.

Am Tarsus der Ungulata ergeben sich durch Reductionen der Zehen grössere Eigenthümlichkeiten. Bei den Pachydermen bieten die Schweine, dann die Elephanten noch eine vollständige Zahl der Tarsusstücke, indem bei den Schweinen das Cuneïforme[1] noch besteht, obgleich die Innenzehe vollständig mangelt. Auch bei Hyrax ist noch ein Rudiment des ersten Keilbeins vorhanden, beim Tapir und Rhinoceros, bei den Wiederkäuern und Einhufern persistiren dagegen nur zwei Keilbeine, nämlich das zweite und dritte, indess das erste verschwunden ist.

Fasst man die wichtigsten Ergebnisse der mitgetheilten Untersuchungen über den Tarsus zusammen, so lassen sie sich in Folgendem vorführen:

Die Einrichtungen, von denen auszugehen ist, finden sich bei den geschwänzten Amphibien. Der Tarsus besteht aus neun knorpelig bleibenden, flachen, gleichartig untereinander, wie mit Unterschenkel und mit Mittelfuss verbundenen Stücken; an Grösse wenig von einander verschieden sind sie auch in der Form einander ziemlich ähnlich. Sie zeigen keinen Abschnitt ihrer Verbindungen als in der Beweglichkeit besonders bevorzugt. Drei dieser Stücke stossen an die Unterschenkelknochen — Fibulare, Intermedium, Tibiale — ein viertes Stück liegt in der Mitte des Tarsus — Centrale — und wird nach abwärts von fünf anderen Stücken, welche die Metatarsalien tragen, begrenzt. So bei Siredon und Menopoma und wahrscheinlich auch bei Cryptobranchus. Bei dem vierzehigen Menobranchus ist die an den Mittelfuss stossende Reihe auf drei Stücke reducirt, indem die dritte und vierte Zehe ein einziges Tarsale besitzt.

Unter den Salamandrinen bleiben die Tarsusstücke nicht mehr knorpelig, fast alle verkalken und es bildet sich im Innern ein weiter, mit Fettzellen gefüllter Markraum aus. Bei Salamandra sind die einzelnen Stücke wie bei den fünfzehigen Perennibranchiaten und Derotremen vorhanden, aber das erste Tarsale der

unteren Reihe trägt nur während des Larvenzustandes den ersten Metatarsusknochen und ist beim erwachsenen Thiere ausser Beziehung zum Metatarsus. Bei den Tritonen ist ausserdem noch an der Stelle des vierten und fünften Tarsale ein einziger, die beiden letzten Metatarsalien tragender Knochen charakteristisch.

Bei den ungeschwänzten Amphibien ist ein unmittelbarer Uebergang aus der Fussbildung der geschwänzten nicht nachweisbar. Es besteht zwischen beiderlei Abtheilungen eine grosse Lücke, welche die spätere Forschung noch auszufüllen hat. Der Fuss der Anura*) besitzt an der Stelle der drei ersten Stücke nur zwei, sehr in die Länge gezogene, bei vielen oben und unten durch die knorpeligen Epiphysen verbunden. Die beiden Stücke von denen das innere einem Astragalus, das äussere einem Calcaneus verglichen wurde, besitzen die Structur der Röhrenknochen. Dass sie jenen Knochen der Säugethiere nicht vollständig homolog sind, geht daraus hervor, dass zur Annahme, es sei in das eine von ihnen, das dem Naviculare der Säugethiere entsprechende Centrale eingegangen, Grund vorhanden ist. Das Centrale fehlt und von der zweiten Reihe sind die äusseren Stücke verkümmert, meist durch eine dünne Knorpel-, oder Bandlamelle dargestellt, oder mangeln auch vollständig. Drei der inneren Stücke sind in der Regel (Pelobates, Bombinator, Bufo) vorhanden, zwei davon (das zweite und dritte Tarsale) zuweilen untereinander verschmolzen (Rana, Hyla).

Ebenso abweichend als das formelle Verhalten des Tarsus sind die Verbindungen der Tarsusstücke im Vergleiche zu den geschwänzten Amphibien. Sowohl gegen den Unterschenkel, als zwischen der ersten und zweiten Reihe des Tarsus finden sich hoch entwickelte Gelenke, so dass die Beweglichkeit der einzelnen Abschnitte eine viel beträchtlichere als bei den geschwänzten Amphibien ist.

Bei den Reptilien bieten die drei mit Extremitäten versehenen Ordnungen der Eidechsen, Schildkröten und Crocodile unter sich mannichfache Abweichungen. An die Amphibien, und zwar an die ungeschwänzten, schliessen sich nur die Schildkröten enger an. Die einzelnen Stücke des Tarsus, obwohl verknöchert und formell bedeutender individualisirt, sind fast noch wie bei den geschwänzten Amphibien unterscheidbar. Das Tibiale ist aber mit dem Intermedium zu einem einzigen Stücke, einem ächten Astragalus verbunden, der auch noch das Centrale mit aufnimmt und es bald mit deutlich bleibender Grenze, bald ohne Spur der

*) Anmerkung. A. Ecker's: Anatomie des Frosches, ein Handbuch für Physiologen, Aerzte und Studirende, I. Abth. Braunschweig 1864, kam mir erst nach Drucklegung des grösseren Theils dieses Heftes zu, so dass sie weder für Carpus noch für Tarsus citirt werden konnte. In der Darstellung der uns hier interessirenden Skelettheile folgt das Werk den grossentheils durch Dugès eingeführten bisher üblich gewesenen Auffassungen.

ursprünglichen Trennung in sich aufgehen lässt. Da dieser Vorgang unter den Schildkröten eine, seinen einzelnen Stadien entsprechende Reihe erkennen lässt und bei den übrigen Reptilien das Centrale, wie im höchsten Grade der Verschmelzung bei den Schildkröten, verschwunden ist, darf angenommen werden, dass auch bei den ungeschwänzten Amphibien das Fehlen des Centrale durch einen ähnlichen Verschmelzungsprocess zu Stande kam, dass also dieses Stück in dem sogenannten Astragalus gesucht werden muss. Auch das Fibulare verbindet sich bei Schildkröten (Emys) mit dem Astragalus und so werden vier ursprünglich getrennte Stücke sogar durch ein einziges repräsentirt. Durch die Aufnahme des Naviculare erhält der Astragalus, oder der einzige die erste Reihe vorstellende Knochen eine gelenkkopfartige Wölbung, um welche sich die übrigen Tarsalien lagern und sich an ihr bewegen. Die Bewegung des Fusses findet bei der festen Verbindung der Unterschenkelknochen mit dem oberen Tarsusabschnitte, vornehmlich in jenem Intertarsalgelenke statt. Von den Tarsalien der zweiten Reihe wird das vierte und fünfte durch ein einziges Stück vorgestellt, es ist grösser als die übrigen, und verbindet sich wie bei Triton mit dem vierten und fünften Metatarsale.

Die Darstellung der oberen Tarsusreihe sammt dem Centrale durch einen einzigen Knochen ist bei den Eidechsen die Regel. Er erscheint auch in der ersten Anlage aus einem continuirlichen Knorpel bestehend. Durch das Auftreten eines Knochenkernes im tibialen Abschnitte und eines anderen, späteren im fibularen Abschnitte dieses Knorpels, erhält sich eine Andeutung vom Eingehen des Fibulare in den Astragalus, mit welchem das Naviculare spurlos vereinigt ist. Die zweite Reihe der Tarsusstücke zeigt immer eine Rückbildung des inneren Abschnittes, nur bei den Ascalaboten ist ein erstes Tarsale noch vorhanden. Bei den übrigen ist das erste und zweite entweder in den Metatarsus aufgegangen, oder zu Bandmasse verkümmert. Das dritte persistirt, häufig sehr innig mit dem dritten Metatarsale verbunden, und für das vierte und fünfte ist wiederum nur ein Stück vorhanden, das jenem der Schildkröten und Tritonen gleich, dem Cuboïdeum der Säugethiere verglichen werden muss. Auch bei den Eidechsen ist das erste grosse Tarsusstück in straffer Verbindung mit Tibia und Fibula, der innere Theil des Fusses bewegt sich ausschliesslich, der äussere grossentheils im Intertarsalgelenk. Die sämmtlichen vorhandenen Tarsusstücke (nach dem Gesagten drei — vier) sind durch mannichfache Reliefverhältnisse charakterisirt.

Bei den Crocodilen bleibt das fibulare Stück selbständig, durch einen nach hinten ragenden Fortsatz bildet es sich zum Calcaneus, das tibiale stellt mit dem Intermedium und dem Naviculare verschmolzen einen einzigen grossen, mit einem vorderen Gelenkkopfe versehenen Knochen dar, den man ebensowenig, wie das entsprechende Stück bei Schildkröten (Chelonia) als Astragalus ansprechen darf.

Er entspricht nicht dem Astragalus der Säugethiere, da mit diesem das dem Centrale homologe Naviculare nicht verbunden ist. Jener Knochen des Crocodiltarsus ist fest mit Tibia und einem Theile der Fibula vereinigt, aber der Calcaneus (Fibulare) ist an ihm, wie an der Fibula beweglich, wodurch sowohl gegen Schildkröten als Eidechsen wichtige Unterschiede gegeben sind. Von der zweiten Reihe des Tarsus ist nur das Cuboïdeum, das vierte Metatarsale und das Rudiment des fünften tragend, vorhanden. Die übrigen Stücke werden durch eine gegen den inneren Fussrand dünn auslaufende Knorpellamelle vorgestellt, welche in ihrem stärkeren Abschnitte verknöchert. Das innere Ende der Knorpellamelle verbindet sich mit der Basis des ersten Metatarsale und dadurch sowohl, als durch die festere Verbindung des zweiten und dritten Metatarsale mit dem Rudimente der zweiten Reihe des Tarsus werden die Beziehungen dieser Reihe zum Metatarsus auch bei den Crocodilen festgehalten.

Bei den Vögeln führt die Differenzirung des Tarsus nur zur Bildung von zwei Hauptstücken; das eine obere entspricht dem bei den Eidechsen und einigen Schildkröten vorhandenen, aus vier primordialen Stücken zusammengesetzten. Es verbindet sich sehr früh mit der Tibia. Das untere Stück, welches nicht mehr in einzelne kleinere Tarsalien sich gliedert, verschmilzt gleichfalls noch während seines knorpeligen Zustandes und zwar mit dem Metatarsus. Diese Beziehung zum Metatarsus ist schon bei den Reptilien vielfach ausgesprochen. Die Bewegung des Fusses gegen den Unterschenkel ist deshalb bei den Vögeln wie bei den Reptilien in ein Intertarsalgelenk gelegt.

Bei den Säugethieren kann der Tarsus aus dem der geschwänzten Amphibien oder dem der Schildkröten abgeleitet werden. Das Fibulare bildet immer einen Calcaneus; Tibiale und Intermedium niemals, selbst nicht in der Anlage gesondert, werden durch einen einzigen Knochen, den Astragalus vorgestellt. Das stets an den inneren Fussrand gerückte Centrale der Amphibien erscheint bei den Säugethieren als Naviculare. Von den fünf typischen Tarsalien der zweiten Reihe bleiben die ersten drei gesonderte Stücke, die drei Keilbeine der Fusswurzel, die beiden anderen werden immer, wie schon bei Schildkröten durch ein einziges Stück vertreten, welches das Cuboïdeum darstellt. Von dieser bei sämmtlichen Unguiculaten bestehenden Anordnung des Tarsus gehen einzelne Modificationen aus, welche durch die gesammte Fussbildung, durch rudimentäre Entwicklung einzelner Zehen bedingt sind und entweder in Verschmelzung einzelner Stücke untereinander, oder in Verkümmerung einzelner Theile der zweiten Reihe des Tarsus bestehen. Auf keine Weise wird aber durch diese Modificationen das Gesammtbild von der Zusammensetzung des Säugethiertarsus beeinträchtigt.

Dritter Abschnitt.

Vergleichung zwischen Carpus und Tarsus.

Die Ausführung der Vergleichung der Zusammensetzung der Hand- und Fusswurzel der Wirbelthiere führt mich zu einer Vergleichung dieser beiden Skelettheile unter sich. Seit Vicq d'Azyr (1774) ist diese Aufgabe Gegenstand vielfacher Arbeiten gewesen, jedoch immer nur in der Weise, dass entweder nur innerhalb einer einzigen Classe, der der Säugethiere, oder gar nur von einer einzigen Species, dem Menschen aus, die Vergleichung geführt worden ist. Nur Owen hat noch die Reptilien, und da nur die Schildkröten, mit in Betracht gezogen. Wie aus meiner Untersuchung hervorgeht, ist das Verhalten des Carpus und Tarsus bei den geschwänzten Amphibien überaus wichtig und lehrreich für das Verständniss der höheren Formen. Nur durch die Untersuchung dieser Abtheilung ist es möglich gewesen die fortlaufende Entwicklungsreihe der Hand- und Fusswurzelzusammensetzung und die mehrfachen Abzweigungen von der ursprünglicheren, einfacheren Anlage her zu verstehen, die einzelnen Bildungen untereinander wirklich zu vergleichen, und genau nachzuweisen, welche Theile einer höheren Ordnung denen einer niederen entsprechen. Es scheint mir, dass erst nach der Durchführung einer Vergleichung des Carpus oder des Tarsus diese beiden unter sich vergleichend behandelt werden können und ich glaube, dass das Abweichende meiner Ansichten von früheren Darstellungen darin seinen Grund findet.

Dass mit der Vergleichung des Carpus und Tarsus auch die übrigen Skelettheile der Extremitäten in Betracht gezogen werden müssen, ist wohl unerlässlich, obgleich ich nicht der Meinung bin, dass dabei die mannichfaltigen Fortsatzbildungen, Leisten und Articulationen, wie sonstigen Verbindungen der einzelnen Stücke unter einander Ausschlag gebend seien. Es sind das nicht bloss nach den einzelnen Classen, sondern auch innerhalb derselben, nach den einzelnen Ordnungen, Familien, ja bis auf die Gattungen herab wechselnde oder doch schwankende Zustände, welche

von der Verwendung der Extremitäten und damit wieder vom Muskelapparate abhängig sind, und zu den mit der Umwandlung der Formen erworbenen Zuständen gehören.

Ueber all' Diesem stehen die Grundeinrichtungen, wie sie in der embryonalen Anlage am einfachsten offenbar werden und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Theile untereinander viel leichter und durchsichtiger darstellen, als wenn mit der fortgeschrittenen Differenzirung Complicationen der Formen der Skelettheile durch Apophysenbildungen etc. aufgetreten sind. So wichtig es ist, für die Aufstellung von Unterschieden der einzelnen Lebensformen und ihrer Einrichtung, die ausgebildeten, fertigen Zustände der Organisation zu Untersuchungsobjecten zu nehmen, ebenso nothwendig ist es beim Aufsuchen der inneren Verbindungen, der verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Organismen, also bei einem, dem anderen, analytischen, als synthetisch gegenüberstehenden Verfahren die embryonalen Verhältnisse in's Auge zu fassen. Es erhellt dann der morphologische Werth der an den einzelnen Skelettheilen vorhandenen speciellen Bildungen und es sondert sich das Ursprünglichere, Angeborne vom Secundären, Erworbenen ab.

Während die Uebereinstimmung der grösseren Abschnitte des Extremitätenskeletes einem Jeden verständlich ist, erheben sich bei der Vergleichung der einzelnen Stücke in jenen Abschnitten sofort Schwierigkeiten, wie schon aus der Verschiedenheit der Ansichten jener Forscher, die solche Vergleichungen versucht haben, hervorgeht. Die Uebereinstimmung, die hinsichtlich des dem ersten Abschnitte beider Extremitäten zu Grunde liegenden Skelettheiles herrscht, löst sich für die Theile des Vorderarmes und Unterschenkels mit der individuellern Ausprägung der Knochenstücke. Vicq d'Azyr*) hat die schon bei Aristoteles sich findende Ansicht ausgeführt, dass der Vorderarm der einen Körperhälfte, dem Unterschenkel der andern Seite analog sei, welche zum Theil von Cuvier adoptirte Ansicht durch Flourens**) ihre gründliche Widerlegung fand. Eine Anzahl von Anatomen wie Meckel***) und Cruveilhier†), verglichen die Tibia mit der Ulna, indem sie wenigstens den oberen Theil der Tibia mit der Patella dem oberen Theile der Ulna sammt dem Olecranon für gleich erachten. Darnach würde also der Radius der Fibula entsprechend sein. Owen††) dagegen sieht Tibia und Radius, Fibula

*) Oeuvres de Vicq d'Azyr, publiés par Moreau. T. IV. pag. 313.

**) Annales des. Sc. nat. T. X. 1838. p. 35.

***) Handb. d. menschl. Anatomie Bd. II. 1816. S. 263.

†) Anatomie descriptive T. I. 1843. pag. 315.

††) On the Archetype. p. 167.

und Ulna für homotype Skeletstücke an, denn am Skelete von Phascolomys zeigt sich die Fibula mit einem dem Olecranon homologen Sesambeine versehen. Bei Ornithorhynchus dagegen tritt der dem Olecranon zu vergleichende Theil als Fortsatz der Fibula auf. So kann also das dem Olecranon homologe Stück, wie dieses selbst an der vorderen Extremität (Ulna), bald frei, bald mit der Fibula verbunden vorkommen.

Ch. Martins*), der die ausführlichsten Untersuchungen über diesen Gegenstand gemacht hat, spricht sich dafür aus, dass der obere Theil der Tibia beim Menschen und den meisten Säugethieren durch Verschmelzung eines dem oberen Stücke der Ulna entsprechenden Theiles der Fibula gebildet sei, wobei er die Tibia als dem Radius analog ansieht.

Die Anatomen, welche die Tibia als Repräsentant des Radius allein betrachteten, sollen in die Schwierigkeit gerathen, die offenbare Analogie zwischen Patella und Olecranon zu erklären. Die Annahme jener Verschmelzung dagegen, in Folge deren das obere Drittheil der Tibia einen cubitalen Charakter annehme, löse alle Schwierigkeit und stelle die Uebereinstimmung des Olecranon mit der Patella her. So scharfsinnig auch die von Martins aufgeführten Gründe scheinen und so verdienstvoll der in jener selben Arbeit gegebene Nachweis einer Spiraldrehung des Humerus bei Säugethieren, Vögeln und Reptilien ist, so wenig glücklich kann jene Vergleichung genannt werden, da sie jeder thatsächlichen Unterlage entbehrt, indem die Tibia bei keinem Thiere einen Theil der Fibula aufnimmt, aus dem die Patella hervorginge. Der Grund jenes Irrthums beruht offenbar auf einer Verwechselung von Analogie und Homologie, auf Verwechselung von einander ähnlichen, aus gleichartigen, speciellen Zwecken entsprechenden Zuständen hervorgegangenen Einrichtungen, die überall, wo gleiche Voraussetzungen gegeben sind, sich treffen können, mit den aus niederen Zuständen heraufgekommenen und deshalb typisch zu nennenden, allgemeinen Organisationen. Es ist derselbe Fehler, der oft begangen wurde, indem man, das Uebereinstimmende gewisser Organisationen mehr fühlend als verstehend, auf das meist nur im Allgemeinen Gemeinsame hin, sofort eine Durchführung der Vergleichung ganz specieller Einrichtungen unternommen hatte.

Vergleicht man das Vorderarmskelet mit dem des Unterschenkels bei Embryen höherer Thiere, so ergiebt sich, dass nur der Radius der Tibia entsprechen

---

*) Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'homme et chez les Mammifères déduite de la torsion de l'humérus. Mém. de l'Acad. des Sc. et lettres de Montpellier N. Sér. T. III. 1857. p. 471—542.

kann. Beide sind in gleichen Lagerungsbeziehungen und entbehren noch der später sie trennenden Eigenthümlichkeiten, ebenso wie solche der Ulna und Fibula abgehen. Eine Vergleichung dieser Theile bei den Amphibien begründet noch mehr diese Auffassung und wenn wir von den Amphibien aus Radius und Tibia, Ulna und Fibula in die gleichen Stücke der Säugethiere fortverfolgen können, so ist klar, dass, wenn sie bei den Amphibien homologe Theile sind, sie es auch in den höheren Classen sein müssen, da sie daselbst doch nur aus einer Umwandlung der niederen Zustände hervorgegangen gedacht werden können. Die vergleichende Anatomie hilft daher leicht und sicher über jene Schwierigkeiten hinweg, welche aus der planlosen Vergleichung beliebiger, einander bloss ähnlicher Verhältnisse der Organisation hervorgehen, und es zeigt sich in diesem Falle wieder recht klar die grosse Werthverschiedenheit in beiderlei Verfahren. Wie jeder der beiden genannten Knochen bei den höheren Wirbelthieren im Laufe individueller Entwicklung eine Reihe von Veränderungen erleidet, sich von dem ursprünglichen Zustande, den er während der Anlage besass, weiter und weiter entfernt, so durchläuft er von den niederen Wirbelthierorganismen (die mit Beziehung auf die Fortsetzung in höhere Formen zunächst die geschwänzten Amphibien sind) bis zu den höchsten gleichfalls eine Reihe von Wandelungen, so dass auch hier die beiden Endpuncte einander höchst unähnlich sind. Es scheinen dann verschiedene Theile vorzuliegen, die bei dem Mangel der Uebergangsformen mit einander nur schwer zu verknüpfen sind. Die Umwandlungen bilden sich mit Coaptation der anatomischen Unterlagen an die an sie gestellten functionellen Anforderungen, die in relativ verschiedener Grösseentwicklung, differenten Gelenkbildungen und Apophysenbildungen ausgedrückt sind. Eine solche und noch zur Gelenkbildung mit verwendete Apophyse ist das Olecranon, welches zu keiner Zeit als selbständiges Skeletstück auftritt und bei Amphibien wie Reptilien schon in der Bildung getroffen wird, die freilich von der der Säugethiere noch weit entfernt sich zeigt. Man sieht hier z. B. bei Amphibien, mehr noch bei Crocodilen den ersten Ansatz der Bildung des Olecranon, die sich nur in der einmal eingeschlagenen Richtung weiter zu entwickeln braucht, um in die Verhältnisse der Säugethiere überzugehen. Da wiederum die Patella niemals ein mit der Tibia verbundenes Stück vorstellt, welches etwa nur von diesem Knochen sich ablöste, so kann sie, wie es von Flourens zuerst ausführlich dargethan ward, nur als ein in die Sehne des Extensor cruris eingeschaltetes Sesambein betrachtet werden, dessen beständiges Vorkommen bei Säugethieren ebenso wie die specifischen Formverhältnisse dieses Stückes, nichts Anderes darthut, als dass ein ursprünglich fehlendes, erst in der obersten Classe beständig werdendes Skeletstück den Anschein einer typischen Einrichtung sich geben kann. Die Patella ist aber dadurch noch kein abgelöstes Olecranon, so wenig das Olecranon eine

mit der Ulna verbundene Patella ist. Zum Begriffe der Patella gehört eben die Sesambein-Natur ebensosehr, als der Begriff des Olecranon die Apophysen-Beziehung zur Ulna verlangt. Ebenso ist aber auch die Brachial-Patella der Fledermäuse und einiger Vögel kein freies Olecranon, denn sie stimmt damit nur physiologisch überein, und ist niemals eine Apophyse der Ulna, und dasselbe gilt von der Fibular-Patella des Wombat oder dem Fibular-Olecranon von Ornithorhynchus, die wiederum als besondere Sesambein- und Apophysenbildungen sich ergeben.

Wenn auch ursprünglich beiderlei Extremitäten in der gleichartigeren Bildung gleiche Bestimmung verrathen, so geht allmählich mit der verschiedengradigen Differenzirung und der verschiedenartigen Verwendung der Theile zu bestimmten aber heterogenen Zwecken die Gleichartigkeit zu Verluste, und dies ist um so mehr der Fall je höher der Grad der Verschiedenheit ist, welche die Theile in ihren physiologischen Verhältnissen aufweisen. Bei den Säugethieren z. B., wo vordere und hintere Extremitäten gleichen Zwecken dienen, verhalten sich die Knochen mehr gleichartig, während immer da, wo, wie z. B. bei den Vögeln, den beiderlei Extremitäten ganz verschiedene Rollen zugetheilt sind, die Gleichartigkeit aufgegeben ist. So sind also die Beurtheilungen der morphologischen Seite der Organisationen in einer Berücksichtigung ihrer physiologischen Beziehungen vorzunehmen.

Dieselben Verhältnisse gelten auch für den übrigen Theil der Extremität, den Carpus, Tarsus, Metacarpus, Metatarsus und die Phalangenreihen der Finger und Zehen.

Für die Vergleichung des Carpus und Tarsus hat schon Vicq d'Azyr ausführliche Mittheilungen gegeben, die ich in Folgendem hier anführe, obgleich nur die Stücke der zweiten Reihe nach Owen's*) und auch nach meiner Auffassung richtig gedeutet sind.

Carpus.	**Tarsus.**
Semilunare mit dem Kopfe des Capitatum	= Astragalus.
Pyramidale (triquetrum) mit Pisiforme	= Calcaneus.
Scaphoïdeum	= Scaphoïdeum (Naviculare)
Multangulum majus (trapezium)	= Cuneïforme I.
Multangulum minus (trapezoides)	= Cuneïforme II.
Capitatum (os magnum) ohne den Kopf	= Cuneïforme III.
Hamatum (cuneïforme)	= Cuboïdeum.

*) On the Archetype. p. 167. 190.

Diese vorzugsweise auf die Verhältnisse des menschlichen Carpus und Tarsus gegründete Vergleichung musste wohl Veränderungen erleiden, sobald eine grössere Reihe von Thieren in Betracht gezogen ward. Obgleich Owen noch die Chelonier, ausserdem noch verschiedene Säugethiere für die vergleichende Untersuchung der Hand- und Fusswurzel herbeizog, ergaben sich doch nur unwesentliche Modificationen für die Knochen der ersten Reihe, und Owen's Vergleichung stimmt mit der von Vicq d'Azyr bis auf den einzigen Umstand, dass dieser noch den Kopf des Capitatum dem Semilunare zur Aequivalenz mit dem Astragalus für nöthig erachtete, so dass also das Capitatum ohne den Kopf dem Cuneïforme III. tarsi entsprechen sollte.

Während für die von Vicq d'Azyr zuerst aufgestellte und von Owen vollständig angenommene Vergleichung der Stücke der zweiten Reihe, die im Ganzen die einfachsten Verhältnisse bieten, Nichts eingewendet werden kann, vermag ich den für die übrigen Theile angeführten Anschauungen nicht beizustimmen*). Da sich mir bei den Amphibien für Carpus und Tarsus ganz übereinstimmende Verhältnisse darboten, so kann, die Richtigkeit der von mir ausgeführten Vergleichung des Amphibiencarpus mit dem der übrigen höheren Wirbelthiere und die gleiche Voraussetzung auch für den Tarsus angenommen, eine Vergleichung zwischen Carpus und Tarsus bei den Amphibien am leichtesten sicheren Aufschluss bieten.

An Radius schliesst sich das Radiale an, an Ulna das Ulnare, zwischen beiden liegt das Intermedium. Am Tarsus findet sich an der Tibia das Tibiale, an der Fibula das Fibulare und zwischen beiden wieder ein Intermedium. Wenn der Radius der Tibia homolog ist, so wird das Radiale dem Tibiale, das Ulnare dem Fibulare, und das Intermedium carpi dem Intermedium tarsi homolog sein. Da aber das Radiale der Amphibien in das Scaphoïdeum carpi der Säugethiere übergeht, das Intermedium carpi in's Lunatum und das Ulnare in's Triquetrum, da

---

*) Ausser Vicq d'Azyr haben noch Blainville und Blandin besondere Deutungen der Carpus- und Tarsusstücke gegeben, die von den fast allgemein angenommenen des erstgenannten Forschers sehr abweichend sind, die ich aber nur aus einem ausführlichen Citate in der Arbeit von Ch. Martins (loc. cit. p. 510) kenne. Blainville vergleicht ohne Angabe näherer Gründe das Scaphoideum des Carpus mit dem Astragalus, und das Lunatum sammt dem Pisiforme mit dem Calcaneus. Blandin lässt nicht minder bizarr das Semilunare und Scaphoïdeum carpi dem Scaphoïdeum tarsi entsprechen, das Pyramidale (triquetrum) aber dem Astragalus, da nach seiner Meinung die Tibia der Ulna entspricht. Ich glaube nicht, dass es nöthig ist, auf eine Kritik dieser Meinungen einzugehen. — Eine neuere Arbeit von Foltz: Homologie des membres pelviens et thoraciques de l'homme, habe ich mir nicht zugängig machen können.

ferner das Tibiale mit dem Intermedium tarsi zum Astragalus der Säugethiere wird, so entsprechen dem letzteren im Carpus zwei Knochenstücke, nämlich das Scaphoïdeum und Lunatum, und ebenso wird der Calcaneus dem Triquetrum homolog sein.

Die drei primordialen Stücke der ersten Reihe umgeben von oben her das Centrale, welches von unten von den Stücken der zweiten Reihe umschlossen wird. Wenn nun Centrale carpi und tarsi homolog sind, so wird das aus dem Centrale der Amphibien hervorgegangene inmitten des Carpus bei Nagethieren und Affen sich findende Stück, welches kein blos vom Scaphoïdeum abgelöstes Stück ist, wie Owen glaubte, dem Naviculare des Tarsus entsprechen müssen.

Was das Pisiforme angeht, so ist bereits oben ausführlich erklärt worden, dass wir in ihm kein typisches Carpusstück, sondern nur ein accessorisches zu suchen haben, so dass es nicht befremdend ist, wenn es im Tarsus des Homologon entbehrt. Dass es demgemäss nicht mit dem Calcaneus in Zusammenhang gebracht werden kann, wie nach Vicq d'Azyr noch Owen wollte, indem er es als das Tuber calcanei („fulcral part of Calcaneum") repräsentirend betrachtet, ist nicht weiter nothwendig zu begründen, um so mehr als das schon aus dem niemals in jener Weise aus zwei wirklich gesonderten Stücken bestehenden Calcaneus hervorgeht, und man bei den Reptilien (Crocodilen) schon die erste Entwicklung eines Fersenbeinfortsatzes beobachtet.

In folgender Uebersicht gebe ich die Vergleichung der Theile des Carpus und Tarsus, wie sie sich als Resultat meiner Untersuchungen herausstellt.

Carpus			Tarsus		
in primitiver Form		in umgebildeter Form	in primitiver Form		in umgebildeter Form
Radiale	=	Scaphoïdeum (Naviculare)	= Tibiale	}	= Astragalus.
Intermedium	=	Lunatum (Semilunare)	= Intermedium	}	
Ulnare	=	Triquetrum (Pyramidale)	= Fibulare		= Calcaneus.
Centrale	=	Centrale (bei Nagern, Insectivoren u. Affen)	= Centrale		= Naviculare. (Scaphoïdeum)
Carpale 1	=	Multangulum majus (Trapezium)	= Tarsale 1		= Cuneïforme I.
Carpale 2	=	Multangulum minus (Trapezoïdes)	= Tarsale 2		= Cuneïforme II.
Carpale 3	=	Capitatum (Os magnum)	= Tarsale 3		= Cuneïforme III.
Carpale 4 / Carpale 5	=	Hamatum (Uncinatum)	= Tarsale 4 / Tarsale 5		= Cuboïdeum.

Die Uebereinstimmung, welche beiderlei Extremitäten in ihren niederen Zuständen aufweisen, geht somit auch für die schwieriger mit einander vergleichbaren Abschnitte der Hand- und Fusswurzel in den höheren Ausbildungsstufen nicht ver-

loren, und es kann die Homologie der einzelnen Stücke überall da nachgewiesen werden, wo nicht eine selbst in der Anlage schon ausgedrückte Rückbildung einzelne Theile des Carpus oder Tarsus zu einem Aufgeben der Selbständigkeit oder zu gänzlichem Verschwinden führt. Durch die letzteren Erscheinungen entstehen eigenthümliche, für grössere wie für kleinere Wirbelthierabtheilungen charakteristische Zustände, die an beiderlei Extremitäten da mehr oder minder gleichartig sind, wo die Extremitäten gleichen Zwecken dienen, ungleichartig, wo die Beziehungen der Extremitäten zum Organismus verschiedenartig erscheinen, welche Zustände aber sämmtlich aus einer einfacheren, bei den Amphibien gegebenen, oder jedenfalls da zuerst deutlicher erkennbaren, an Vorder- und Hinterextremität gleichen Form der Bildung hervorgehen.

Erklärung der Abbildungen.

Erste Tafel.

Carpus der Amphibien.

Fig. 1. Vorderarm und Hand einer neugeborenen Larve von Salamandra maculosa.
Fig. 2. Carpus einer erwachsenen Salamandra maculosa.
Fig. 3. „ von Siredon.
Fig. 4. „ „ Menobranchus.
Fig. 5. „ „ Proteus.
Fig. 6. „ „ Menopoma.
Fig. 7. „ der Larve von Triton punctatus.
Fig. 8. „ von Bombinator (junges Individuum).
Fig. 9. „ „ Rana temporaria (junges Individuum, Carpusstücke noch vollkommen knorpelig).
Fig. 10. „ „ Phryniscus cruciger.
Fig. 11. „ „ Bufo vulgaris. (Nach dem trockenen Skelete eines sehr grossen Exemplares).

Für sämmtliche Figuren gültige Bezeichnung:

R Radius.
U Ulna.
u Ulnare, *ui* Intermedio-ulnare.
i Intermedium.
r Radiale.
c Centrale.
1 erstes
2 zweites
3 drittes
4 viertes
5 fünftes
} Carpale der zweiten Reihe.
I, II, III, IV, V, Metacarpalia.

Zweite Tafel.

Carpus der Schildkröten und Eidechsen.

Fig. 1. Hand von Chelydra serpentina.
Fig. 2. Carpus von Chelonia cabuana.
Fig. 3. „ „ Emys europaea.

Fig. 4. Carpus von Lacerta agilis.
Fig. 5. „ „ Lygosoma.
Fig. 6. „ „ Draco viridis.
Fig. 7. „ „ Zonurus griseus.
Fig. 8. „ „ Seps chalcides.
Fig. 9. „ „ Iguana
Fig. 10. „ „ Phyllodactylus Lesueri.
Fig. 11. „ „ Platydactylus

Für sämmtliche Figuren gültige Bezeichnung:

R Radius.
U Ulna.
r Radiale.
i Intermedium.
u Ulnare.
c Centrale.
1 erstes
2 zweites
3 drittes
4 viertes
5 fünftes
} Carpale der zweiten Reihe.
s Sesambein. (Accessorium.)
I, II, III, IV, V Metacarpalia.

Dritte Tafel.

Carpus der Crocodile, Vögel und Säugethiere.

Fig. 1. *A.* Rechte Hand von Alligator lucius (natürliche Grösse).
Fig. 1. *B.* Durchschnitt durch den Carpus derselben (Schema).
Fig. 2. Rechte Hand mit Vorderarm von Crocodilus niloticus.

Bezeichnung für beide Figuren:

U Ulna.
R Radius.
u Ulnare.
r Radiale.
s Accessorium (Pisiforme).
c Centrale.
x Carpale der zweiten Reihe ($c^{1.\ 2}$)
ca Carpale der zweiten Reihe ($c^{3\ 4.\ 5}$).
I, II, III, IV, V Metacarpalia.
1, 2, 3, 4 Fingerglieder.

Fig. 3. Schema des Handskelets eines Vogels. (Nach einem Hühnerembryo). Bezeichnung wie vorhin.
Fig. 4. Carpus eines Fötus von Lepus cuniculus. Durchschnitt.
Fig. 5. „ von Hydrochoerus capybara. Nat. Gr.
Fig. 6. „ „ Talpa europaea.
Fig. 7. „ eines Fötus von Rhinolophus.

Bezeichnung für Figg. 4—7.

R Radius.
U Ulna.
r Scaphoïdeum.

i Lunatum.
u Triquetrum.
c Centrale.
1 Multangulum majus (Trapezium).
2 „ minus (Trapezoïdes).
3 Capitatum.
4, 5 Hamatum (Unciforme).
s Pisiforme.
f Falcatum.
I, II, III, IV, V Metacarpalia.

Vierte Tafel.

Tarsus der Amphibien.

Fig. 1. Fussskelet von Proteus.
Fig. 2. „ einer Larve von Salamandra maculosa.
Fig. 3. Tarsus eines erwachsenen Erdsalamanders.
Fig. 4. „ von Triton.
Fig. 5. Fuss von Menobranchus.
Fig. 6. „ „ Menopoma.
Fig. 7. Tarsus von Siredon.
Fig. 8. Durchschnitt des Tarsus von Pelobates fuscus.
Fig. 9. „ „ „ „ Hyla palmata.
Fig. 10. Tarsus von Rana esculenta.
Fig. 11. „ „ Bombinator igneus.
Fig. 12. „ „ Bufo biporcatus.
Fig. 13. Verbindung des dritten Tarsale der zweiten Reihe mit dem Metatarsale V, bei Bufo biporcatus. Durchschnitt.

Für sämmtliche Figuren gültige Bezeichnung:

T Tibia.
F Fibula.
A Astragalus (Tibiale) } der Amphibia anura.
C Calcaneus (Fibulare) }
t Tibiale.
f Fibulare.
c Centrale.
ta Tarsale der zweiten Reihe (Fig. 1).
1 erstes }
2 zweites }
3 drittes } Tarsale der zweiten Reihe.
4 viertes }
5 fünftes }
a, *a'* accessorische Skeletstücke.
I, II, III, IV, V Metatarsalia.

Fünfte Tafel.

Tarsus der Reptilien.

Fig. 1. Chelydra serpentina von der Plantarfläche gesehen.
Fig. 2. Chelonia cabuana.
Fig. 3. Emys europaea.
Fig. 4. Lacerta muralis, juv.
Fig. 5. „ agilis. Flächenschnitt.
Fig. 6. Iguana, juv. Flächenschnitt. Im grossen Tarsusstücke, welches die erste Reihe vorstellt sind 2 Ossificationen eine kleine dem Fibulare entsprechende, und eine grössere dem Astragalo-Scaphoïdeum entsprechende zu bemerken.
Fig. 7. Phyllodactylus Lesueri.
Fig. 8. Hemidactylus, juv. Tarsus zum grössten Theile noch knorpelig, nur im grossen oberen Stücke zwei Ossificationskerne.
Fig. 9. Alligator lucius.

Für alle Figuren gültige Bezeichnung:

T Tibia.
F Fibula.
f Fibulare (Calcaneus).
A Astragalus (Intermedio-tibiale).
c Centrale (Scaphoïdeum).
C Cuboïdeum (Tarsale 4 u. 5 der zweiten Reihe).
1 erstes, 2 zweites, 3 drittes } Tarsale (Cuneïforme) der zweiten Reihe.
I, II, III, IV, V Metatarsalia.
P Phalangenstück.

Sechste Tafel.

Fussskelet der Vögel.

Fig. 1. Rechte hintere Extremität eines Hühnchen vom 5. Brüttage. Die Knorpel der Ober- und Unterschenkelknochen sind angelegt. Tarsus noch nicht deutlich unterscheidbar; vom Metatarsus erst zwei Stücke erkennbar. Noch keine Phalangen.

Fig. 2. Rechte hintere Extremität eines Hühnchen vom 7. Brüttage. Femur, Tibia und Fibula deutlich. An den Knorpelanlagen der beiden erstgenannten Knochen sind ringförmige Ossificationen aufgetreten. Der Tarsus lässt eine obere und eine untere Abtheilung erkennen. Drei Metatarsalia. Von den Phalangen ist die erste Reihe deutlich. (Die Anlage der Innenzehe ist nicht gut wiedergegeben.)

Fig. 3. Rechte hintere Extremität eines Hühnchen vom 9. Brüttage. Vom Femur nur das untere Ende dargestellt. Fibula reicht noch bis zum Tarsus. Oberes und unteres Tarsusstück vollständig differenzirt. Alle vier Metatarsalia angelegt. Phalangenstücke der Zehen noch unvollständig.

Fig. 4. Frontaler Durchschnitt durch das Tarso-tibiale und Tarso-metatarsale eines jungen Huhnes. Tibia und Metatarsus knöchern. Tarsus knorpelig, im obern Stücke zwei Knochenkerne, im unteren einer. Natürliche Grösse.

Fig. 5. Unteres Ende des Tarso-tibiale und Tarso-metatarsale einer jungen Taube. Linke Extremität. Ansicht von vorn. l. Halteband für die Sehne der Extensoren. I. II. III. IV. Metatarsalia. Doppelte Grösse.

Fig. 6. Ansicht desselben Stückes von der hintern Fläche.

Fig. 7. Frontaler Durchschnitt durch dasselbe Stück.

Für Figg. 1—7: gleiche Bezeichnung.

f Femur.
t Tibia.
p Fibula.
ta Tarsus.
s oberes Tursusstück.
i unteres Tarsusstück.
m Metatarsus.
ph Zehen.

Fig. 8. Querschnitt durch den Metatarsus eines jungen Gänschen. Die drei Metatarsalia sind noch völlig deutlich gesondert. Jedes besteht aus einem inneren Knorpelstücke (der primordialen Anlage) *k*, und einer corticalen Knochenschichte mit vielen grösseren und kleineren Markcanälen. Solche Markcanäle sind auch in den Knorpel eingedrungen (*m*) und werden vom letzteren durch eine dünne Knochenlamelle (*o*) abgegrenzt.

Druck von Bär & Hermann in Leipzig.

Fig. 4.

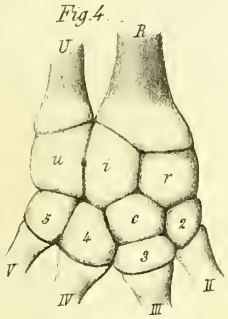


Fig. 1.

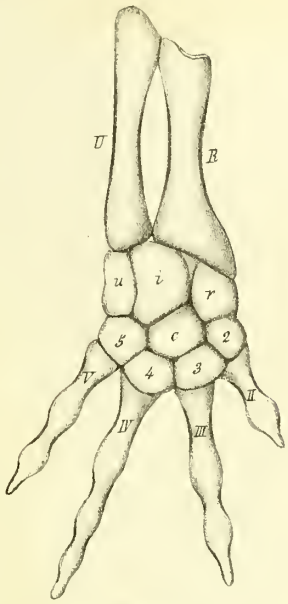


Fig. 6.

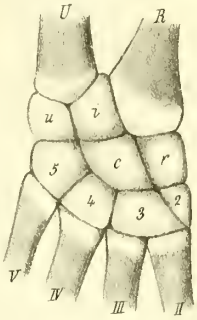


Fig. 7.

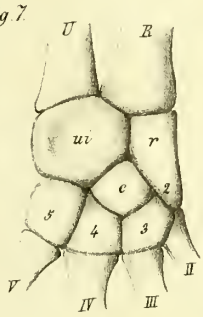


Fig. 3.

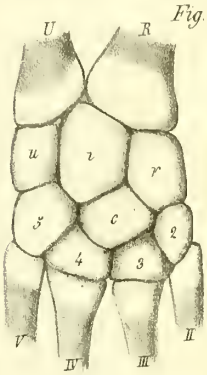


Fig. 9.

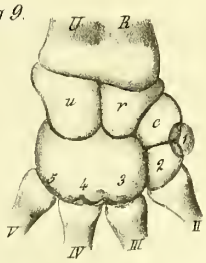


Fig. 2.

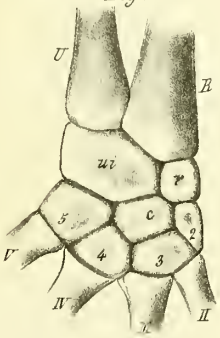


Fig. 10.

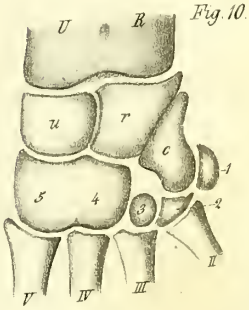


Fig. 8.

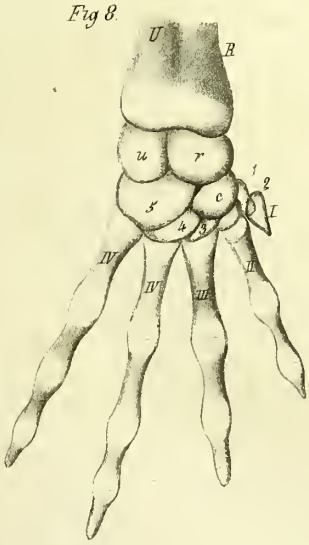


Fig. 5.

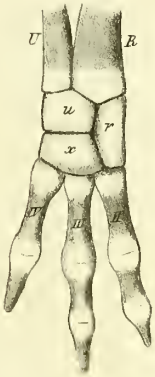
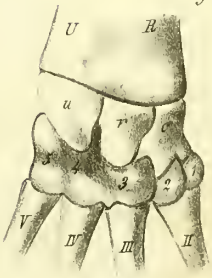
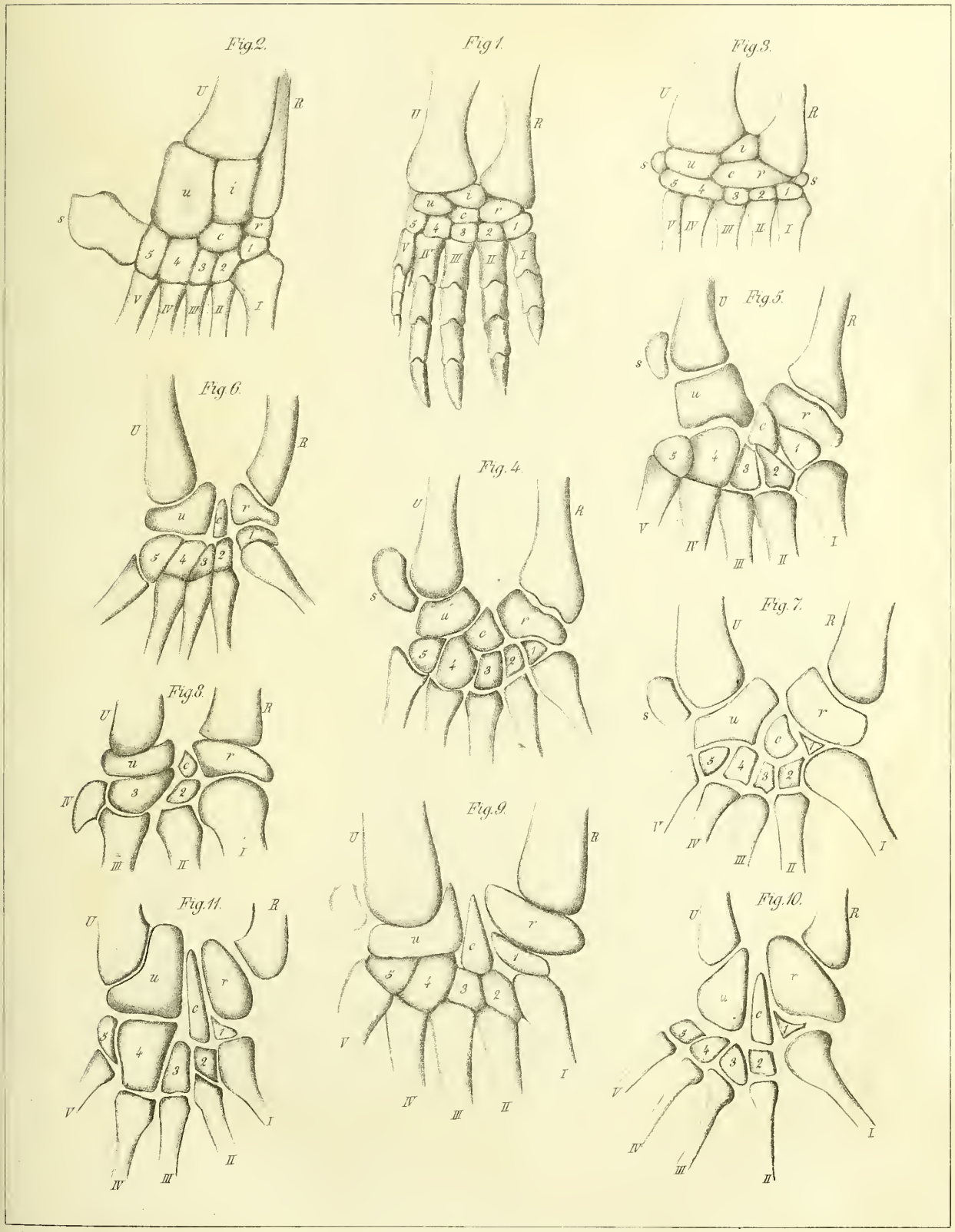


Fig. 11.





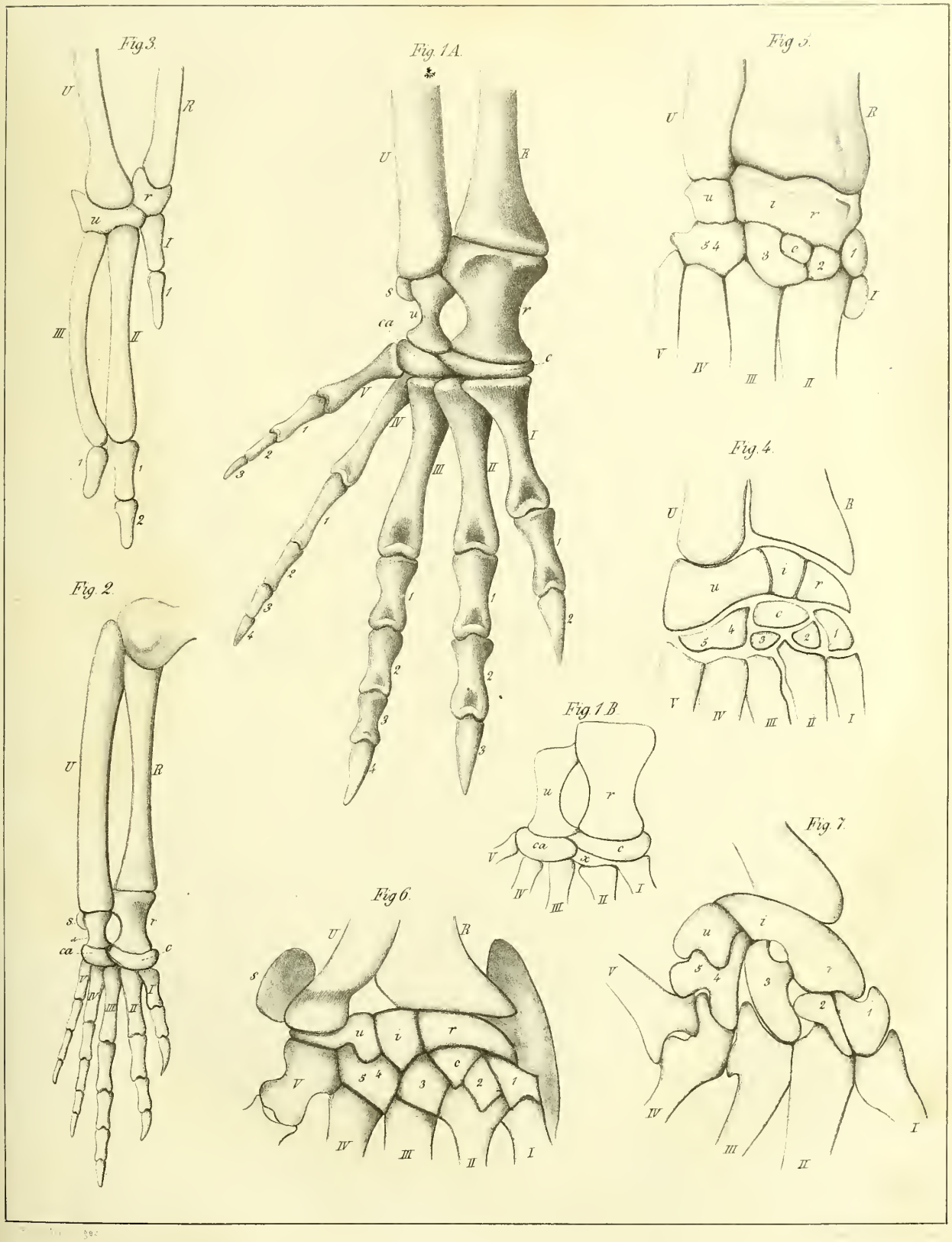


Fig. 6.

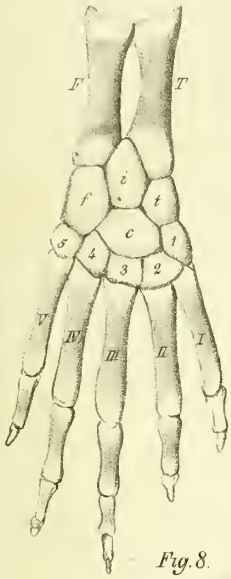


Fig. 4.

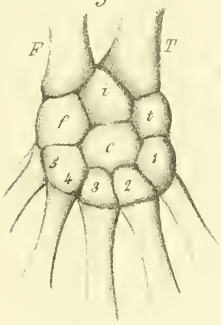


Fig. 1.

Fig. 5.

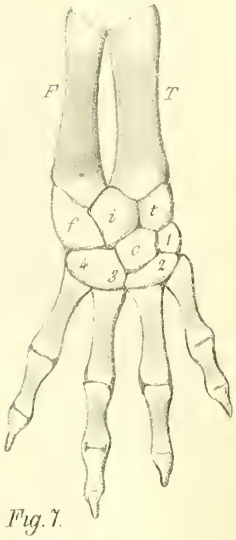


Fig. 2.

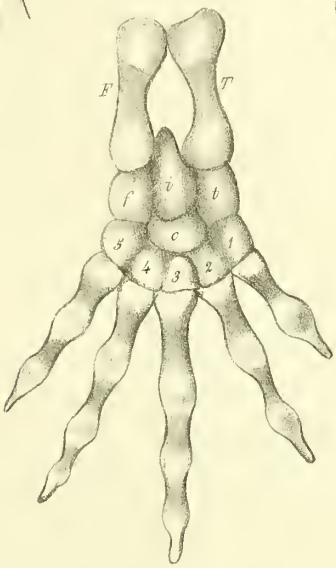


Fig. 7.

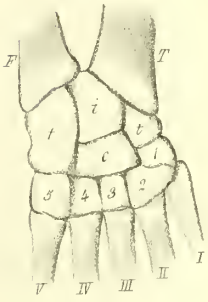


Fig. 8.

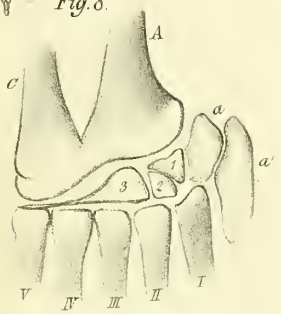


Fig. 3.

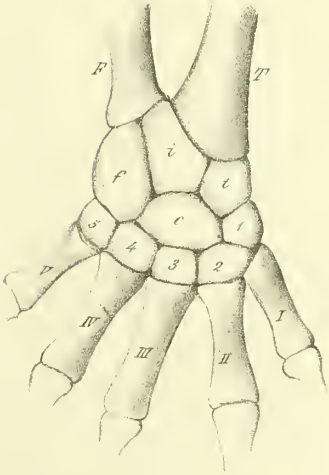


Fig. 9.

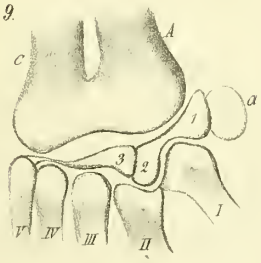


Fig. 10.

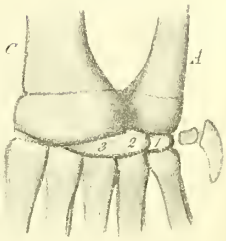


Fig. 11.

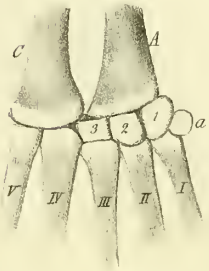


Fig. 12.

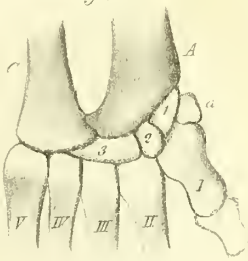


Fig. 13.

Fig. 1.

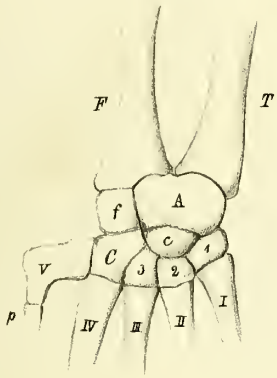


Fig. 2.

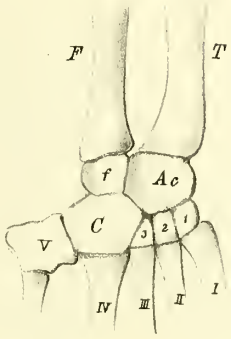


Fig. 3.

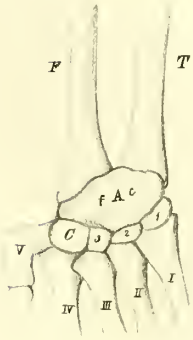


Fig. 4.

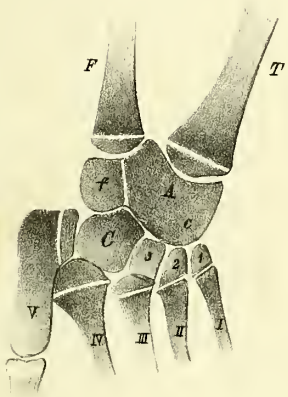


Fig. 5.

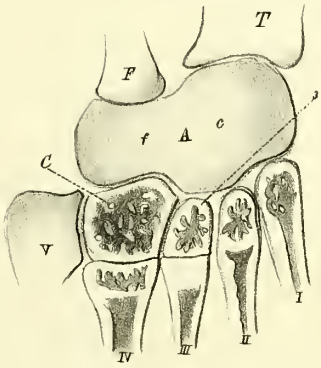


Fig. 6.

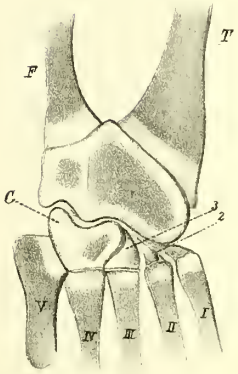


Fig. 7.

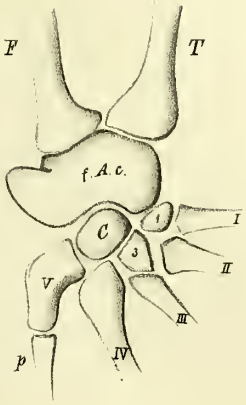


Fig. 9.

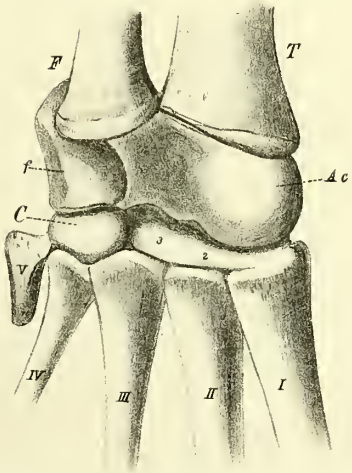


Fig. 8.

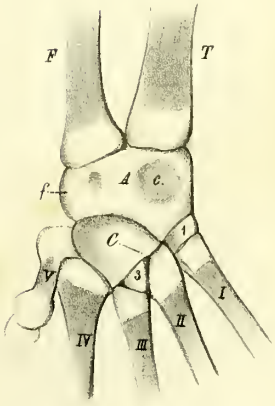


Fig. 1.

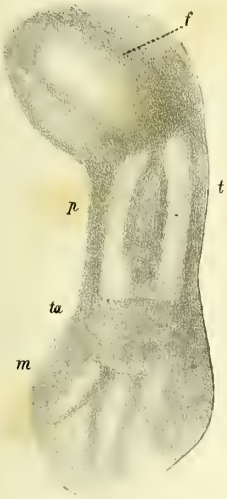


Fig. 4.

Fig. 3.

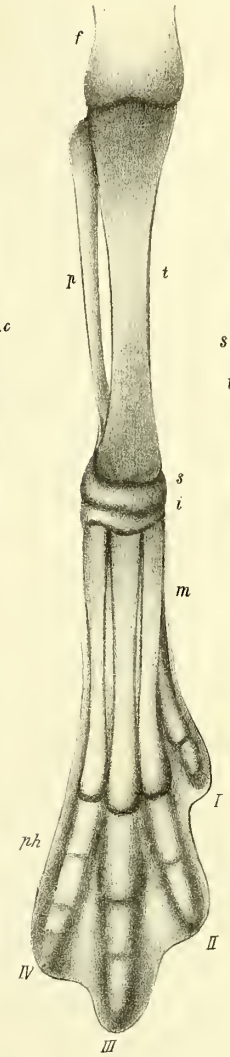


Fig. 7.

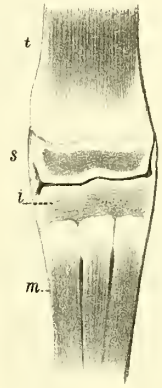


Fig. 2

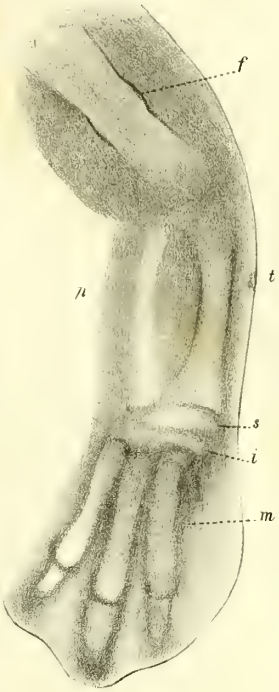
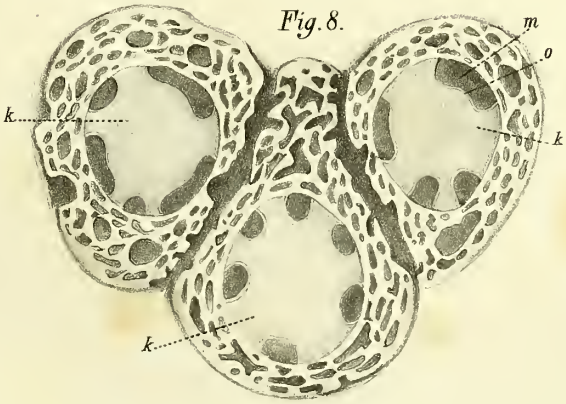


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 8.



UNTERSUCHUNGEN

ZUR

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELTHIERE

VON

Dr. CARL GEGENBAUR
PROFESSOR DER ANATOMIE IN JENA.

ZWEITES HEFT.

1. SCHULTERGÜRTEL DER WIRBELTHIERE.
2. BRUSTFLOSSE DER FISCHE.

MIT NEUN TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1865.

Vorwort.

Im Anschluss an die im ersten Hefte dieser „Untersuchungen“ erschienene Abhandlung über den Carpus und Tarsus veröffentliche ich hiemit zwei in demselben Sinne ausgeführte Arbeiten, wovon die erste den Schultergürtel der Wirbelthiere zum Gegenstande hat.

Lagen auch für diesen Theil des Skeletes in vielen Abhandlungen reiche Untersuchungen bereits vor, so waren diese doch nur auf einzelne, oder auf einige Classen ausgedehnt, und ich hatte auch hier die Vergünstigung, durch erweiterte Umschau neue Gesichtspuncte zu gewinnen. Die diesen zu Grunde liegenden anatomischen Thatsachen habe ich möglichst vollständig mitgetheilt. Die bezüglich des Schultergürtels vordem weniger genau untersuchten Fische lieferten naturgemäss das reichere Material. In mancher Hinsicht floss daraus auch das Verständniss des Befundes bei den höheren Abtheilungen. Selachier und Ganoïden waren dabei von besonderer Wichtigkeit. Dass aber selbst noch am Skelete der Säugethiere Funde sich boten, mag aus dem, was ich über die Episternalgebilde mitgetheilt, hervorgehen. Wo es sich um den Versuch handelte, den Widerstreit der Meinungen über die Deutung der einzelnen Theile zu schlichten, durfte auch anatomisch längst Bekanntes nicht übergangen werden. Vielleicht gewann dadurch die Arbeit an Abrundung und liefert auch dem mit dem Gegenstande selbst weniger Vertrauten ein anschauliches Bild.

Die zweite Abhandlung betrifft die Brustflosse der Fische. Noch bei Herausgabe des ersten Heftes war es mir unmöglich erschienen, in der Erkenntniss dieses Skelettheiles und in seinem Zusammenhang mit der homologen Extremität der höheren Wirbelthiere einige Einsicht zu gewinnen. Ich hatte deshalb bei jener

Untersuchung die Fische ausgeschlossen. Dass letzteres kein Fehler war, hat sich jetzt bestätigt, nachdem eine ausgedehnte Untersuchung des Brustflossenskelets das früher vermisste Verständniss mir erschlossen hat. Es kann nachgewiesen werden, dass die im Extremitätenbau zwischen Fischen und höheren Wirbelthieren angenommene Kluft wirklich vorhanden ist. Aber auch die Verbindung kann gezeigt werden, und es stellt sich so doch ein Zusammenhang heraus. Die Arbeit selbst mag rechtfertigen, dass ich in dem Nachweise dieser Beziehungen von den Anschauungen der Vorgänger weit abgewichen bin.

Bezüglich der den behandelten Gegenstand betreffenden Literatur bemerke ich, dass ich alles mir zu Gebote stehende Brauchbare gewissenhaft zu Rathe gezogen habe. Dabei erwähne ich mit Bedauern, dass ich mir versagen musste, von einigen einschlägigen Werken des Auslandes Einsicht zu nehmen. Ein besonderer Nachtheil dürfte daraus jedoch deshalb nicht entstehen, weil meine Untersuchungen nur in vereinzelten Fällen auf die Angaben Anderer sich stützen.

Einiges von dem für beide Arbeiten untersuchten Materiale ward mir durch die freundliche Gesinnung geehrter Collegen zu Theil, denen ich hiermit meinen Dank abstatte.

Jena, im August 1865.

C. Gegenbaur.

Inhalt.

Erster Abschnitt.

Zweiter Abschnitt.

Erster Abschnitt.

Vom Schultergürtel der Wirbelthiere.

Die Reihe von Skeletgebilden, welche man mit dem Namen des Brust- oder Schultergürtels bezeichnet, zeigt bei aller Gemeinsamkeit in der Lagerung am Rumpfe, wie in den Beziehungen zur vorderen Extremität, so vielgestaltige Modificationen in den einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere, dass es schwer ist, in einander fernerstehenden Abtheilungen das Gleichartige in seinen Wandelungen wiederzuerkennen.

Zum Verständniss des Einzelnen ist auch hier wieder die Kenntniss des Ganzen nöthig. Wie weit die Untersuchung der bei den niederen Wirbelthieren gegebenen Structuren für eine präcisere Deutung der bei den höheren vorhandenen wirksam war, wird im Verfolge dieser Abhandlung hervorgehen.

Durch Untersuchung der episternalen Skelettheile bei den Säugethieren war die Ueberzeugung gewonnen worden, dass im Schultergürtel morphologisch sehr ungleichwerthige Theile in Verwendung kommen. Dass die beiden den Schultergürtel ventral abschliessenden Skeletstücke, Clavicula und Coracoïd, nur in ihren allgemeinsten Lagerungsbeziehungen die in der üblich gewordenen Bezeichnung: vorderes und hinteres Schlüsselbein, ausgedrückte Auffassung zulassen, war klar geworden.

Die Verschiedenheit beider Theile begründete sich zunächst auf die Beziehungen zum Sternum. Während das Coracoïd, wo es vorhanden, sich regelmässig dem Sternum anfügt, zeigt sich die Clavicula mit letzterem niemals in unmittelbarer Verbindung, sondern beständig durch episternale Skelettheile davon getrennt. Da nun das Episternum, nach den bei Reptilien bekannten Thatsachen, nicht einfach einen Theil des Sternum vorstellt, so ist die ventrale Verbindung der Clavicula von anderem Werthe als jene des Coracoïd. Dazu kommt noch die Eigenthümlichkeit der Entwickelung der Clavicula, wodurch höhere und niedere Wirbelthiere weit auseinanderzugehen scheinen.

So stellte sich denn die Aufgabe zur Erforschung der allen Wirbelthieren gemeinsamen Theile des Schultergürtels, der Veränderungen dieser Theile, durch welche die Verschiedenheiten der Gesammteinrichtung hervorgehen, und endlich die Bedingungen, an welche jene Veränderungen sich knüpfen.

Ich lasse die Säugethiere vorangehen, weil es mir nöthig erschien, die aus der Anatomie des Menschen entnommenen Bezeichnungen, welche in den unteren Classen sehr schwankend, ja geradezu willkürlich verwendet werden, vorerst festzustellen.

Säugethiere.

Die Verschiedenheit der zwei, jederzeit den Schultergürtel zusammensetzenden Theile zeigt sich hier in deutlicher Weise, sowohl in den Beziehungen zum Brustbein, als in Beziehung zur Verbindung mit der vorderen Extremität. — Der Humerus articulirt nur mit dem einen dieser Theile, der von der Articulationsstelle aus in ein dorsales und ein ventrales Stück sich scheidet, in Scapula und Coracoïd. Der zweite Theil des Schultergürtels ist die Clavicula, der ihr medianes Verbindungsstück, das Episternum, beigezählt werden kann. Der erste Theil charakterisirt sich durch seine knorpelige Anlage, die längere Zeit fortbesteht, und von der Reste noch vorkommen, wenn durch Verschmelzung des Coracoïd mit der Scapula ein einziges Knochenstück gebildet ist. Solche Reste erhalten sich bei Wiederkäuern als knorpelige, häufig verkalkende Platten und Leisten am dorsalen Rande (Basis) der Scapula. Vorübergehend finden sie sich bei anderen Säugethieren, auch beim Menschen, wo sie gleichfalls zuerst verkalken und dann in die übrige ossificirte Scapula aufgenommen werden. Man hat diesen Theil als Suprascapulare unterschieden.

Während der dorsale Abschnitt dieses den Humerus tragenden Theiles als Scapula bei allen Säugethieren vorhanden ist, zeigt sich das Coracoïd nur bei den Monotremen in grösserer Entwickelung, indem es das Sternum erreicht. Scapula und Coracoïd betheiligen sich gleichmässig an der Bildung des Schultergelenkes, und sind hier durch Knorpel mit einander vereinigt, bis eine Verwachsung beider Theile erfolgt.

Das Coracoïd zerfällt in zwei Abschnitte: einen hinteren, der dorsal die Pfanne des Schultergelenks bilden hilft, und ventral mit einer Furche auf dem Manubrium sterni articulirt (Taf. II. Fig. 1. 2. co.), und einen vorderen, der dem vorderen Rande des vorerwähnten Stückes durch ein Gelenk verbunden ist, und keine Beziehungen zum Sternum besitzt, sondern wie bei Ornithorhynchus hinter dem Episternum mit dem der andern Seite sich kreuzt.

Dass dieser vordere Theil des Coracoïd wirklich dem Coracoïd angehört, ist gegen Geoffroy St. Hilaire*), der es als Episternum ansah, durch Meckel**) und Cuvier***) nachgewiesen. Ersterer hat es „Clavicula coracoïdea anterior", letzterer „Epicoracoïd" benannt. (Taf. II. Fig. 1. 2. ec.)

Bei den übrigen Säugethieren schwindet der dem Epicoracoïd entsprechende Abschnitt vollständig, und es erreicht auch das andere Stück nicht mehr das Brustbein, dagegen bleibt es als ein Fortsatz an der Scapula fortbestehen, und zeigt sehr verschiedene Grade der Ausbildung. Immer verknöchert auch der Processus coracoïdes mit einem besonderen Knochenkerne, der selbst vorhanden ist, wo der Fortsatz unansehnlich erscheint†). Mit seiner Bedeutung als ventrales Schlussstück des Schultergürtels verliert das Coracoïd allmählich seine Beziehungen zum Schultergelenke, und letzteres wird dann zum bei weitem grössten Theile auf die Scapula verlegt, wie es bei den Affen und dem Menschen der Fall ist. Zwischen diesem Zustande und jenem, wo es, wie bei Bradypus, noch einen ansehnlichen Theil der Gelenkgrube bildet, finden sich alle Uebergänge vor.

Ausser dem mit der Scapula als Processus coracoïdes verbundenen Coracoïdrest kommt bei einigen Säugethieren (Mus Sorex) noch ein mit dem Manubrium sterni verbundenes paariges Knorpelstück vor, welches ich als Sternalrudiment des Coracoïd gedeutet habe††). Es wäre also hier nur das Mittelstück verschwunden, während die Enden mit anderen Skelettheilen in Verbindung bleiben.

Von den Eigenthümlichkeiten der Säugethierscapula ist die Bildung des Acromion hervorzuheben. Bei den Monotremen erscheint das Acromion als das Vorderende eines nach aussen gebogenen Fortsatzes (Taf. II. Fig. 1. 2. sp.) des Vorderendes der Scapula, welcher somit der Spina scapulae der übrigen Säugethiere entsprechen muss. Es fehlt aber den Monotremen die Fossa supraspinata, da der Scapula eine die mediane Wand jener Grube bildende Fortsetzung der Platte abgeht. Darin finden sich die Anknüpfungspuncte mit dem Schulterblatt der Vögel gegeben. Die Ausbildung des Acromion ist eine mannichfaltige. Ein besonderer Knochenkern scheint ihm bei den Monotremen abzugehen; wenigstens vermisse

*) Philosophie anatomique. Paris, 1818. S. 114.

**) Ornithorhynchi paradoxi descript. anatomica. Lips. 1826. S. 14.

***) Leçons d'anatomie comparée, sec. édit. I. S. 356.

†) Ueber die verschiedenartige Entwickelung gibt Meckel (System der vergl. Anat. II. II. Leipz. 1825. S. 337. ff.) nähere Mittheilungen.

††) Jenaische Zeitschr. für Med. u. Naturwiss. I. S. 192. — Die Erscheinung, dass ein Skeletstück sich durch Schwinden seines mittleren Theiles in zwei trennt, die dann weit auseinander liegen können, ist nicht vereinzelt. Wir kennen sie z. B. an der Fibula der Kamele. (Vergl. Meckel, System der vergl. Anat. I. II. S. 445.)

ich einen solchen bei einem jungen Exemplare von Ornithorhynchus, wo das Acromion von der Scapula selbst aus ossificirt ist. Ebenso verhält sich Echidna. Dagegen ossificirt es bei anderen Säugethieren von einem eigenen Kerne aus, und stellt so ein erst später mit der Scapula zusammenfliessendes, anscheinend selbständiges Knochenstück vor*).

Die Einrichtung eines Acromion steht mit dem Schlüsselbein im Zusammenhang, in soferne sie die Verbindungsstelle für jenes bietet.

Wenn auch Coracoïd und Scapula, und an ersterem wieder Epicoracoïd wie am letzteren Acromion, als besondere Knochentheile erscheinen, die bald mehr, bald minder selbständig sich darstellen, so gehen sie doch alle aus einer continuirlichen Knorpelanlage hervor, und geben auch durch ihre Verbindung zu Einem Stücke ihre Zusammengehörigkeit zu erkennen. Man hat es hiebei vielmehr mit einem einzigen Skeletstücke zu thun, das durch die an verschiedenen Orten der Knorpelanlage auftretende Verknöcherung in mehrere Theile zerlegt wird.

Der in viele Kategorieen zerfallende Begriff des Individuums lässt in diesem Falle sofort dreierlei Abstufungen erkennen, indem die Gesammtanlage des Schulterstückes mit anderen in der Knorpelanlage von benachbarten Skelettheilen abgegrenzten Stücken in eine Reihe tritt. Eine zweite unter der letztern stehende Reihe wird durch die Ossificationen gebildet. Eine Verknöcherung im dorsalen Abschnitte lässt die Scapula, eine im ventralen das Coracoïd hervorgehen; so erhalten wir zwei Knochen als Individuen einer zweiten Reihe. Wenn im ventralen Abschnitte des Schulterstückes zwei Verknöcherungspuncte auftreten, so können diese, wie bei den Monotremen, zwei Knochen, Coracoïd und Epicoracoïd, hervorgehen lassen, die zusammen dem einheitlichen Coracoïd, der Saurier z. B. entsprechen. Dadurch entsteht eine dritte Reihe, die der zweiten ebenso untergeordnet ist, wie diese der ersten**).

Man kann daher den ganzen aus discreten Knochenkernen hervorgehenden Complex als ein einziges Skeletstück ansehen, an dem auch die wechselnde Be-

*) Von Dasypus hat Cuvier angegeben, dass bei einem jungen Exemplare das Acromion als besonderes Knochenstück sich fände. Ich sehe dieses Stück noch bei Exemplaren (D. setosus), bei denen überall die Epiphysenverschmelzung bereits vollständig vor sich gegangen ist, noch von der Spina scapulae getrennt.

**) Die Würdigung dieser Verhältnisse, welche uns den individuellen Werth der Skelettheile erschliesst, und damit Anhaltspuncte für die Vergleichung bietet, aber auch auf der anderen Seite das Flüssige in der Zusammensetzung des Skelets in bestimmterem Ausdruck erscheinen lässt, ist bis jetzt fast gänzlich vernachlässigt. Owen ist meines Wissens der einzige Anatom, der dieses Thema ein gehender behandelt hat. (On the Archetype and Homologies of the vertebrate Sceleton. London, 1848. S. 103.)

ziehung des Schultergelenkes die untergeordnete Bedeutung der einzelnen Theile erscheinen lässt.

Da aber dieses Skeletstück stets die vordere Extremität trägt, erscheint es mit Hinblick auf letztere als der wichtigste Theil, und kann als primäres Schulterstück von dem andern paarigen Stücke der Clavicula unterschieden werden.

Für die morphologische Bedeutung der Clavicula in ihrem Verhältnisse zu anderen Skelettheilen ist deren Entwicklungsweise von grosser Wichtigkeit, besonders nachdem durch Bruch*) mitgetheilt worden war, dass dieser Knochen nicht knorpelig praeformirt sei, sondern sofort als Knochen sich bilde. Nach demselben Beobachter trete erst später Knorpel auf. Bei einem menschlichen Fötus aus dem dritten Monate „hatte sie an beiden Enden, am merklichsten am vorderen Ende, eine dünne Knorpellage abgesetzt, worin primordiale Verknöcherung mit grossen strahlenlosen Knochenkörperchen das secundäre Mittelstück ergänzte."

Ich hatte, gleichfalls nach Untersuchungen an menschlichen Embryen, diese Angabe Bruch's, nach welcher die Clavicula ein secundärer Knochen sei und der Knorpel erst spät auftrete, nicht bestätigen können, musste mich vielmehr aussprechen, dass der Clavicula eine knorpelige Anlage zukomme. Seit meiner ersten Veröffentlichung**) dieser Beobachtung hatte ich den Gegenstand nicht aus dem Auge verloren, vielmehr durch wiederholte Untersuchung mir näher treten lassen. Einiges ist dabei genauer ermittelt worden. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen lasse ich hier folgen.

Der jüngste von mir zur Untersuchung verwendete Embryo hatte eine Länge von 18 Mm. Die aus den umgebenden Theilen herauspräparirte Clavicula stellte sich als ein 3 Mm. langes, in der Mitte dünnes, gegen beide Enden kolbig verdicktes Stück dar, welches unter dem Mikroskope eine dunklere Stelle wahrnehmen liess. Diese lag zwar in der Mitte der Länge des Stückes und zeigte sich nicht verschieden von einem Knochenkerne, wie sie an den Knorpelanlagen der Röhrenknochen auftreten. Auf einem aus der Mitte der Clavicula gefertigten Querschnitte nahm man zu äusserst ein mehrfach geschichtetes Lager von Zellen wahr, die keine Intercellularsubstanz erkennen liessen. Sie bildeten eine periostale Zone, die nach aussen in Bindegewebe überging, indem man hier längere, deutlich spindelförmig gestaltete Zellen mit Intercellularsubstanz unterschied.

Der von jener Zellenschichte umschlossene Theil zeigte ein Maschenwerk von Intercellularsubstanz, in deren Lücken grosse Zellen sich fanden. Die Kerne der Zellen liessen nicht selten Theilungszustände erkennen, das Protoplasma der Zellen

---

*) Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. IV. S. 371.

**) Jenaische Zeitschr. für Med. u. Naturwiss. I. S. 7.

war feinkörnig. Die Intercellularsubstanz war im Verhältniss zur Grösse der von den Zellen eingenommenen Lücken spärlich zu nennen (Vergl. Taf. 1. Fig. 1.) und hatte an den meisten Stellen ein dunkeles Ansehen, das durch feine, in ihr abgelagerte Körnchen erzeugt war. Gegen die Peripherie war sie heller, durchscheinend und homogen. Ebendaselbst war die Intercellularsubstanz häufig ganz scharf abgesetzt zu erkennen, so dass sie da wo die Zellschichte sich etwas abgehoben hatte, eine deutliche Contour zeigte, deren Krümmung dem nächst inneliegenden eine Zelle bergenden Hohlraum entsprach. Die Grenze der Innenwandflächen der zellenhaltigen Hohlräume liess sich überall, da wo die Intercellularsubstanz dunkle Körnchen eingesprengt zeigte, glatt erkennen, nur in den Stellen, wo eine homogene Intercellularsubstanz sich fand, war sie uneben, zeigte vorragende Parthieen, zwischen denen der Binnenraum in hohle, die Intercellularsubstanz durchsetzende Canälchen auslief. Einzelne dieser feinsten Canälchen endigten sehr bald blind, andere communizirten mit den benachbarten Hohlräumen, wieder andere waren nur als kurze Ausbuchtungen des Hohlraumes zu unterscheiden (Fig. i. k.). In meiner ersten Untersuchung hatte ich das Vorkommen solcher Hohlräume mit Ausläufern nicht bemerkt; sie waren mir entgangen, da sie nur an einzelnen Stellen des Querschnittes vorkommen.

Geht man zur Deutung des objectiv vorgeführten Thatbestandes über, so wird man zunächst das gesammte Gewebe bis auf die äusserste, nur aus Zellen bestehende Zone als in die Reihe der Bindesubstanzen gehörig erkennen, indem hier Zellen vorliegen, die durch eine Intercellularsubstanz getrennt sind. Man wird aber die Theile, in welchen die zellenhaltigen Hohlräume Ausläufer besitzen, von jenen, wo letztere fehlen, wieder weiter zu unterscheiden haben. Die um die glattwandigen Hohlräume befindliche Intercellularsubstanz ist moleculär getrübt und mit gröberen Körnchen versehen, die man als Kalkablagerung ansehen wird. Dieser Theil des Gewebes wird somit verkalktem Knorpel entsprechen; die Zellen in den Hohlräumen können als nichts anderes, denn als Knorpelzellen angesehen werden. Jene anderen Stellen, welche Hohlräume mit Ausläufern zeigen, wird man als Knochengewebe erklären. Die Höhlen stellen Knochenhöhlen mit Ausläufern vor, die in verschiedenen Stadien der Bildung getroffen werden. Da man die Bildung von Knochengewebe nach der Peripherie zu antrifft, nach innen aber vorwiegend den verkalkten Knorpel, so kann nicht behauptet werden, dass das Knochengewebe aus ersterem hervorgegangen, da es ja ebensogut aus der periostalen Zellschichte gebildet sein kann. Untersucht man aber einzelne, von der Peripherie entferntere Hohlräume genauer, so findet man eine Canalisirung der Intercellularsubstanz von ihnen ausgehend. Zwischen Hohlräumen, welche ganz entschieden glatte und nur undurchbrochene Wandungen besitzen, findet man solche, welche durch Aus-

läufer als Knochenhöhlen sich kennzeichnen. In den Wandungen dieser Räume sind dann keine grösseren Körnchen mehr vorhanden. Da solche Knochenhöhlen zwischen Knorpelhöhlen vorkommen, wird man sie mit Zuversicht aus ersteren ableiten dürfen. Es liegt also hier eine unmittelbare Verknöcherung von Knorpelgewebe vor, von der bereits mehrfache Fälle bekannt sind*).

Auffallend ist die bedeutende Grösse der Knorpelräume, oder selbst derjenigen Höhlungen, die durch ihre Ausläufer sich als Knochenhöhlen kennzeichnen. Sie übertreffen die späterhin vorhandenen Knochenkörperchen beträchtlich, sowie die Intercellularsubstanzbrücken schmaler erscheinen, als sie später am Knochen sich darstellen. Es werden diese Missverhältnisse durch Anbildung von Intercellularsubstanz an die Innenwand der primären Höhlungen ausgeglichen. Auf einem Querschnitte durch die Mitte der Clavicula eines wenig älteren Embryo bemerke ich nur ganz vereinzelte Höhlungen ohne Ausläufer (Fig. 2. a. a.). Neben grösseren Höhlen finden sich kleinere vor, und an diesen sieht man zugleich den Uebergang zu der bekannten „Sternform" der Knochenkörperchen. An concentrischen Streifungen der die Höhle zunächst umgebenden Intercellularsubstanz erkennt man eine hier stattgefundene Ablagerung. Bei längerer Behandlung mit verdünnter Salzsäure treten diese Verdickungsschichten, wie man die von Streifungen begrenzten Lagen von Knochensubstanz bezeichnen kann, deutlicher hervor. Da wo Ausläufer vom Hohlraume abgehen, sind die Verdickungsschichten unterbrochen. Die Umwandlung von Knorpel in Knochengewebe ist in diesem Objecte weiter vor sich gegangen, als im vorhin aufgeführten, da die Ablagerung von Körnchen in die Intercellularsubstanz verschwunden ist und nur auf Querschnitten, die von der Mitte etwas entfernt sind, sich vorfindet. Es ist mir wahrscheinlich, dass Bruch ein solches Stadium vor sich gehabt hat, als er die Entwickelung der Clavicula ohne Betheiligung von Knorpel aufstellte.

Wenn man auch die Beziehung der Entwickelung des mittelsten Theiles der Clavicula zu Knorpelgewebe durch Nichtbeachtung des vorhergehenden Zustandes nicht anerkennen will, so wird man durch die Untersuchung der an den mittelsten Abschnitt sich anschliessenden Theile der Gesammtanlage unbedingt auf Knorpel gewiesen. Auf Querschnitten, die ein Drittheil der Gesammtlänge der Schlüsselbeinanlage von der Mitte entfernt angefertigt waren, finde ich Zellen in einer homogenen Intercellularsubstanz. In Fig. 3 habe ich ein Segment eines solchen Querschnittes der Clavicula des ersterwähnten Embryo abgebildet. Die Zellen liegen unregelmässig zerstreut, und besitzen mannichfaltige Formen, die zu beschreiben

*) Dass ich damit die von Lieberkühn vertretene Auffassung der Knorpelverknöcherung zu meinen weit entfernt bin, sei hier ausdrücklich bemerkt.

die Abbildung mich überhebt. Nach der Peripherie lagern die Zellen dichter, und gehen endlich in eine Zelllage über, in der keine Intercellularsubstanz sichtbar ist (Fig. 3. p. p.). Theilungszustände sind mehrfach zu beobachten. Die Intercellularsubstanz zeigt nur einzelne feine Molekel, ist sonst ganz gleichartig, und setzt sich überall scharf von den Zellen ab, die in ihren Höhlungen liegen. Da die letzteren meist nicht vollkommen von den Zellen ausgefüllt werden, sieht man die Wandung der Höhlungen im Durchschnittsbilde deutlich contourirt.

Bei dem Vorhandensein von Intercellularsubstanz wird man das vorliegende Gewebe der Bindesubstanzreihe einordnen müssen. Die Annahme dass es Bindegewebe sei, wird durch die Beschaffenheit der Zellen und der Intercellularsubstanz ausgeschlossen, und die fernere Annahme, dass eine indifferentere Form, embryonales Bindegewebe, gegeben sein könnte, wird durch die weitere Bestimmung des Gewebes selbst widerlegt. Wenn wir nämlich jenen indifferenteren Zustand des Bindegewebes, in welchem es aus Intercellularsubstanz und darin eingelagerten Zellen besteht, nur dadurch vom Knorpel (und in Anbetracht der weichen Beschaffenheit der Intercellularsubstanz vom jungen Knorpel) zu unterscheiden vermögen, dass die Intercellularsubstanz mit grösserer oder geringerer Betheiligung des Zelleuprotoplasma Differenzirungen eingeht, so dürfen wir eine solche Gewebeform, die jene Veränderungen nicht nachweisen lässt, auch nicht als Bindegewebe, selbst nicht als junges, noch indifferentes Bindegewebe, bezeichnen. Es fehlt dafür das aus der Entwickelungsrichtung von jenem genommene Kriterium.

Nach Ausschluss anderer Deutungen bleibt nur noch die auf Knorpel lautende übrig, und damit trifft nicht nur das gegebene Verhalten überein, sondern es bestätigt sich dieselbe noch durh den weiteren Verlauf der Entwickelung. Es wächst nämlich dieser Knorpel beständig fort und bedingt das Längewachsthum der Clavicula. Dabei gehen aber verschiedene Veränderungen an ihm und in ihm vor sich. Der Theil, welcher unmittelbar an das zuerst ossificirte Mittelstück stösst, wird gleichfalls in den Verknöcherungsprocess hineingezogen, nachdem die Zellen grösser, und mehr gleichartig, oval oder rundlich geworden sind, welcher Gestalt natürlich auch die sie bergenden Hohlräume der Intercellularsubstanz entsprechen. Die Veränderung der Intercellularsubstanz zeigt Abweichungen von dem im mittelsten Stücke (resp. Querschnitte) gesehenen Verhalten. Es fehlen nämlich die dunklen (stark lichtbrechenden) Körner und Molekel, und ausser concentrischen, um die Hohlräume verlaufenden Streifungen, erscheint die Intercellularsubstanz homogen. Ihr eigenthümlich glänzendes Aussehen, zackige Vorsprünge, die hie und da auf der Fläche des Schnittes sichtbar sind, und eine viel bedeutendere Schärfe der Contouren lässt auf eine verändert chemisch-physikalische Constitution dieses Gewebes schliessen. Dazu kommt noch, dass die Höhlungen hie

und da Ausläufer zeigen, dass aber die Knorpelhöhlen in Knochenhöhlen umgewandelt sind. Bei der anderen nicht mit Säure behandelten Clavicula desselben Embryo habe ich mich mit Bestimmtheit von dieser Veränderung überzeugen können. Es geht also der zuerst in der Mitte der Schlüsselbeinanlage aufgetretene Verknöcherungsprocess von da aus auf beide Enden über, die Knorpelhöhlen erhalten feine Ausläufer in die Intercellularsubstanz, und diese selbst wird theilweise solidificirt, ohne dass eine provisorische Kalkablagerung in ihr stattgefunden hätte. Figur h zeigt den Theil eines von der Mitte etwas entfernter genommenen Querschnittes der Clavicula von einem 18 Mm. langen Embryo. Die Contour einzelner Knorpelhöhlen ist nur schwach ausgebuchtet. Bei anderen sind feine Ausläufer sichtbar, welche die Intercellularsubstanz verschieden weit durchsetzen.

Das Weiterrücken dieses Vorganges gegen die beiden Enden, ist an Schlüsselbeinen älterer Embryen nicht unschwer nachzuweisen. Es verändert sich aber der Knorpel allmählich gegen das Ende der Schlüsselbeinanlage dadurch, dass seine Zellen, und damit die Höhlungen, sich ansehnlich vergrössern, womit zugleich die Bildung von Ausläufern, also die Umwandlung der Knorpelhöhlen in Knochenhöhlen, sistirt wird. Ob die Intercellularsubstanz auch da noch Knochensubstanz vorstellt, ist mir nicht gewiss. Es ist mir aber wahrscheinlich, da ich gegen den bestimmt ossificirten Knorpel ja keine scharfe Grenze mir anschaulich machen konnte. Es muss übrigens hier an die Möglichkeit gedacht werden, dass die besagte Veränderung der Intercellularsubstanz, nachdem sie einmal ohne provisorische Kalkablagerung aufgetreten, auch eine ganz allmähliche sein kann. Durch Verbindung mit Kalksalzen veränderte, und gänzlich unveränderte Intercellularsubstanzen mögen ganz allmählich in einander übergehen.

An den beiden Enden der Clavicula ist der Knorpel am wenigsten verändert. Die Zellen sind oval, haben eine mit ihrer Längsaxe der Endfläche parallele Lagerung; weiter nach innen zu werden sie rundlicher, und dabei auf Kosten der Intercellularsubstanz bedeutend grösser. Die Continuität dieser äussersten Knorpellage und des in Mitten der Länge der Clavicula befindlichen verknöcherten Knorpels ist nirgends unterbrochen.

An älteren Embryen (z. B. an einem von 37 Mm. Länge) hat sich der Clavicularknorpel mit der Länge des Schlüsselbeins vergrössert, und an einzelnen Stellen ist eine Auflösung erfolgt. Es bestehen in jeder Hälfte der Clavicula weite Hohlräume mit unregelmässig ausgebuchteten Wandungen. Diese Räume sind mit Zellen erfüllt, welche den fötalen Markzellen anderer Knochen gleichkommen. Der diese Räume bildende Vorgang ist ähnlich wie der in dem Knorpel von Röhrenknochen vorkommende, aber es besteht doch eine Verschiedenheit. Während nämlich in dem Knorpel der Röhrenknochen der sogenannten Eröffnung der Knor-

pelhöhlen eine Vermehrung der Knorpelzellen in den noch abgeschlossenen Höhlen vorangehen soll, ist in der Clavicula nichts derartiges vorhanden. Wenn man durch Vergleichung von Längsdurchschnitten mehrer Claviculae die Ausdehnung des zellenerfüllten Hohlraumes als nur durch Auflösung des Knorpels zu Stande gekommen, in Erfahrung gebracht hat, so möchte man erwarten, dass an der Stelle, gegen welche die Vergrösserung des Raumes erfolgt, der für die Röhrenknochen angegebene Zustand der Vermehrung der Knorpelzellen zu sehen wäre. Er wird aber hier vermisst, und die dem Markraume zunächst gelagerten Knorpelhöhlen sind mit denselben einfachen grossen Zellen versehen, wie entferntere Parthieen.

Da die Markräume nicht den gesammten Knorpel in seiner Dicke durchsetzen, sondern mehr in dessen Längsrichtung sich ausdehnen, so bleibt die corticale Schichte des Knorpels in continuo bestehen, wie in der Fig. 5 gegebenen Abbildung der sternalen Hälfte einer Clavicula zu sehen ist. Am dünneren, der Mitte der Clavicula zugehörigen Theile des Clavicularknorpels ist die oben beschriebene Ossification vor sich gegangen (o), dann folgt gegen das dicke Sternalende zu grosszelliges Knorpelgewebe, welches einen weiten Markraum (m) umschliesst, daran reiht sich solches mit noch grösseren Zellen, welches dann mit dem kleinere Zellen besitzenden Gelenktheile endet. Die acromiale Hälfte derselben Clavicula verhält sich ähnlich. Auch sie enthält einen von Knorpel umgebenen Markraum, der auf dem etwas mehr vergrössert dargestellten Querschnitte in Fig. 6. m. abgebildet ist.

Im Verlaufe der Weiterentwickelung der Clavicula sind hinsichtlich der knorpeligen Anlage dieselben Vorgänge zu beobachten. Der Knorpel wächst an seinen beiden Endtheilen. Ein Theil davon wird in Hohlräume aufgelöst, während ein anderer Theil, und zwar der peripherische, ossificirt, und noch ein anderer durch homogene Verkalkung der Intercellularsubstanz umgewandelt wird. Dieser letztere Zustand des Knorpels findet sich in der Nähe der Enden der Clavicula. Die Knorpelhöhlen sind ansehnlich gross, die Intercellularsubstanz stellt nur ein dünnwandiges Gerüste dar, und erinnert so an das Gewebe der Chorda dorsalis niederer Wirbelthiere. Bei Embryen von 85—90 Mm. Länge ist dieser Knorpel noch in einiger Entfernung vom sternalen oder acromialen Ende nachgewiesen. Da seine Intercellularsubstanz durch Verbindung mit Kalksalzen fest geworden, wird das Längewachsthum hier nicht zu suchen sein. Dieser Vorgang wird vielmehr da Platz greifen, wo der Knorpel unverändert fortbesteht, wie an den Enden selbst, an welchen, namentlich am sternalen, reichlicher Hyalinknorpel mit Zellentheilungen zu finden ist.

Der geschilderte Entwickelungsgang der knorpeligen Clavicula ist auch für die spätere Zeit noch gültig, wird aber durch die Auflösung des Knorpels mit der Entstehung von Markräumen nur auf die äussersten Enden des Knochens beschränkt.

Es entstehen hier Kalkablagerungen in der Intercellularsubstanz grosszelligen Knorpels, der gegen den Körper der Clavicula in Markräume umgewandelt wird, während er gegen das Ende zu fortwächst und mit seiner Oberfläche den Gelenkknorpel vorstellt. An dem von den Resten der verkalkten Intercellularsubstanz gebildeten Gerüste werden von einer Osteoblastschicht her Knochenlamellen abgesetzt, wodurch an die Stelle der knorpeligen Clavicula allmählich Kochengewebe sich setzt. Damit tritt die Clavicula für ihr ferneres Wachsthum wie in ihrem Baue ganz in die Reihe der Röhrenknochen.

In dem Vorstehenden habe ich zwei wichtige Dinge zu erweisen gesucht:

1. Die Clavicula besitzt in ihrer ganzen Ausdehnung eine knorpelige Anlage, deren mittelster Theil frühzeitig verknöchert, aber selbst dann noch seine Entstehung aus Knorpel erkennen lässt. Der Knorpel tritt also nicht erst zum knöchernen Mittelstücke hinzu, sondern ist gleichzeitig mit diesem vorhanden.

2. Die erste Verknöcherung der Clavicula ist eine Knorpelverknöcherung. Die Knorpelzellen werden unmittelbar zu Knochenzellen durch Bildung von Ausläufern in die sclerosirte Intercellularsubstanz.

Neben dem Knorpelgewebe spielt beim Aufbaue der Clavicula auch das von Perichondrium her gebildete Knochengewebe eine wichtige Rolle. Die gesammte Anlage der Clavicula, wie sie eben beschrieben, wird von einer Schichte membranloser Zellen umgeben, welche sowohl vom mittelsten ossificirten Theile, als auch von den knorpeligen Enden der Anlage sich durch den Mangel von Intercellularsubstanz unterscheidet. Die Grenze ist an dem mittelsten Theile undeutlich. Balken von Intercellularsubstanz, die mehr oder minder Kalkablagerungen enthält, ragen in die Zellschichte ein und bewirken so, dass einzelne der Zellen, indem sie zur Hälfte von Intercellularsubstanz begrenzt werden, zur andern Hälfte von ihnen gleichartigen Zellen, eine Grenzschichte bilden, die ebensogut der Perichondriumzellschichte als dem verknöchernden Knorpel angehört. Diese Erscheinung kann nur auf Eine Weise gedeutet werden, nämlich dahin, dass aus der Zellenschichte die innersten Parthieen durch Abscheidung einer Intercellularsubstanz in die Claviculaaranlage eintreten. Diese Intercellularsubstanz tritt in Zusammenhang mit der schon früher gebildeten, verkalkt und verknöchert endlich. So wächst die Anlage der Clavicula in die Dicke.

Es ist wohl zu beachten, dass diese Zunahme nicht auf einem Vorgange beruht, der sofort Knochengewebe entstehen lässt, sondern dass die zwischen den peripherischen Zellen entstehende Intercellularsubstanz anfangs homogen ist, und Kalkkrümeln ablagert, und erst nachher von Canälchen durchsetzt und in Kno-

chensubstanz umgewandelt wird. Dadurch unterscheidet sich der Vorgang von jenem der Bildung von Deckknochen zu Grunde liegenden, wie ich ihn in meinem Aufsatze über die Bildung der Knochensubstanz beschrieben. In ihrer allgemeinen Erscheinung sind beide Vorgänge einander sehr ähnlich, und es ist nicht in Abrede zu stellen, dass die peripherische Vergrösserung der Anlage des Mittelstücks der Clavicula eine Eigenthümlichkeit ist, die allen anderen knorpelig angelegten Knochen abgeht, denn bei diesen ist das peripherische Dickewachsthum des Knorpels beendet, sobald einmal dessen provisorische Verkalkung begonnen hat. Das Vorgetragene betrifft die Clavicula eines Embryo von 20 Mm. Länge.

Bei einem wenig älteren Embryo ist die peripherische Zellenschichte etwas schärfer von dem bereits ossificirten Mittelstücke geschieden. Einzelne ihrer Zellen ragen in die Knochensubstanz ein, und die in letzterer befindlichen Höhlen stehen durch Ausläufer mit den Vertiefungen, in welchen jene Zellen liegen, in Zusammenhang. Ich kann dies Verhalten nur so deuten, dass hier die Zellschichte zur Osteoblastschichte geworden ist. Während vorher von den Zellen eine homogene Intercellularsubstanz abgesondert wurde, die einzelne Zellen umschloss, und sie eine Zeit lang als Knorpelzellen erscheinen liess, während diese erst nach erfolgter Ablagerung von Kalksalzen in der sie umgebenden Intercellularsubstanz, dann nach Einschmelzen des Kalkes und Bildung von Canälchen zu Knochenzellen wurden, gehen jetzt die Zellen der peripherischen Schichte ohne jenes Uebergangsstadium in Knochenzellen über, indem sie gleich von vorne herein eine von feinen Canälchen durchsetzte sclerosirte Intercellularsubstanz abscheiden.

Dieser Vorgang findet von dem Mittelstück der knorpeligen Clavicula aus allmählich über die ganze Länge derselben statt, so dass nur die beiden Enden frei bleiben. Man findet so von aussen nach innen die Osteoblastschichte, dann eine von dieser gebildete Lage von Knochengewebe, worauf solches folgt, welches durch unmittelbare Umwandlung von Knorpel hervorging. Von dem Embryo von 37 Mm. Länge gibt Fig. 8 eine Darstellung dieses Verhaltens auf einem Längsschnitte. Bei c ist Knorpel mit sclerosirter Intercellularsubstanz; dieser geht continuirlich in Knochengewebe (k) über. Zwischen dem Knorpel im innern und dem nach der umgebenden Zellschichte hin gebildeten, oder sich bildenden Knochengewebe ist keine Grenze. Man bemerkt hier verschiedene Stadien der Bildung von Knochenzellen aus Knorpelzellen. Nach aussen liegt die Osteoblastschichte (o), die ihren Antheil an der Bildung der peripherischen Knochenschichte dadurch beurkundet, dass einzelne Zellen in die Intercellularsubstanz der Knochenschichte einragen. Am Rande der letztern bemerkt man an einer Stelle (o') eine mehrfach eingebuchtete Vertiefung, von der feine Canäle zu den nächsten Knochenhöhlen

verlaufen. Es ist dies eine sich bildende Knochenhöhle, von der die Zelle mit den benachbarten Osteoblasten sich abgelöst hat.

Ausser der dem Knorpel unmittelbar angelagerten und mit ihm bei seiner Ossification verschmelzenden Knochenschichte lässt das Lager der Osteoblasten noch neue Ablagerungen erfolgen, die jedoch nicht gleichmässig sind, sondern eine Seite des Knorpels freilassen. An dieser Seite ist nur eine ganz dünne Knochenlage vorhanden, während die übrigen von dickern Knochenlagen umschlossen sind. Auf dem in Fig. 5 gegebenen Längsdurchschnitte ist bei o, o. eine ganz dünne von Osteoblasten gebildete Knochenlage vorhanden, während bei k eine starke Knochenmasse angelagert ist. Die Beziehung dieser Knochenmasse zu dem aus Knorpel hervorgegangenen Gewebe gibt das nahe von der Mitte genommene Querschnittsbild Fig. 7 zu verstehen. Der aus Knorpel hervorgegangene Theil (c) wird bis auf eine schmale Seite von Knochenmasse (k) umschlossen, die nicht knorpelig vorgebildet war. Obgleich der unmittelbar aus Knorpel gebildete Knochen (c) überall Knochenkörperchen mit Ausläufern erkennen lässt, die nur etwas grösser sind, als die des periostalen Knochengewebes, so sind doch die beiden Gebilde bei schwacher Vergrösserung deutlich von einander unterscheidbar, indem das aus Knorpel entstandene Gewebe durch etwas dunklere Färbung von dem andern sich absetzt.

Von der den Clavicularknorpel umschliessenden Knochenschichte aus erheben sich allmählich Leisten, die wieder mit ähnlichen Vorsprüngen sich versehen und mit ihren freien Kanten gegen einander wachsend Haversische Markräume zu umschliessen beginnen.[1]

Durch die Fortsetzung dieses Processes, der ganz mit dem vom Dickewachsthum der Röhrenknochen bekannten übereinkommt, nimmt der Umfang der Clavicula allmählich in demselben Verhältnisse zu, als der an den Enden weiterwachsende Knorpel die Länge des Knochens vergrössert. Die schon anfänglich eingeleitete ungleiche Vertheilung der Knochenmasse um den Clavicularknorpel wächst auch später noch fort, so dass der Knorpel, resp. die aus ihm hervorgegangenen Theile, immer eine excentrische Lagerung einnehmen. Zwischen Mitte und Ende der Clavicula gefertigte Querschnitte (von einem Embryo von 85 Mm. Länge) lassen in der einen Hälfte die Lumina einer Anzahl weiterer und engerer Markräume erkennen, welche den Maschen eines Netzes von Knochensubstanz entsprechen, während die andere Hälfte des Querschnittes den von einer dünnen Knochenschichte umgebenen Knorpel und den in ihm entstandenen weiten Markraum unterscheiden lässt. Eine ähnliche excentrische Lagerung nimmt bekanntlich auch der primordiale Knorpel bei Röhrenknochen ein, so dass also auch darin für die Clavicula sich Anschlüsse bieten.

Das Nähere der Vorgänge, die bei der Bildung des um den Knorpel gelagerten Knochengewebes betheiligt sind, kann ich nur nach der von mir früher bei anderen Knochen gegebenen Auffassung deuten*).

*) Meine Beobachtungen hinsichtlich der Knochensubstanzbildung sind bei der Clavicula folgende. Eine Zellenschichte, zur Unterscheidung von anderen ähnlichen, aber in Beziehung zur Bildung der Knochensubstanz indifferent sich verhaltenden Elementartheilen von mir als Osteoblastschichte bezeichnet, hat auch hier die wichtigste Function. Man findet sie als einen alle Knochenvorsprünge überziehenden und auch die canalartigen Räume auskleidenden Beleg, dessen Theile eine sehr verschiedene Form besitzen. Sie sind rundlich, oval, ja selbst cylinderförmig. Auch jene grossen mehrkernigen Protoplasmakörper, die aus dem Knochenmarke seit längerer Zeit bekannt sind, habe ich nicht selten in dieser Schicht aufgefunden.

Wenn die Oberfläche der Knochensubstanz auf dem Querschnittsbilde eine gerade, oder doch nicht unregelmässig gestaltete Linie bildet und die Osteoblastschichte dieser unmittelbar anliegt, so sind die Beziehungen beider Theile nicht leicht misszuverstehen. Indem hie und da ein Osteoblast aus seiner Linie gerückt und in die Knochensubstanz eingetreten, und andere schon fast ganz von der Knochensubstanz umschlossen werden, so muss man bei Vergleichung dieser verschiedenen Zustände zu dem Schlusse kommen, dass die Osteoblasten zu Knochenkörperchen werden, und dass die Knochensubstanz, die nirgends unmittelbar in das Protoplasma der Zellen selbst übergeht, eine ausserhalb dieser liegende und von dieser secernirte ist.

Etwas schwieriger ist das Verhältniss, wenn die Grenzlinie der Knochensubstanz uneben erscheint. Zuweilen sieht man die Zacken und Fortsätze der mannichfaltigsten Art vorstehen, manche erscheinen als ganz dünne Lamellen. Einzelne dieser Vorsprünge stellen sich mit Sicherheit als Sharpey'sche Fasern heraus. Bei entfernter Osteoblastschichte hängt an oder zwischen diesen Fasern und Zacken hin und wieder eine fein moleculäre Substanz oder auch einzelne Kerne.

Das kann dann der Vorstellung Raum geben, dass hier ein besonderes intermediäres Gewebe vorhanden sei. Wenn man auf recht dünnen Schnitten diese zackigen Vorsprünge genauer beobachtet, so sieht man sie unmittelbar in die homogene knöcherne Intercellularsubstanz übergehen. Die Beachtung der feinkörnigen Substanz, die man zwischen oder an den Zacken sieht, lässt sie in sehr verschiedenen Form- und Massezuständen finden, und gar nicht selten erkennt man auch einen Kern völlig oder zum Theil von jener Substanz umhüllt. In andern Fällen sieht man dann wieder eine unversehrte Zelle zwischen den erwähnten Fortsätzen der Intercellularsubstanz sitzen. Vergleicht man diese Verhältnisse unter einander, so wird man in jenen feinkörnigen Substanzfetzen nur Theile der Osteoblasten finden können, die beim Abheben der Zellschichte an dem zackigen Knochenrande hängen blieben, und so eine eigenthümliche Lage vortäuschen. An anderen Stellen, wo die Osteoblastschichte in unmittelbarem Zusammenhange mit der Knochenschichte sich vorfindet, gibt sich zuweilen eine Ansicht, welche die erwähnte Beschaffenheit der Knochensubstanzoberfläche aufzuklären geeignet ist. Es trifft sich nämlich nicht selten, dass eine in einer Reihe stehende grosse Anzahl von Osteoblasten in die Knochenschichte sich einzusenken im Begriffe steht; die Zellen ragen mit mehrfachen Fortsätzen in Hohlräume der Knochensubstanz ein, so dass der Rand der letzteren nach Entfernung der Zellen ein ganz unregelmässig gezacktes Aussehen bietet, und ganz so wie in dem vorhin beschriebenen Falle sich darstellt. — Die Weichheit dieser membranlosen Zellgebilde, im Gegensatze zu ihrer durch die Untersuchung der Knochen nothwendig werdenden Behandlung mittels „Reagentien" oder Messern, lässt es gewiss nicht

Fasst man die bei der Entwickelung der menschlichen Clavicula sich bietenden Erscheinungen zusammen, so lässt sich Folgendes aufstellen. An einer der ganzen Clavicula zukommenden knorpeligen Anlage ossificirt der mittelste Theil sehr frühzeitig, und zwar ohne Auflösung des Knorpels. Es vergrössert sich dieses Mittelstück zugleich nach der Dicke, indem von der es umgebenden Zellenschichte ein Theil vorübergehend in Knorpelzellen und dann in Knochenzellen umgewandelt wird. Später findet ein directer Uebergang jener Zellen in Knochenzellen statt. Der nach beiden Enden auswachsende Knorpel bedingt das Längewachsthum des Knochens. Es tritt dieser Knorpel nicht als etwas neues zum knöchernen Mittelstücke. Gegen letzteres hin erleidet er gleichfalls directe Verknöcherung, ebenso ossificirt seine Oberfläche bis nahe an die Endflächen. Der Clavicularknorpel und das aus ihm entstandene Knochengewebe bleibt längere Zeit hindurch in der ganzen Länge der Clavicula von der um ihn gebildeten Periostknochenschichte unterscheidbar. Im Knorpel bilden sich Hohlräume, die durch das Mittelstück von einander getrennt bleiben. Das Dickewachsthum der Clavicula kommt durch periostale Knochenschichten zu Stande, die ähnlich wie bei den Röhrenknochen sich anlagern, allmählich Canäle umschliessen und Haversische Lamellensysteme bilden.

Vergleicht man diesen Gang der Entwickelung mit jenem der sogenannten Deckknochen, so ist nur der Umstand mit jenem übereinstimmend, dass sehr rasch Knochengewebe entsteht, und dass dieses nicht aus provisorischem Knorpel sich bildet. Der Knorpel der Clavicula wandelt sich direct in Knochen um. Es ist also darin der Knorpel der Clavicula von jenem der Röhrenknochen verschieden, und kann nicht morphologisch, wohl aber physiologisch dem osteogenen Gewebe, in welchem die Deckknochen entstehen, gleichgesetzt werden. Dass in der Clavicula die Zellen des Mittelstückes anfänglich von einander abgeschlossen sind, und nicht durch Canälchen in der Intercellularsubstanz mit einander zusammenhängen, bildet einen wesentlichen Unterschied von dem Gewebe der Deckknochen, bei denen die Intercellularsubstanz bei ihrem Auftreten von Canälchen durchsetzt ist.

Diesen Unterschieden gegenüber findet sich eine Erscheinung, welche die erste Entwickelung des Mittelstückes an die Bildungsweise der Deckknochen sich anreihen lässt. Es ist die directe Ossification des Gewebes, welches das Mittelstück umgibt. Man kann zwar diese Bildung von Knochengewebe auf periostale Verknöcherung deuten, wie sie den Röhrenknochen zukommt, und auch der Clavicula nicht fehlt, allein

---

absonderlich erscheinen, wenn man an ihrer Stelle häufig nur Trümmer antrifft. Ich kann daher der von Waldeyer (Med. Centralblatt. 1865. Nr. 8.) gegebenen Deutung der von demselben gleichfalls erkannten Osteoblastschichte als einer erst in ein bindegewebiges Stratum einschmelzenden und aus dem Protoplasma unmittelbar die Grundsubstanz des Knochens hervorgehen lassenden Lage, nicht beistimmen, und muss alles früher von mir angegebene dagegen aufrecht erhalten.

ich sehe in dem Umstand, dass dieses Knochengewebe sich ohne Abgrenzung dem vorher aus Knorpel entstandenen Knochengewebe des Mittelstücks anschliesst, einen Grund gegen die völlige Identität beider Erscheinungen. Indem das primordiale Mittelstück bereits ganz oder doch zum grossen Theile ossificirt ist, wenn jener Uebertritt des umgebenden Gewebes in Knochensubstanz erfolgt, liegt das Verhältniss etwas anders als bei den Röhrenknochen, bei denen das gegensätzliche Verhalten zwischen Knorpel nebst seinen Derivaten, und dem um diesen gebildeten Knochengewebe für die entsprechend gleichzeitigen Stadien sich aufrecht erhält.

Die histiologische Complication der Entwickelung des Schlüsselbeines verbietet den Anschluss an die Bildung der Deckknochen ebenso, wie die völlige Gleichstellung mit jener der andern knorpelig präformirten Knochen, wenn auch die Totalerscheinung die Anreihung an letztere nahe legt. Es muss daher für die Clavicula ein eigener Entwickelungsmodus statuirt werden, der durch unmittelbaren Uebergang des Mittelstücks der knorpeligen Anlage in Knochengewebe sich ausspricht. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung in dem Zustande der Clavicula in den unteren Abtheilungen der Wirbelthiere; sie entsteht da nicht blos sogleich als knöcherner Skelettheil, sondern sie ist wirklich ein Deckknochen, indem sie als knöcherner Beleg eines Knorpels erscheint. Sie unterscheidet sich aber von den Deckknochen der Säugethiere, dass sie nicht blos ihre Beziehung zu dem Knorpel, an dem sie ursprünglich auftritt, verloren, sondern sich eine eigne Knorpelanlage schafft. Dadurch entfernt sie sich viel weiter von ihrem Ausgangspuncte als Stirn- und Scheitelbein, die bei Menschen zwar die knorpelige Unterlage verloren haben, aber wie ihre Homologa, in den unteren Wirbelthierabtheilungen am Dache des Primordialcranium, aus sogleich ossificirendem Gewebe ihre Entstehung nehmen.

Die bisher nur als eine Ausnahme sich darstellende Knorpelverknöcherung der Geweihe der Cerviden erscheint durch das Vorbemerkte in einem anderen Lichte. Wie die Knorpelverknöcherung der Clavicula den Knorpel nicht als ein blos provisorisches nach der Bildung des periostalen Knochens der Auflösung anheim fallendes Gewebe darstellt, sondern ihn als die Anlage eines definitiven Gewebes erscheinen lässt, so ist auch der Geweihknorpel durch seinen Ausgang von dem provisorischen Skeletknorpel verschieden*). Die Eigenthümlichkeit, dass an einem

*) Insofern man das Hinzutreten von Knorpel zu einem Deckknochen in's Auge fasst, kommt dadurch ein ähnliches Verhalten zum Vorschein, wie es bei der Clavicula nach der Angabe von Bruch sein solle. Auf diese Analogie hat bereits H. Müller hingewiesen. (Würzb. naturw. Zeitsch. IV.) —

An den Stirnzapfen der Rinder habe ich eine ganz ähnliche Knorpelverknöcherung, wie sie beim Geweihe bekannt ist, kennen gelernt. Der Stirnzapfen wächst in die Höhe durch die Ossification eines schmalen Knorpelstreifs, der in demselben Grade, wie er an einer Seite in die

nicht knorpelig präformirten Knochen wie das Stirnbein es ist, ein knorpeliger Auswuchs entsteht, verliert ihren exceptionellen Charakter, sobald man in Anschlag bringt, dass hier, wie bei der Anlage des Stirnbeines selbst, ein direct in Knochen sich umwandelndes Gewebe vorliegt. Man kann demnach sowohl in Beziehung auf den Clavicularknorpel als auf jenen des Stirnbeinfortsatzes der Wiederkäuer, die directe Knorpelverknöcherung der sogenannten secundären Knochenbildung gleichwerthig halten. Sie zeigt sich am Schlüsselbeine, das in seinen niederen Zuständen ein Deckknochen ist, und sie tritt an den Geweihen auf, welche als Auswüchse eines constanten „Deckknochen" des Stirnbeins erscheinen.

Die auf diesem Wege nachgewiesene Beziehung der Clavicula zu „Deckknochen" besteht also in einem ganz anderen Sinne, als Bruch es gewollt hat. Sie hindert auch nicht, dass man in ihr einen Skelettheil erkennt, der aus der ihm ursprünglich (bei den niederen Wirbelthieren) eigenen Weise der Entwickelung und des Wachsthums herausgetreten ist und an die knorpelig präformirten und auch durch Knorpel in die Länge wachsenden Theile sich angereiht hat. In wiefern diese Anreihung noch keine vollständige Einreihung ist, wurde bereits ausführlich besprochen.

Hinsichtlich der rudimentären Bildungen der Clavicula, wie sie z. B. bei Nagern und Carnivoren vorkommen, will ich nur hervorheben, dass dieselben meist nur aus dem mehr oder minder ausgebildeten mittleren Theile bestehen, so dass der zuerst als Knochen sich bildende Abschnitt sich länger erhält als die Endtheile. Dadurch ist ein Unterschied von den Röhrenknochen gegeben, bei denen im Falle einer Verkümmerung gerade das Mittelstück schwindet, während ein Ende oder auch beide erhalten bleiben. —

Mit der Clavicula erscheint immer ein diese mit dem Sternum verbindender Apparat, das Episternum. Dieses ist aber in so ferne selbständig, als sein Ausbildungsgrad nicht von jenem der Clavicula abhängt. Bei mächtiger Clavicula kann es unansehnlich entfaltet sein, sowie es auch bei rudimentärem Schlüsselbeine

---

Verknöcherung eingezogen wird, an der anderen Seite fortwuchert, die in diesem Knorpelstreif sich bildenden Knochenbälkchen stehen mit dem Frontale in unmittelbarem Zusammenhang. Die Knorpelzellen werden unmittelbar nachdem eine Kalkablagerung in der intercellulären Substanz stattgefunden hat, zu Knochenzellen. Eine spätere Auflösung des aus Knorpel hervorgegangenen Knochengewebes hat nicht anders statt, als in jedem andern Säugethierknochen, in welchem Markcanäle das gebildete Knochengewebe wieder auflösen und neue Haversische Systeme absetzen. Ausführliche Mittheilungen müssen auf einen andern Ort verspart werden. Aus der Thatsache einer Verbreitung der directen Knorpelverknöcherung geht mit Bestimmtheit hervor, dass die entsprechenden Eigenthümlichkeiten im Vorgange der Geweihverknöcherung nicht aus der Raschheit des Wachsthums und der bedeutenden Ausdehnung dieses Gebildes erklärt werden dürfen. Man wird aber auch von daher auf die Beziehung zu den Deckknochen verwiesen.

vollkommen entwickelt vorkommen kann. Auf ein Episternum zu deutende Theile finden sich selbst mit dem gänzlichen Mangel der Clavicula gepaart*).

Als diejenige Form, in der das Episternum bei den Säugethieren dem Volume nach am meisten entwickelt ist, muss die bei den Monotremen bekannte bezeichnet werden. Es besteht hier aus einem breiten, dem Vorderrande des Sternum aufsitzenden Mittelstücke, das continuirlich in zwei horizontale Seitenäste ausläuft. Auf diesen ruhen in ihrer ganzen Länge die Claviculae, welche gegen das Episternum an Umfang und damit auch an Bedeutung zurücktreten.

In der bei Ornithorhynchus früher, bei Echidna später auftretenden Verschmelzung der Clavicula mit dem Queraste des Episternum drückt sich wieder eine engere Beziehung beider Theile zu einander aus. Unter den Beutelthieren fand ich das Episternum am meisten an die bei den Monotremen gegebene Form im Anschlusse bei Didelphys und Dasyurus. Bei drei verschiedenen Arten von Beutelratten ist von dem bogig gerundeten Manubrium sterni ein breit aufsitzendes, nach vorne sich verschmälerndes Knorpelstück, welches in zwei seitliche, kolbig verdickte Anhänge auslief. Letztere waren an ihrer hinteren Fläche mit dem episternalen Ende des Schlüsselbeines durch ein Band in Zusammenhang. Die seitlichen Queräste trifft man in gewöhnlicher Lagerung nach hinten gerichtet, so dass sie mit ihrem abgerundeten Ende gegen die Basis des Episternum sahen. Beim ersten Anblicke schienen die Claviculae sich vor dem Manubrium sterni zu befestigen. Erst nach Trennung einiger Ligamente vermag man die Claviculae aus dieser Lage zu entfernen, und man kann dann die sie tragenden Knorpelstücke des Episternum in eine zum Mittelstücke senkrechte Stellung bringen, sie so als Queräste desselben sich darstellen. Das Mittelstück hängt mit den beiden seitlichen unmittelbar zusammen. Bei jungen Thieren, die meiner ersten Untersuchung zu Grunde lagen, war das ganze Episternum aus gleichartigem Knorpel gebildet. Ausgewachsene Didelphys-Exemplare zeigten nur noch die seitlichen Stücke knorpelig, das mittlere Stück dagegen ossificirt und mit dem Sternum verwachsen, wie ich es bereits in meiner früheren Mittheilung vermuthet hatte. Im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie Didelphys stellt Dasyurus Maugei dar (Vergl. Taf. II. Fig. 6.). Das nach vorne schlank auslaufende Mittelstück (m) ist mit dem Sternum verschmolzen und geht vorn in zwei knorpelige Seitenstücke (l) über, die an ihrem Vorderrande sanft ausgeschweift sind. An der Innenfläche ist das Schlüsselbein (c l) befestigt. Verschieden von D. Maugei verhält sich Dasyurus ursinus. An dem Skelete eines erwachsenen Thieres (des Leydener Museum) fand ich vor dem wenig verbreiterten

*) Den Nachweis episternaler Skelettheile in allen Abtheilungen der mit Schlüsselbeinen versehenen Säugethiere habe ich zuerst in einem Artikel der Jenaischen Zeitschrift. I. S. 176 gegeben.

Vorderstücke des Brustbeins ein ansehnliches Knochenstück, das in zwei Queräste auslief. Dieselben waren weder vom Mittelstücke abgesetzt, noch von abgeplatteter Form, und verbanden sich auch an ihren Enden mit der Clavicula. Ob die Andauer des knorpeligen Zustandes hier zu einer weiteren Selbständigkeit des Episternum, etwa zu einer Gelenkhöhlenbildung gegen das Sternum führte, war nicht zu ermitteln*).

Diese bei einzelnen Beutelthieren noch vorhandene Monotremenform des Episternum unterscheidet sich aber doch in einigen nicht unwesentlichen Puncten von dem Episternum der Echidna und des Ornithorhynchus. Erstlich hat das Mittelstück seine Selbständigkeit verloren, stellt im knöchernen Zustande keinen besonderen, dem Sternum angelenkten Knochen dar, sondern verwächst mit dem Sternum selbst. Zweitens legt sich die Clavicula nicht auf den Vorderrand der Queräste, sondern verbindet sich entweder mit der Rückfläche der Queräste (Didelphys, Dasyurus Maugei), oder mit dem Ende derselben (Dasyurus ursinus). Es stellen die Queräste somit vielmehr ein Verbindungsorgan der Clavicula, als einen Stützapparat derselben vor. Das Schlüsselbein prävalirt über das Episternum, und alle Verhältnisse sind weit entfernt, ein Aufgehen des Schlüsselbeines ins Episternum, wie es bei den Monotremen nahe genug liegt, als Folgezustand vorzustellen. Andere Beutelthiere besitzen das Episternum in noch grösserer Reduction. Bei Dendrolagus sind nur die beiden seitlichen Knorpel vorhanden, zwischen Sternum und Clavicula eingeschoben; bei Halmaturus fehlen diese Zwischenknorpel gleichfalls nicht. Untersuchungen an Embryen dieser Thiere werden nachweisen können, ob diese Knorpel mit einem gleichfalls knorpeligen Mittelstücke in Zusammenhang stehen, welches sich, ähnlich wie bei Didelphys, später mit dem Sternum verbindet.

Unter den Edentaten finden sich bei Dasypus die ausser bei Monotremen bis jüngst einzig bekannt gewordenen Episternal-Bildungen, und zwar in zwei verschiedenen Formen vorhanden. In der einen befindet sich vor dem sehr breiten vordersten Sternalstücke (Manubrium sterni) ein durch einen vorderen Einschnitt getheiltes Knochenstück, von dem aus ein Band jederseits zum Episternalrande eines Schlüsselbeins geht. So bei Dasypus novemcinctus nach Luschka**). Im anderen Falle sind dem breiten Manubrium sterni zwei von einander getrennte Knochenstücke verbunden, von denen jedes wiederum durch ein Band mit der

*) Bei der angegebenen Formverschiedenheit der Episternalbildungen zweier Arten derselben Gattung ist in Anschlag zu bringen, dass die eine (bei Das. Maugei) an einem frischen Präparate untersucht wurde, die andere an einem trockenen Skelete gefunden.

**) Zeitschr. f. wiss. Zoologie IV. S. 36.

Clavicula zusammenhängt. Das wurde von Cuvier*) bei Das. sexcinctus gezeigt. Bei Priodontes gigas sind nach Luschka**) zwei mit dem Manubrium sterni continuirliche ½ Zoll lange rundliche Höcker vorhanden, welche zur Verbindung mit den Schlüsselbeinen bestimmt sind und nach Form und Lage mit den Episternalknochen von Dasypus sexcinctus ganz und gar übereinstimmen. Es wird sich hier um die Frage handeln, welchen Theilen des typischen Episternum diese Bildungen der Gürtelthiere entsprechen mögen, speciell, ob wir in den Knochenstücken die paarigen oder unpaaren Elemente des Episternum zu erkennen haben. Bei genauer Würdigung des Verhaltens möchte es scheinen, als ob die dem Sternum angefügten Knochenstücke dem unpaaren Mittelstücke der typischen Form entsprächen, die Ligamente dagegen den paarigen Seitentheilen, so dass bei D. novemcinctus eine unvollständige, nur durch einen Einschnitt angedeutete, bei D. sexcinctus und bei Priodontes gigas eine vollständige Trennung des Mittelstücks vorläge, welches Stück bei letzterem, ganz ähnlich wie bei Marsupialien mit dem Brustbein verschmelze. Diese Ansicht erscheint mir durch das bis jetzt vorliegende Material noch nicht sicher begründbar; denn es ist noch nicht erwiesen, dass die in einem Falle dem Sternum ansitzenden, im andern Falle durch Bandmasse davon getrennten Theile wirklich homolog sind. Was dort Ligament ist, kann da durch ein solides Skeletstück vertreten sein und umgekehrt. Indem das bei den Monotremen vorhandene Verhältniss des Episternum sich auflöst, kann durch das Auftreten von Ossificationen näher oder entfernter vom Brustbein eine Nachbildung bald des paarigen, bald des unpaaren Abschnittes gegeben sein, und mit demselben Rechte, mit dem man durch Beachtung der Zwischenform die paarigen Stücke auf das unpaare, dem Brustbeine angefügte, bezieht, wird man gewiss auch das unpaare auf die paarigen beziehen dürfen. Deshalb möchte die Entscheidung darüber, ob man bei Gürtelthieren die dem Sternum unmittelbar aufsitzenden Stücke als Reste des Mittelstückes des Episternum, oder als mehr oder minder mit einander verschmolzene Seitenstücke anzusehen habe, bis zur gewonnenen Uebersicht über eine grössere Reihe vorbehalten bleiben. Uebrigens finden sich selbst unter den Edentaten noch vollständige Episternalbildungen. So ist beim zweizehigen Faulthiere, wie ich an einem Skelete der Giessener Sammlung sehe, auf dem breiten manubrium sterni das knorpelige Mittelstück eines Episternum befestigt, welches in zwei seitliche, gleichfalls knorpelige Queräste sich fortsetzt, deren Enden die Claviculae tragen (Vergl. Taf. II. Fig. 8.). Es erinnert diese Form an jene von jungen Didelphys, wie von Dasyurus ursinus beschriebenen.

*) Recherches sur les Ossemens fossiles. Quatr. Edit. VIII. 1. S. 252.

**) Die Halsrippen und die Ossa suprasternalia des Menschen. Denkschriften der math. naturwiss. Classe der K. Akademie der Wiss. zu Wien. Bd. XVI.

In weiterem Grade variable Verhältnisse bieten die Episternalbildungen der Nagethiere. Sie lassen sich in zwei Abtheilungen sondern. In der einen Abtheilung trifft man das Mittelstück des Episternum und die beiden seitlichen an, aber letztere von ersterem getrennt, und auch von der Spitze ab weiter nach rückwärts entfernt. Das Mittelstück ist schmal, lanzettförmig; das vorderste Stück des Sternum, auf dem es ansitzt, ist nicht durch Breite ausgezeichnet. Wie das Mittelstück mehr mit dem Brustbein, so sind die seitlichen Stücke mehr mit den Claviculae in Verbindung. Durch eine histiologische Differenzirung gibt sich die Grenze zwischen beiderlei Theilen genugsam zu erkennen. Coelogenys, Cavia und Dasyprocta bieten diese Einrichtungen, worüber ich ausführlicheres bereits früher mitgetheilt. Ein zweiter Formzustand des Episternalapparates wird dadurch repräsentirt, dass ein Mittelstück gänzlich fehlt, wobei das Manubrium sterni ansehnlich verbreitert ist. Die seitlichen Stücke sind in verschiedenem Ausbildungsgrade vorhanden. Darnach können wieder zwei, aber nur graduell verschiedene Unterabtheilungen aufgestellt werden. In der ersten treffen wir ausgebildete paarige Episternalia aus Knorpel bestehend und in Articulation mit dem Episternalende der Clavicula, oder letzterem durch Bandmasse verbunden. Das Episternale kann entweder hyalinknorpelig bleiben, oder es verkalkt, oder es verknöchert. Repräsentanten bietet hiefür die Familie der Murinen*), wie der Sciurinen (Sciurus, Arctomys). Auch bei Cercolabes habe ich solche Episternalien gefunden (Taf. II. Fig. 9.). In der zweiten Unterabtheilung bildet das Episternale einen bandartig von der Clavicula zum Sternum verlaufenden Streif, der einen Knorpel umschliessen kann, und dann von ansehnlicher Länge ist (Lepus), oder nur ein kurzes knorpeliges Verbindungsstück vorstellt (Dipus).

Analoge Differenzirungsstadien bieten die Insectivoren, wobei ich wiederum hinsichtlich der ausführlichen Beschreibung auf meinen früheren Artikel verweise. Bei den Spitzmäusen sind im Grunde dieselben Verhältnisse wie bei der Gattung Mus gegeben, indem auch hier ein häufig einen Knochenkern enthaltendes, längeres Episternale mit dem Schlüsselbein verbunden ist. Eine Gelenkhöhle habe ich zwischen beiden Theilen nicht gesehen. Kürzer ist das Episternale bei Erinaceus, und auch hier vertritt eine histiologische Differenzirung die Stelle einer Gelenkbildung. Beim Maulwurf ist ein vorderes Mittelstück vorhanden, als ein knorpeliger Ansatz des Manubrium sterni, an dessen Seiten die paarigen, aus Knorpel bestehenden Episternalstücke ansitzen. Letztere verbinden sich zum Theil unmit-

*) Bereits Vicq d'Azyr kannte das Episternum der Ratte, welches er jedoch als einen Theil der Clavicula ansieht. Oeuvres de Vicq-d'Azyr publ. par Moreau (de la Sarthe). Paris 1805. T. V. S. 353.

telbar mit der Clavicula, zum Theil sind sie durch eine Gelenkhöhle davon getrennt.

Die Carnivoren besitzen im Zusammenhange mit den verkümmerten Schlüsselbeinen auch nur rudimentäre Episternalia, und zwar, soweit bis jetzt bekannt, nur die seitlichen Stücke, die als Ligamente von den Claviculae ausgehen. Wo eine Clavicula gänzlich fehlt, wie bei den Bären, bei Nasua, Procyon u. s. w., fehlen auch die Reste des Episternum. Wenn dagegen bei den Pinnipediern mit dem Mangel der Claviculae und des paarigen Episternale ein unpaares Mittelstück fortbesteht und mit dem Sternum sich verbindet, so hat dieses Verhalten an sich nichts auffälliges, da es aus einer Trennung des Episternum, wie sie z. B. bei den Subungulata unter den Nagern besteht, leicht erklärt werden kann.

Dass mit dem zunehmenden Werthe der Clavicula als Befestigungsglied der Schulter die Bedeutung des Episternum abnehmen kann, zeigen die bezüglichen Einrichtungen bei den fliegenden Säugethieren. Der starke Clavicula stützt sich bei den Chiropteren vorn unmittelbar an das breite Manubrium sterni. Von dem inneren und unteren Theile des Sternalendes des Schlüsselbeines entspringt jedoch ein conisches Band, welches zum Sternum sich begibt und einen Theil der Endfläche der Clavicula von dem Sternoclaviculargelenke ausschliesst. Die Beziehungen dieses Ligamentes zum Schlüsselbein zeigen, dass es sich hier um ein rudimentäres Episternum handelt, und wir brauchen uns nur das genannte Gebilde in ansehnlicherem Volumen und aus Knorpel gebildet vorzustellen, um dieselben Verhältnisse zu erhalten, wie bei den Insectivoren oder den Affen.

Bei den Affen verhält sich das Episternalrudiment wie beim Menschen, wo ich als solches den bekannten Zwischenknorpel des Sternoclaviculargelenkes gedeutet habe. Beim Menschen wie bei Affen ist auch im specielleren Verhalten eine grosse Uebereinstimmung. Bei Cercopithecus (C. cynosurus u. ruber) wie bei Inuus (I. cynomolgus) entspringt dieser Episternalknorpel vom oberen hinteren Theile der Endfläche der Clavicula, legt sich dann ventralwärts verschmälert zwischen Clavicula und Sternum, und inserirt sich mittels Bindegewebe an der Seite des Manubrium sterni. Ganz ähnlich ist es beim Menschen. Auch da ist der Zwischenknorpel bekanntlich kein blos in die Gelenkkapsel eingeschobenes, nur mit dieser verbundenes Stück, wie der Knorpel im Unterkiefergelenk, sondern er geht oben von der Endfläche der Clavicula selbst aus, und befestigt sich unten am Sternum*).

*) Indem nachgewiesen ist, dass die „Menisci" des Sternoclaviculargelenkes des Menschen wahre Episternalbildungen sind, die ganz in die Reihe der bei allen Säugethieren mit Schlüsselbeinen vorkommenden paarigen Episternalstücke sich fügen, ist es auch zweifellos, dass dem Menschen in den „ossa suprasternalia" nicht blos hin und wieder Andeutungen eines Episternum zukommen. Als solche hatte Luschka die von Breschet (Annales des sc. nat. 1838) als sternale

Dadurch wird die bei Nagern, Insectenfressern u. a. freie Lateralfläche des Episternalknorpels zu einer gegen die Clavicula gerichteten Gelenkfläche, sowie die mediale Seite sich in die gegen das Sternum gewendete Gelenkfläche umwandelt. Um das Episternum der Quadrumanen wie des Menschen in die Lagerungsverhältnisse zu versetzen, die es bei andern Säugethieren einnimmt, ist es nöthig, die Gelenkkapsel zu öffnen und unter Erhaltung der ansehnlichen Verbindung des Knorpels mit dem Schlüsselbeine und mit dem Sternum das erstere vom letzteren abzuziehen. Es ist somit ein ganz ähnliches Verhalten wie bei den Beutelthieren (vergl. oben S. 18.), denen die Episternalbildung der Affen und der Menschen dadurch viel näher kommt, als den übrigen Säugethieren.

Aus dem Vorgetragenen dürfte klar hervorgehen, dass dem Schlüsselbeine der Säugethiere unmittelbare Beziehungen zum Brustbeine fremd sind, indem zwischen beide Theile immer andere eingeschaltet sich finden, die wir mit Hinblick auf ihre grosse Selbständigkeit in niederen Zuständen als einen eigenartigen Abschnitt des Skeletes aufzufassen berechtigt sind. Es zeigt sich uns aber im Verfolge der Entwickelungsreihe, dass diese anfänglich selbständigen Theile, unter Modificationen ihrer Gestaltung ihren selbständigen Charakter aufgeben und in andere, ihnen ursprünglich fremde Skeletstücke übergehen. Ein Theil des Episternum wird so allmählich ins Sternum aufgenommen, ein anderer Theil, der paarige, geht engere Beziehungen zu den Schlüsselbeinen ein. Es ist so auch hier ein Beispiel gegeben, wie ein Skelettheil sich auflöst, und seine Theile in neuen Combinationen neue Einrichtungen begründen lässt. Wollte man aber aus dieser Erscheinung der Auflösung auf eine ursprüngliche Verschiedenheit des sich Trennenden schliessen, und daraus dem Episternum seinen Werth als besonderem Skelettheil absprechen, so hiesse dieses gänzlich die Beziehungen verkennen, welche zwischen niederen und höheren Organismen bestehen. Man könnte dann mit dem

---

Rudimente von Halsrippen gedeuteten Ossa suprasternalia angesehen. Um einzusehen, dass vor der Sternoclavicularverbindung nichts rippenartiges mehr zum Sternum tritt, bedurfte es nur der Kenntniss vergleichender anatomischer Thatsachen. Diese schliessen die Breschet'sche Deutung vollständig aus. Aber auch die von Luschka gegebene Erklärung der Ossa suprasternalia kann, wie ich schon früher bemerkte, nicht richtig sein, da eben das, was sie vorstellen sollen, beständig vorhanden ist. Es könnten also jene zuweilen vorkommenden Knöchelchen nur auf das unpaare, dem Menschen fehlende, oder doch nicht discret erscheinende Mittelstück des Episternum bezogen werden. Dies ist auch in einem mir früher entgangenen, vom letztgenannten Autor veröffentlichtem Falle (in den Wiener Denkschriften 1859), wenn auch nicht sicher begründet, doch wenigstens angedeutet. Der Verfasser hebt in seiner Beschreibung die Verbindung der Ossa suprasternalia mit dem „Zwischenknorpel" hervor. Wenn nun die Zwischenknorpel normale Theile des Episternum, und zwar die Seitentheile der primitiven Form vorstellen, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass die median von ihnen gelagerten Theile einem in zwei Hälften zerfallenen Mittelstücke entsprechen.

nämlichen Rechte die primitive Selbständigkeit des Tarsalskeletes in Abrede stellen, weil es bei den Vögeln in Tibia und Metatarsus aufgeht.

Aus den Anführungen, die ich bisher über das Episternum und seine Constanz beim Vorhandensein der Clavicula gegeben, wollte ich einen Theil der Verschiedenheit begründen, die ich zwischen Clavicula und Coracoïdeum aufstellte. Das Schlüsselbein erscheint damit als etwas Eigenartiges, nicht blos als ein vorderes Verbindungsstück der Scapula mit dem Sternum, wie das Coracoïd ein hinteres vorstellt. Ebenso tief ist jene Verschiedenheit auch in der Entwickelung begründet, wie sie oben bereits berührt ward. Wir wissen, dass die Clavicula der Säugethiere niemals mit dem Acromion*) durch eine gemeinsame Knorpelanlage vereinigt ist, sondern immer als selbständiger Skelettheil auftritt, während das Coracoïd nur ein Theil eines auf andere Weise sich entwickelnden, durch die Beziehung zum Humerus das Hauptschulterstück darstellenden Skelettheiles ist.

Vögel.

Der Schultergürtel der Vögel wird bekanntlich aus drei Knochenstücken zusammengesetzt. Das eine, an der hinteren Seitenfläche des Thorax parallel mit der Wirbelsäule gelagert, stellt die Scapula vor; das andere mit dem ersteren in der Pfanne des Schultergelenkes zusammenstossend, wird als hinteres Schlüsselbein oder Os coracoïdeum bezeichnet, und verbindet sich mit einer breiten Endkante mit einer Rinne des Vorderrandes am Sternum. Der dritte Knochen endlich ist in der Regel mit dem der anderen Seite zu Einem Stücke, der Furcula, verbunden und fügt sich mit seinem oberen Ende an einen besonderen kurzen Fortsatz der Scapula an. Mit seinem unteren Ende erreicht der Gabelknochen die Leiste des Brustbeins, oder steht durch Bandmasse mit ihr in Zusammenhang. Es wird dieser Knochen fast allgemein als vorderes Schlüsselbein angesehen. Diese Auffassung hat bekanntlich nicht zu allen Zeiten die Herrschaft gehabt, vielmehr hatte man seit Bélon die Clavicula vielfach in dem von der Scapula aus zum Sternum gelangenden starken Knochenstücke gesucht und die Furcula als einen neuen, den Säugethieren fehlenden Knochen betrachtet. Daher nahm man Anlass, ihn auch mit einem neuen Namen zu belegen. Bartholin**), Blumenbach***), Tiede-

*) Die eigenthümlichen Beziehungen der Clavicula bei den Tardigraden und den Gravigraden (Megatherium) sind secundärer Natur. Sie bilden überhaupt keine principielle Ausnahme. Das ganze Verhalten der Clavicula beschreibend aufzuführen, liegt ausserhalb des Planes dieser Arbeit.

**) Valentini, Amphitheatrum zootomicum. T. II. S. 13.

***) Handb. d. vergl. Anat. 1805. S. 89.

mann*), Nitzch**) und Andere, vertraten diese Anschauung, und selbst Cuvier***) folgt ihr, bis er später in der Furcula das Homologon der Clavicula findet und das vermeintliche Schlüsselbein für eine ausgebildete Form des Processus coracoïdes der Säugethierscapula erklärt. Geoffroy St. Hilaire†) pflichtete diesem bei. Meckel††) vertrat dann die gleiche Auffassung, und die Gründe, welche er sowohl als Cuvier†††) dafür anführen, sind so einleuchtend, dass ein Zweifel nicht gut mehr bestehen kann. So hat sich denn auch eine von Mayer α) aufgestellte Ansicht, der zufolge die Furcula dem Processus coracoïdes entspräche und das Coracoïd dem Schlüsselbein der Säugethiere, nicht haltbar erwiesen, und ist von Pfeiffer gründlich widerlegt worden. Ich verweise bezüglich des näheren auf des letztgenannten vortreffliche Dissertation β).

Als wichtigsten Theil der Vergleichungsbasis möchte ich aber die Entwickelung der bezüglichen Theile hervorheben, worauf zwar auch Pfeiffer, allein in einer nicht ganz ausreichenden Weise, Rücksicht genommen hat. Es sagt dieser Autor zur Bestärkung der Cuvier-Meckel'schen Deutung folgendes über die Entwickelung der einzelnen Knochen: „Es war schon lange bekannt, dass die Gabel sehr frühe schon verknöchert gefunden wird; Jacquemin fand beim Hühnchen schon am 13. Tage der Bebrütung die Verknöcherung dieses Knochens fast vollendet, während in dem Schulterblatte und dem hinteren Schlüsselbein eben erst ein Verknöcherungspunct sich bemerkbar machte. Nach Bruch's Beobachtungen ist die Furcula der Vögel ein secundärer Knochen, sie ist nicht, wie Rippen und Brustbein, knorpelig präformirt. Das hintere Schlüsselbein ist ursprünglich ein selbständiges Skeletstück, durch Naht von der Scapula getrennt. Dasselbe Verhalten bieten nun auch die Clavicula und der Proc. corac. der Säugethiere, und diese Uebereinstimmung bestimmt uns, trotz der dann nicht analogen Anordnung der Muskeln, den Gabelknochen dem Schlüsselbein der Säugethiere homolog zu deuten.“ Pfeiffer nimmt also im Schultergürtel drei ursprünglich getrennte Stücke an, und lässt das Coracoïd mit der Scapula erst später verschmelzen. Ich finde,

*) Anatomie u. Naturgesch. d. Vögel. 1810. S. 221.

**) Osteografische Beiträge zur Naturgesch. d. Vögel. 1811. S. 10.

***) Vorlesungen über Vergl. Anat. Uebersetzt von Froriep u. Meckel. 1809. I. S. 222.

†) Philosophie anatomique. 1818. S. 112.

††) System der vergleich. Anatomie. 1825. II. S. 84.

†††) Regne animal. 1817. I. S. 222. — Auch C. G. Carus, der in de rersten Ausgabe seines Lehrbuchs der Zootomie der älteren Deutung folgt, hat diese in der zweiten Auflage verbessert. R. Wagner vertritt ebenfalls die Cuvier'sche Deutung (Lehrb. d. Vergl. Anat. 1834—35. S. 526).

α) Analecten für Vergl. Anat. II. 1839. S. 2.

β) Zur vergleichenden Anatomie des Schultergürtels und der Schultermuskeln bei Säugethieren, Vögeln u. Amphibien. Giessen, 1854. S. 21.

dass man auch bei den Vögeln, wie oben für die Säugethiere angegeben, nur zwei Stücke annehmen darf; denn die Scapula geht mit dem Coracoïd aus einer gemeinschaftlichen knorpeligen Anlage hervor, und beide Theile sind selbst zu einer Zeit, da sie schon eine periostale Knochenschichte besitzen, noch ein einziges Skeletstück. Man wird sagen müssen, dass Scapula und Coracoïd der Vögel aus Einem primitiven Skeletstücke sich entwickeln, indem sie ursprünglich ein einziges Skeletstück vorstellten. Diese genetischen Verhältnisse halte ich für belangreicher als das später auftretende Verwachsen beider Stücke, obschon ich anerkenne, dass auch durch diesen Umstand die Zusammengehörigkeit der Theile sich ausdrücken kann. So hat auch bereits Borelli beide Theile als einen einzigen Knochen aufgefasst, wozu ihn nur das Verwachsen beider geleitet haben konnte.

Dass die Furcula der Vögel der Clavicula der Säugethiere entspreche, erweist sich wiederum aus der Entwickelung. Sie tritt bekanntlich völlig unabhängig von dem anderen Schulterknochen mit zwei Hälften auf, die sich erst später unter einander vereinigen. Die oben erwähnte Beobachtung Bruch's*), dass jede Clavicula der Vögel (d. i. jede Furcula-Hälfte) als ein secundärer Knochen sich entwickele, habe ich dahin modificiren müssen, dass ein dünner Knorpelstreif vor der knöchernen Clavicula vorhanden ist, dass die Furcula somit nicht ganz so wie andre secundäre Knochen sich entwickelt**). Da jene Anlage jedoch sehr bald, und ohne eine ansehnlichere Ausdehnung zu erlangen, unmittelbar ossificirt und dann die weitere Knochenbildung nur vom Periost aus stattfindet, so ist doch eine nicht unbedeutende Verschiedenheit von der Entwickelung anderer, knorpelig präformirter Knochen gegeben, und es bildet dieser Modus eine wichtige Uebergangsform von der einen Entwickelungsform der Knochen zur andern. Aehnliche Verhältnisse finden sich auch bei den Säugethieren. Die Existenz einer knorpeligen Anlage für die Clavicula habe ich beim Menschen nachgewiesen (Vergl. oben S. 5.). Es ist hier die Betheiligung des Knorpelgewebes am Aufbaue des Schlüsselbeins viel ansehnlicher als bei den Vögeln, und nähert sich dadurch mehr jenen Verhältnissen, die bei der Entwickelung anderer, knorpelig angelegten Knochen stattfinden. Diese mehr quantitativen Verschiedenheiten des Entwickelungsganges sind nicht geeignet, die Erkenntniss der verwandtschaftlichen Beziehungen zu stören, die zwischen Clavicula der Säugethiere und Furcula der Vögel sich finden. Grössere Differenzen erheben sich dagegen in Betracht der Verbindung der Furcula mit dem Sternum, welche Verbindung durch kein gesondertes Episternum zu Stande kommt.

---

*) Zeitschr. f. wiss. Zoolog. IV. S. 371.

**) Jenaische Zeitschr. I. S. 13.

Geoffroy St. Hilaire deutet als Episternum ein Knochenstück, welches in gemeinsamer Anlage mit dem Sternum zwischen den Anfügestellen beider Coracoïdstücke bei vielen Vögeln mit besonderem Knochenkerne ossificirt. Durch seine Lagerung am Sternum hat der Knochen grosse Aehnlichkeit mit dem Episternalmittelstücke der Monotremen, allein es bleibt bei dieser äusserlichen Aehnlichkeit. Unmittelbare Beziehungen zur Furcula fehlen gänzlich, mittelbare bestehen nur durch jene Membran, die von der Concavität beider Aeste des Gabelknochens aus zum Sternum und Coracoïd sich ausspannt. In der Hauptsache, der Verbindung des Sternalendes der Hälften der Furcula untereinander und mit dem Sternum, liegen die Verhältnisse bei den Vögeln von denen der Säugethiere ganz verschieden. Es stellt sich hier eine anatomische Thatsache vor, die nicht von den Säugethieren aus beurtheilt werden kann. Sind doch schon die Verhältnisse der Ossification und der definitiven Gestaltung am Vogelsternum ganz anders als bei den Säugethieren. Wir erhielten aber dennoch bei den Säugethieren einige Winke, die zum Verständnisse des bezüglichen Baues der Vögel führen können, indem wir sahen, dass das Episternum zu den Theilen, die es verbindet, engere Beziehungen eingehen kann. Seine Queräste können mit der Clavicula verschmelzen und sein Mittelstück mit dem Sternum. Wie selbst die Claviculae bei den Vögeln unter einander verbunden sind, kann eine Verbindung des Episternum mit dem Sternum nichts sehr befremdendes mehr haben. Es ist dann aber nicht der von Geoffroy St. Hilaire als Episternum angesehene Theil des Brustbeines, der nur in einzelnen Fällen vorhanden von Owen als Manubrium sterni bezeichnet ward, sondern es ist vielmehr die Crista sterni, die hier in Betracht kommen kann. In wieweit sich hiefür Gründe aufführen lassen, werde ich weiter unten bei dem Episternum der Eidechsen zur Besprechung bringen.

In neuerer Zeit sind von Harting*) die Membranen, durch welche die Furcula sowohl mit den Coracoïdstücken als mit dem Sternum verbunden ist, als Episternalapparat betrachtet worden. Dieser Autor unterscheidet zwei seitliche Lamellen, welche von der Furcula sich zum Coracoïd und zu dem anderen Fortsatz der Brustbeinplatte sich erstrecken, eine verticale hintere Mittellamelle, die theils von der Vereinigung der beiden Seitenlamellen aus, theils von der Furcula selbst zum Brustbeinkamm sich begibt, endlich eine zuweilen fehlende vordere horizontale Mittellamelle, die zwischen beiden Furculahälften sich ausspannt. Es ist nicht zu verkennen, dass sowohl durch die Lagerung dieser Membranen, als auch durch die Beziehungen derselben zum Perioste der Theile, an welche sie angeheftet sind, sowie endlich durch in ihnen vorkommende Ossificationen eine Verwandtschaft mit jenen Skelettheilen gegeben ist, und

*) L'appareil épisternal des Oiseaux. Utrecht, 1864.

die im Episternalapparat der Saurier vorhandenen Beziehungen in etwas geänderter Ausführung sich wieder erkennen lassen. Wenn man weiss, dass in vielen Fällen feste Skelettheile durch weiche, ligamentöse Gebilde vertreten sind, so wird die Harting'sche Erklärung jener Membranen noch weniger fremdartig sich darstellen. Es fehlt aber derselben auch nicht an Schwierigkeiten, indem durch die Verbindung der seitlichen Membranen mit dem Coracoïd ein Verhältniss sich ausdrückt, das bei keinem Episternalskelet besteht. Ich möchte daher jenen Deutungen nicht in ihrem ganzen Umfange beipflichten, wenn ich auch für sehr wahrscheinlich halte, dass das Episternalskelet der Saurier in einem Theile dieser Membranen — namentlich der hinteren senkrechten Mittellamelle — aufgegangen ist. Der gänzliche Mangel aller Zwischenstufen ist hier ein Hinderniss jedes bestimmteren Erklärungsversuches, sowohl nach der einen als nach der anderen Richtung.

Abweichungen von den bei den Vögeln vorhin als herrschend angegebenen Einrichtungen des Schultergürtels finden sich nur in beschränkter Anzahl vor. Sie treffen die Papageien und in ausgedehnterem Maasse die straussartigen Vögel, und beruhen auf Verkümmerung oder gänzlichem Schwinden der Clavikeln.

Bei den Papageien ist der Mangel der Furcula bald ein vollständiger, bald ein nur theilweiser. Nach Nitzsch*) soll die Furcula allen Platycercis abgehen. Vigors**) hat sie bei Psittacus mitratus, Platycercus eximius und Psittacula Galgula mangelnd gefunden. Kuhlmann***) bei Psittacus pullarius, Stannius†) bei Psittacula passerina. Nach Owen††) endlich fehlte sie bei den australischen Erdpapageien (Pezoporus) entweder gänzlich, oder ist immer rudimentär vorhanden. Durch Pfeiffer†††) jedoch wurde nachgewiesen, dass gerade bei der Gattung, welcher mehrstimmig die Furcula abgesprochen ward (Platycercus), doch ein Rest dieses Knochens vorhanden sei, der genau an der Stelle liege, an welcher die Verbindung der Clavicula mit den Schulterknochen stattfinde. Es wird dadurch wahrscheinlich, dass auch in den anderen Fällen der Mangel mehr auf Rechnung der Skeletisirung als der Skeletbildung zu schreiben ist. Pfeiffer begründet ausführlich die Bedeutung jenes Knochenstückchens als Furcalrest und verweist mit Recht auf den Anschluss dieser rudimentären Bildung an ähnliche, wenn auch minder ausgeprägte Defecte, bei den Tucanen, Nashornvögeln und Eulen (Strix

*) System der Pterylographie.

**) Proc. of the zoolog. Soc. 1830.

***) De absentia furculae Diss. Kiliae 1842.

†) Vergl. Anat. d. Wirbelth. 1846. 257. Anmerk. 9.

††) Art. Aves in Todd, Cyclopaedia. I. S. 285.

†††) Op. cit. 26.

flammea, ulula), bei welch' letzteren die sehr schwach gekrümmten Claviculae am episternalen Ende nur durch Weichtheile vereinigt sind.

In allen diesen Fällen, in welchen der physiologische Werth der Clavicula gemindert sein muss, ist es auffallend, dass dennoch ein völliges Verschmelzen der Clavicula mit den anderen Schulterknochen fehlt. Dass auch darin die hohe Selbständigkeit von beiderlei Stücken sich ausspricht, ist gewiss nicht zu verkennen.

Schwieriger gestaltet sich die Beurtheilung des Schulterskeletes der straussartigen Vögel, und hier stossen wir zuerst auf ein weiteres Auseinandergehen der Meinungen. Bei allen Gattungen dieser Abtheilung besteht im erwachsenen Zustande der Schultergürtel jederseits aus einem einzigen Knochen, der die Pfanne des Schultergelenkes trägt. Die schmale dorsale Ast dieses Knochen ist unbestritten das Homologon der Scapula. Der ventrale, theilweise mit dem Vorderrande des Brustbeins articulirende ist verschieden gedeutet worden.

In allen Fällen kann man an dem ventralen Abschnitte des Schulterknochen denjenigen Theil, der in einem Abschnitt des Sternum eingreift, dem Coracoïd der übrigen Vögel gleich stellen, wie er denn auch von allen Autoren, bis auf Mayer, der ihn beim afrikanischen Strausse als Clavicula ansah, so beurtheilt wurde. Von dem Theile des Schulterknochens, welchen lateral die Gelenkpfanne trägt, geht median ein Fortsatz aus, der in verschiedenem Grade entwickelt ist, und je nach der Breite der gelenktragenden Theile des Schulterskeletes, bald dem scapularen Abschnitte, bald dem coracoïden anzugehören scheint. Bei Struthio ist dieser Fortsatz bis nahe ans Sternum entwickelt, er verschmilzt hier sogar mit dem Sternalende des Coracoïd, liegt aber nicht in demselben Niveau wie dieses, sondern sieht weiter nach vorne zu. Cuvier*) hat diesen Fortsatz anfänglich als Clavicula betrachtet, und dem pflichtete die Mehrzahl der vergleichenden Anatomen bei, wie aus den Hand- und Lehrbüchern von Tiedemann, Wagner und Stannius zu sehen ist. Auch Meckel**) erklärt dieses Stück, wenn auch nicht ohne Bedenken, für die Furcula. In dem Ringen nach der Anschauung, dass der ganze vordere Theil des Schulterknochens dem hinteren Schlüsselbeine, also dem Coracoïd der übrigen Vögel, entspräche, wird er durch das Auffinden eines besonderen Knochenkernes in dem medianen Stück jenes Knochens bei Rhea, an die allgemeinere Meinung festgehalten. Owen's***) Aeusserungen haben diese nur befestigt. Dieser von Cuvier ausgegangenen Ansicht stellte derselbe Forscher eine andere

*) Vorles. über vergl. Anat., übersetzt von Froriep u. Meckel. 1809. I. S. 224.

**) System der vergl. Anat. 1824. I. II. S. 77.

***) Artikel: Aves, in Todd, Cyclopaedia. I. S. 285.

entgegen*), indem er dem Strausse die Furcula absprach und den von ihm darür angesehenen Theil als Acromialfortsatz (pointe acromiale) erklärte.

Vergleicht man diesen Fortsatz bei Struthio mit jenem anderer Cursores, so trifft man ihn noch deutlich bei Rhea, wo er durch einen tiefen Ausschnitt vom Coracoïd geschieden ist. Nach d'Alton's**) Angabe kann durch Vereinigung des Endes dieses Fortsatzes ein Abschluss des Abschnittes und darauf eine Oeffnung zu Stande kommen, die dann der bei Struthio vorhandenen, ungeachtet des bedeutenderen Umfanges des letzteren entspricht. Auch beim indischen Casuar ist der Fortsatz noch unterscheidbar, und ebenso bei Dromaeus (Vergl. Taf. II. Fig. 4.), wenig deutlich dagegen bei Apteryx. Indem dieser Fortsatz bei Dormaeus ein besonderes median und ventral gerichtetes Knochenstück trägt, welches, wie Fremery***) zuerst angegeben, nur einer Clavicula entsprechen kann, ist es klar, dass eine solche nicht in dem Fortsatz selbst gesucht werden darf.

Durch das Vorkommen eines Clavicularrudimentes bei Dromaeus wird aber nicht nur der dieses tragende Fortsatz des Schulterknochens in ein anderes Licht gesetzt, sondern es wird auch erwiesen, dass allen andern Cursores, die denselben Fortsatz besitzen, eine Clavicula abgeht. Es kann also auch nicht die bei Apteryx von Owen†) als Andeutung einer Clavicula angesehene Knochenleiste, die ein unterhalb des Schultergelenkes das Coracoïd durchsetzendes Loch median begrenzt, hieher gebracht werden. Dasselbe Loch findet sich bei Dromaeus††), und ähnlich auch bei Casuarius, wo es sogar in mehrere Oeffnungen zerfällt sein kann. Endlich fehlt diese Durchbohrung der medialen Seite des Coracoïd auch bei den andern Vögeln nicht†††). So findet denn die zweite Cuvier'sche Deutung in soweit ihre Bestätigung, als die Clavicula weder in jenem Fortsatze, noch in einer eine Oeffnung am Coracoïd medial begrenzenden Knochenleiste vorhanden ist. Es bliebe nun noch die Frage zu erörtern, ob der bei Struthio bis dicht ans Sternum reichende Acro-

*) Leçons d'anatomie comparée. Sec. édit. 1835. I. S. 360.

**) Die Skelete der straussartigen Vögel. S. 15.

***) Spec. zoolog. sistens observat. de Casuario Novae Hollandiae Traject. ad Rhen. 1819. S. 58.

†) Transactions of the zoolog. Soc. II. IV. S. 290.

††) Diese von Nerven und Blutgefässen durchsetzte Oeffnung ist variabel; sie kann beiderseits symmetrisch angeordnet sein, wie z. B. Harting sie abbildet (L'Appareil épisternal des Oiseaux. Fig. 1.), oder sie liegt einerseits im Coracoïd, während sie auf der andern Seite eine von Bandmasse ergänzte Incisur vorstellt, wie ich in einem mir vorliegenden Exemplare sehe.

†††) An derselben Stelle wie bei den Cursores findet sich dieses Loch im Coracoïd von Raubvögeln sehr deutlich. So bei Aquila (A. leucocephala u. fulva), Sarcoramphus (S. gryphus), Buteo (B. vulgaris), Strix (S. bubo, flammea und aluco). Bei Circus und Astur habe ich es vermisst. Von Meekel wird diese Oeffnung auch für andere Vögel angeführt.

mialfortsatz nicht als ein Theil des Coracoïd anzusehen sei. Schon Meckel*) hat einen ähnlichen Fortsatz des Coracoïd bei anderen Vögeln als inneren Haken des hinteren Schlüsselbeins bezeichnet, und Pfeiffer betrachtet den ganzen vorderen Theil des Schulterknochens der Brevipennen als „hinteres Schlüsselbein, oder Os coracoïdeum", indem er den Acromialfortsatz Cuvier's, den andere für das mit dem Schulterknochen verwachsene Schlüsselbein hielten, jenem inneren Haken des Coracoïd anderer Vögel vergleicht.

Diese Auffassung ist jedoch meiner Meinung nach nicht sicher zu begründen. Wenn man auch jenen „inneren Haken" des Coracoïd in stärkerer Entwickelung sich vorstellt, so bleibt doch bei Struthio eine unmittelbare Beziehung zu dem Theile des Schulterknochens, der unzweifelhaft der Scapula entspricht, bestehen, und auch das Verhalten der Schlüsselbeinrudimente von Dromaeus lehrt, dass ein dem Acromialfortsatz der übrigen Vögel homologer Theil am Schulterknochen der Cursores vorhanden ist, und dass dieser Theil unmittelbar in das beim Strausse in Frage stehende Stück sich fortsetzt. Von dem Puncte an, den man bei den andern Vögeln als Acromion bezeichnet, verlängert sich die Scapula noch nach abwärts, ehe sie das Coracoïd erreicht. Das Acromion ist also nicht das äusserste Ende der Scapula nach vorn zu. Wenn man dem entsprechend bei Dromaeus die acromiale Verbindungsstelle der Clavicula mit als Ausgangspunct nimmt, so wird die Scapula noch unter dieser Stelle einen ihr zugehörigen Bereich besitzen, und da treffen wir denn den besprochenen Fortsatz. An der Bildung dieses Stückes wird sich also ein Theil der Scapula betheiligen müssen. Zieht man hiebei in Erwägung, dass der den „inneren Haken" tragende Theil des Coracoïd sich immer gegen die in den Acromialfortsatz auslaufende Parthie der Scapula verbreitert, dass er also mit der Scapula zusammen einen nach innen ragenden Vorsprung bildet, so wird man den mit beiden Theilen des Schulterknochens in Zusammenhang stehenden Fortsatz der Strausse weder ausschliesslich als Acromion, noch als „inneren Haken" ansehen dürfen. Ich halte daher den medialen Fortsatz des Schulterknochens von Struthio, wie die geringer ausgeprägten gleichartigen Gebilde der anderen Cursores, für eigenthümliche Einrichtungen, die nicht bei den Säugethieren, wohl aber bei den Reptilien sich wieder finden. Sie gehen aus demjenigen Abschnitte des Schulterknochens hervor, der lateral die Gelenkpfanne trägt, und mit ihrer stärkeren Entwickelung kann ihnen, wie beim Strausse, ein besonderer Knochenkern zukommen, während sonst die als Scapula und Coracoïd erscheinenden Knochen die Ossification dieses Fortsatzes von sich ausgehen lassen. Von der Untersuchung jugendlicher Zustände des Schulterskelets der Cursores wird es abhängen, ob die von mir gegebene Deutung die richtige ist. Dass sie in Bezug auf den

*) System der vergl. Anat. II. II. S. 70 ff.

erwachsenen Zustand die naturgemässere ist, geht daraus hervor, dass durch sie die Beziehung des Fortsatzes zu Coracoïd wie zu Scapula erklärt wird.

Die beiden Coracoïdea verbinden sich nicht immer symmetrisch mit dem Brustbeine. Bei Dromaeus verlängert sich der Falz für das rechtseitige Coracoïd gewöhnlich weit hinter jenen des linken, und die inneren Theile der untern Enden beider Coracoïdea sind somit über einander geschoben. In geringerem Grade finde ich ein ähnliches Verhältniss auch bei Aquila und Ardea (A. vulgaris). Bei letzterem liegt die innere Spitze des linken Coracoïd hinter jener des rechten. Ich erwähne diese Verhältnisse deshalb, weil sie eine Einrichtung vorstellen, die bei Amphibien und Reptilien verbreitet ist.

Was die Scapula selbst angeht, so sind deren Gestaltverhältnisse viel einfacher als bei den Säugethieren, selbst den Monotremen. Es wird angegeben, dass eine Spina fehle. Owen dagegen hat erklärt, dass der obere (resp. vordere) Rand der Scapula der Spina der Säugethiere entspräche. Dieses ist insofern richtig, als dieser Rand in die einem Acromion entsprechende, das Ende der Clavicula tragende Spitze ausläuft, und als bei den Monotremen derselbe Rand der Scapula, indem er bei Echidna wenig, bei Ornithorhynchus mehr nach aussen gekrümmt ist, den Anfang der Bildung einer Schulterblattgräte zeigt.

Reptilien.

Die grössere Mannichfaltigkeit in der Zusammensetzung des Schultergürtels in dieser Abtheilung lässt es zweckmässig erscheinen, die einzelnen Unterabtheilungen gesondert zu untersuchen.

Crocodile.

Der Schultergürtel wird hier bekanntlich nur aus zwei Knochenstücken zusammengesetzt, von denen das eine als Scapula, das andere anfänglich als Schlüsselbein, später von Cuvier als Coracoïd bezeichnet ward*). Es kann kein Zweifel sein, dass dieses sich verbreiternde und am Ende in einem Falz des vorderen Seitenrandes des Brustbeins articulirende Stück dem gleichnamigen der Vögel homolog ist.

Auch es wird nicht weit vom Gelenktheile von einer Oeffnung (Taf. II. Fig. 5. f.) durchbohrt, wie bei vielen Vögeln, und durch diese Oeffnung tritt ein Nerv zu den vom Coracoïd entspringenden Muskeln.

*) In dem Werke von Tiedemann, Oppel und Liboschitz (Naturgesch. der Amphibien, 1. Heft. Heidelberg, 1817. S. 19.) wird das Coracoïd zwar noch als Clavicula aufgeführt, dabei aber für wahrscheinlich gehalten, „dass dieser Knochen nur einen Theil des Schulterblatts, vielleicht den Hakenfortsatz darstellt.“

Für die Vergleichung des Schultergürtels der kaltblütigen Wirbelthiere mit jenem der warmblütigen ist der obere Fortsatz des Coracoïd der Crocodile von Wichtigkeit. Es ist dieselbe Verbreiterung, wie wir sie bei den Vögeln fanden, wo sie im Vereine mit der Scapula einen nach innen ragenden Vorsprung bildet, von welchem bei vielen Vögeln der „innere Haken" Meckel's ausgeht.

Der Vorderrand des Schulterblattes zeigt hinter jenem Fortsatze eine breite, lateral in eine Kante übergehende abgeflachte Stelle, welche sich in sanfter Krümmung gegen die Basis scapulae zu verschmälert, und endlich in die vordere Kante ausläuft. Bei Cuvier*) ist diese Stelle sehr genau dargestellt, sie wird aber nicht näher berücksichtigt. Bei den Vögeln war nichts Aehnliches vorhanden, wohl aber finden wir darin eine Uebereinstimmung mit dem Schulterblatte der Säugethiere. Wenn man die Scapula der Crocodile mit jener der Monotremen, besonders Ornithorhynchus, vergleicht, so wird sofort klar, dass jene Verbreiterung der dort in geringer Ausbildung begriffenen Spina scapulae entspricht. Der laterale Rand jener Fläche ist genau in denselben Verhältnissen (Taf. II. Fig. 5. sp.). Die Fläche selbst zeigt eine ähnliche Krümmung wie bei Ornithorhynchus. Die Anlage einer Spina scapulae bei dem Crocodile zeigt uns, wo wir das Acromion zu suchen haben. Wenn wir, von den Säugethieren ausgehend, als Acromion den von der Scapula sich erhebenden Fortsatz bezeichnen, auf welchen die Spina scapulae ausläuft, so könnten wir nur das vordere Ende jener Fläche der Crocodilscapula einem Acromion vergleichen. Dieses vordere Ende erhebt sich aber nicht als Fortsatz über das Hauptstück der Scapula, es ist somit noch kein Acromion in dem Sinne wie bei den Säugethieren vorhanden. Die Spina scapulae ist also hier eine dem Acromion vorausgehende Bildung. Man könnte den Fortsatz an der Crocodilscapula, der sich vor der Gelenkpfanne mit dem Coracoïd verbindet, als Acromialfortsatz betrachten. Es scheint diess dadurch sich zu begründen, dass der vordere Theil der Spina auf diesen Fortsatz tritt. Diesem widerspricht aber die Verbindung jenes Theiles mit dem Coracoïd, wodurch dieser nur als ein dem Körper der Scapula angehöriger Abschnitt erscheint. Er ist gleich jenem Theile der Scapula, der bei Ornithorhynchus und Echidna in das Coracoïd übergeht.

Diese Verhältnisse beleuchten auch die bei den Vögeln gegebenen. Indem Scapula und Coracoïd einen vorwärts und medial gerichteten Vorsprung bilden (Taf. II. Fig. 3.), an welchem nur ein ganz kleiner Theil der oberen Fläche einem Acromion (a) verglichen werden darf, wird ein weiterer Anhaltepunct für die Beurtheilung des bei Struthio besprochenen Fortsatzes gebildet. Es wird dadurch wahrscheinlich gemacht, dass der analoge Fortsatz der Cursores gleichfalls nicht

*) Oss. foss. Pl. 232. Fig. 9.

einseitig von nur einem der Schulterknochen gebildet wird. Für die übrigen Vögel ergibt sich, dass nur jene Spitze, in welche der obere (resp. vordere) Rand der Scapula ausläuft, einem Acromion vergleichbar ist. Die Scapula der Crocodile unterscheidet sich von jener der Vögel durch den Besitz einer Spina scapulae, die nicht mehr indifferent im obern (resp. vordern) Rande der Scapula mit inbegriffen ist, von der Scapula der Säugethiere dagegen durch den Mangel eines differenzirten Acromion, worin Crocodile und Vögel mit einander übereinkommen.

Ein anderer Anschluss an die Säugethierscapula besteht bei den Crocodilen durch die längere Persistenz einer Knorpelplatte an dem dorsalen Rande des knöchernen Schulterblattes. Bei Alligator lucius von 6 Fuss Länge ist dieses dem Suprascapularknorpel der Wiederkäuer vergleichbare Stück sehr mächtig vorhanden, indess es bei den Vögeln nur kürzere Zeit besteht*).

Die Verbindung des Coracoïd mit der Scapula ist bei den Crocodilen wie bei den Vögeln. Bei jungen Exemplaren (von Alligator lucius) sind beide zur Bildung des Schultergelenkes beitragende Theile ziemlich beweglich, und bei noch jüngeren (von 1 Fuss Länge) ist die Beweglichkeit so bedeutend, dass es den Anschein hat, als ob hier ein Gelenk vorhanden sei.

Die Untersuchung von Durchschnitten durch die Verbindung beider Knochen an eben jenen jungen Exemplaren hat mich überzeugt, dass beide Stücke durch ganz continuirlichen Knorpel vereinigt sind, dass also eine Trennung durch eine Gelenkhöhle nicht einmal in der Andeutung vorliegt. Es wird dadurch der Schluss gerechtfertigt sein, dass auch bei den Crocodilen beide Stücke aus Einer knorpeligen Anlage hervorgehen.

Dem Mangel eines eigentlichen Schlüsselbeines correspondirt die Eigenthümlichkeit des Episternums, das bekanntlich nur durch ein langes, schmales, in eine Furche der Vorderfläche der Brustbeinplatte eingelassenes Stück vorgestellt wird, welches das Brustbein nach vorne zu überragt. Von den Säugethieren nach abwärts ist dies die erste Episternalbildung, welche, wie es scheint, nicht aus Knorpel hervorgeht, und darin müssen wir eine Kluft erkennen, die zwischen den homologen Theilen der Säugethiere und der Reptilien besteht. Sie wird noch erweitert durch den Modus der Verbindung mit dem Sternum, die in beiden Abtheilungen eine wesentlich verschiedene ist.

---

*) Diese Erscheinungen sind der Ausdruck der Verschiedenheit im Wachsthume. Dem rascher beendeten Wachsthume der Vögel steht das der Reptilien, das wenigstens für Schildkröten und Crocodile auf eine lange Zeit ausgedehnt ist, gegenüber.

Schildkröten.

Die Entwickelung eines Hautskeletes und die Verbindung desselben mit dem inneren Skelete hat auch für die Erkennung der homologen Theile des Schultergürtels Schwierigkeiten entstehen lassen. Es wird dieser Apparat aus zwei gesonderten Stücken zusammengesetzt. Ein grösseres, welches von der Wirbelsäule aus in hakenförmiger Krümmung bis zum Plastron reicht, und in der Mitte seiner Länge die Hälfte der Gelenkpfanne trägt, die zur anderen Hälfte vom zweiten, horizontal und etwas nach hinten gerichteten Knochen gebildet wird. Die Abplattung des letzteren Stückes gegen das Ende zu hat eine sehr allgemeine Aehnlichkeit mit einer Säugethierscapula erkennen lassen und verleitete in den ersten Zeiten der Entwickelung der vergleichenden Anatomie zu einer entsprechenden Auffassung. Diese treffen wir bei Blumenbach und auch noch bei Cuvier in der ersten Auflage seiner Vorlesungen. Das im Winkel gebogene grössere Stück sollte nach Letzterem in seinem oberen Theile die Clavicula, in seinem unteren die Furcula der Vögel vorstellen, das hintere verbreiterte Stück dagegen die Scapula. Auch bei Bojanus*) sind mehr die allgemeinen Gestaltungen der Knochen, als ihre Beziehungen maassgebend, und so wird denn auch hier das hintere horizontale Stück als Scapula, das ganze vordere Stück als Schlüsselbein angesehen. Carus**) und Meckel***) dagegen wollen im hakenförmigen Stücke oben die Scapula, unten die Clavicula sehen, im hinteren ein accessorisches Schlüsselbein oder Coracoïd. Eine ähnliche Auffassung vertritt auch Oken†), er sucht aber das Schlüsselbein, gewiss ganz richtig, nicht in dem vorderen Theile des hakenförmigen Stückes, welches er für das Acromion hält, erkennt es aber wohl unrichtig in dem ersten Knochenpaare des Plastron. Cuvier hatte zuerst in den Recherches sur les ossemens fossiles dieselbe Deutung für das hakenförmige Stück gegeben, und auch genauer begründet, und sieht im hinteren Knochen das Homologon des Coracoïds der Vögel. Er räumt aber dennoch die Möglichkeit ein, dass der vordere Schenkel des hakenförmigen Stückes einer Clavicula entsprechen könne, falls er mit dem dorsalen anfänglich nur durch eine Naht verbunden sei und so ein selbständiges Knochenstück vorstelle. Auch Stannius††) sieht in dem vorderen Schenkel des grossen Schulterknochens einen Processus acromialis, der die Stelle einer fehlenden Clavicula vertritt. Aus der bedeutenden Divergenz dieser Ansichten,

*) Anat. Testud. europ. Vilnae, 1821.

**) Lehrb. d. Zoot. Leipz. 1818. S. 123.

***) Syst. d. vergl. Anat. II. 1. S. 442.

†) Isis, 1823. S. 446.

††) Zootomie der Amphibien. Berlin, 1856. S. 75.

die ausführlicher in der oben erwähnten Schrift von Pfeiffer*) mitgetheilt sind, und dort zugleich eine kritische Beleuchtung finden, ersieht man die Schwierigkeiten, die bei dem Mangel festerer Anhaltspuncte der Vergleichung sich in den Weg stellen. Wie sehr aber diese Hindernisse durch eine Würdigung der Genese der Theile sich heben, geht aus den Untersuchungen hervor, die Rathke**) über den Brustgürtel der Schildkröten mitgetheilt hat.

Rathke hat nachgewiesen, dass der gesammte Apparat jederseits aus einer einzigen Knorpelanlage hervorgeht, dass dann an dem hakenförmigen Stücke zwei Verknöcherungspuncte, einer im dorsalen, der andere im ventralen Abschnitte auftreten, von denen aus jeder dieser Abschnitte von der Gelenkpfanne aus gegen das Ende zu verknöchere. Das hintere Stück, Cuvier's Coracoïd, ist auch nach der Verknöcherung noch durch einen Knorpelrest mit dem vorderen, hakenförmigen verbunden Bei den Seeschildkröten ist dies sogar für immer der Fall. „Später indess wird bei den Land- und Süsswasserschildkröten jener die beiden Stücke verbindende Ueberrest des Knorpels fast gänzlich in Knochensubstanz umgewandelt, und es erscheint dann ihre Verbindung als eine Sutur, die aber im höheren Alter mitunter durch Verwachsung ganz vertilgt wird."

Alle im Brustgürtel der Chelonier ein Schlüsselbein sehenden Erklärungen erweisen sich nach den Rathke'schen Angaben über die Entwickelung, als irrthümlich, denn die Clavicula ist niemals mit dem Schultergürtel in knorpeliger Anlage vereinigt, und es wird auch die ursprüngliche Gliederung jener Theile „nicht wieder in der Art aufgehoben, dass nach begonnener Verknöcherung des Schulterblattes und Schlüsselbeines die Knochenmasse beider zu einem Ganzen verschmilzt." Es ist daher die Verknöcherung des vorderen Schenkels des hakenförmigen Stückes von einem besonderen Kerne aus, nach Rathke kein Grund, in diesem Theile die Clavicula zu sehen, wie Cuvier eventuell einräumte, vielmehr geht aus der Entwickelung mit Entschiedenheit hervor, dass dieser vordere Schenkel zum Schulterblatte gehörig sei. Rathke hält daher die Ansicht für richtiger, nach welcher das fragliche Knochenstück das Acromion der Säugethiere repräsentire.

Durch die Rathke'schen Darlegungen erscheint mir vor allem die wichtige Thatsache constatirt zu sein, dass bei den Schildkröten wie bei den bisher abgehandelten Abtheilungen ein einziges Schulterknochenstück vorhanden sei, von dem sich wie bei den Vögeln und Crocodilen, unter den Säugethieren bei den Monotremen ein hinterer, ventraler Schenkel den Anschein der Selbständigkeit dadurch gibt, dass er gar nicht, oder erst spät, mit dem Hauptknochen zusammen-

*) Zur vergleich. Anat. des Schultergürtels. S. 33.

**) Entwickelung der Schildkröten. Braunschweig, 1848. S. 136.

fliesst. Ein besonderer Grund, dass der vordere ventrale Schenkel dem Acromion der Säugethiere homolog sei, geht weder aus der Entwickelung, noch aus der Vergleichung des fertigen Knochen hervor, denn das für diese Deutung vorzüglich maassgebende Moment, die Beziehung zum Schlüsselbeine, kommt bei dem Mangel einer Clavicula nicht in Wirksamkeit. Ich muss also vorläufig für besser halten, von der Vergleichung mit dem Acromion, überhaupt mit der Säugethierschulter, gänzlich abzusehen, und glaube vielmehr, dass es erst von den Amphibien aus möglich sein wird, über den Schultergürtel der Chelonier bestimmtere Aeusserungen zu thun. Doch darf schon jetzt eine Thatsache nicht übersehen werden, durch welche ein Licht auf den eigentlichen morphologischen Werth des fraglichen Acromialfortsatzes fällt. Es ist das die bis jetzt wenig beachtete Bandverbindung des Coracoïdknochens mit dem vorderen Schenkel des hakenförmigen Schulterknochen.

Je nach der Länge der Entfernung der Enden beider ventraler Schenkel des jederseitigen Schultergerüstes, erstreckt sich vom vorderen Schenkel bis zum hinteren ein kürzeres oder längeres Band, welches den zwischen beiden Knochen gelegenen Raum zu einer Oeffnung medianwärts abschliesst*). Es tritt dieses Band auch in der Gestalt einer breiten Membran auf, die sich sogar, wie ich bei Chelydra finde, bis über die Hälfte der Länge des vorderen Schenkels lateralwärts erstreckt. Da die Entfernung der Enden des vorderen und des hinteren Schenkels von einander abhängig ist von der Breite der Enden des hinteren Schenkels oder des Coracoïds, so wird die Länge des Bandes zur Breite des Coracoïd in umgekehrtem Verhältnisse stehen. Es ergibt sich daraus, dass das Ende des Coracoïd mit seinem nach vorne gerichteten Winkel das Band theilweise vertreten kann, und es könnte sogar aus dieser Wechselbeziehung eine engere Zusammengehörigkeit abgeleitet werden. Da wir aber die übrigen Bedingungen, von denen die Verbreiterung des Coracoïdendes abhängig ist, noch gar nicht übersehen können, darf es mir nicht in den Sinn kommen, aus jenen Beziehungen des Bandes zu den beiden ventralen Schenkeln des Schultergerüstes weitere Schlüsse zu ziehen. Dagegen gestaltet sich die Sache ganz anders durch die histiologische Untersuchung jenes Ligamentstreifens.

---

*) Dieses Band wird an vielen, vielleicht den meisten Skeletpräparaten, von Cheloniern vermisst, da bei den Museen meist der Grundsatz zu gelten scheint, alles nicht ossificirte als nicht zum Skelete gehörig anzusehen. — Auch der Episternalapparat der Säugethiere ist meist rudimentär — präparirt. Man wird dabei an eine Bemerkung des jüngeren Geoffroy St. Hilaire erinnert, in der gesagt wird, dass es seinem Vater nur mit grosser Mühe gelungen sei, der lange geübten grundsätzlichen Entfernung aller „rudimentären Organe“ von den Skeleten der Sammlung des Pflanzengarten Einhalt zu thun!

Es ergibt sich nämlich, dass das Band nicht einfach aus dem Perioste oder auch Perichondrium der Extremitäten jener beiden Knochenstücke hervorgeht, wie dies bei anderen Bandverbindungen der Fall ist, sondern dass im Gegensatze zu diesem mittelbaren Zusammenhange ein unmittelbarer Zusammenhang besteht. In jenen Fällen, wo das Band eine grössere Ausdehnung besitzt, geht der Endknorpel des Coracoïd ohne Grenze in das Band über, bildet eine allmählich dünnerwerdende Lamelle, die zwischen zwei Faserplatten eingeschlossen ist, und läuft endlich in reines Bindegewebe aus. Dieses stellt eine relativ kurze Strecke des Bandes vor, denn vor der Befestigung am vorderen Schenkel erscheint wieder Knorpelgewebe, welches dann in das Ende des vorderen Schenkels übergeht. Bei Testudo, auch bei Emys, wo das ganze Band kürzer ist, ist der Knorpel nur am Coracoïd entwickelt, und der ganze vordere Abschnitt des Bandes besteht aus glänzendem Sehnengewebe, das sich an das Ende des vorderen Knochenstückes befestigt.

Wer geneigt ist, dem vorderen Schenkel des ventralen Theiles des Schultergürtels der Chelonier die Bedeutung eines Acromion zuzulegen, wie das von Cuvier, Stannius u. A. geschah, der kann vielleicht mit Hinblick auf den Bandapparat des menschlichen Skeletes jenes Band der Schildkröten dem Ligamentum coraco-acromiale vergleichen, wobei freilich für das Verständniss der Sache nichts weiter gewonnen ist. Ich halte eine solche Vergleichung vielmehr geradezu für unzulässig, denn es ist nachweisbar, dass jenes Stück einem Processus acromialis nicht entspricht. Das Acromion hatte sich, selbst unter den einfachen Verhältnissen der Monotremen, als ein Vorsprung der am Vorderrande der Scapula gebildeten Spina gezeigt, immer abgesetzt von dem gelenktragenden Theile der Scapula. Wenn der Begriff des Acromion nicht ganz aufgegeben werden soll, kann er in keiner Weise auf den vorderen Schenkel des hakenförmigen Stückes der Schildkrötenschulter angewendet werden. Ich betrachte daher dieses Stück als einen eigenen, den Säugethieren fehlenden Theil des Schultergürtels, und unterscheide ihn wegen seiner Beziehungen zum Coracoïd, als Procoracoïd. Ziehen wir die constante Verbindung beider ventraler Schenkel des Schultergerüstes durch eine Bandmasse in nähere Erwägung, so müssen wir dabei zwei bereits oben dargelegte Thatsachen mit in Betracht nehmen: Erstlich den allmählichen Uebergang von Knorpel in das Verbindungsband; zweitens den ursprünglichen Zusammenhang des Coracoïd mit dem hakenförmigen Schulterknochen. Durch ersteres wird die Beziehung, namentlich zum Coracoïd, angedeutet, durch letzteres wieder die Beziehung zum gesammten Schultergerüste. Es erscheint dadurch das Band nicht als eine Verbindung zwischen zwei heteronomen Skelettheilen, sondern zweier divergirender Aeste eines und desselben Skeletstückes. Es tritt aber in demselben Maasse zum Skelete selbst hinüber, als eine knorpelige Fortsetzung des Coracoïd sich in es hinein erstreckt.

Mit Hinblick auf die von Rathke gegebenen Nachweise über die knorpelige Anlage des Schultergürtels der Schildkröten muss man sich denselben aus einem dorsalwärts einfachen, ventralwärts jenseits des Schultergelenks in zwei Aeste auslaufenden Stücke vorstellen, das mit den ventralen Aesten durch die Verbindung, von deren Enden mittels eines nur theilweise ligamentösen Stranges eine ovale Oeffnung umschliesst. Dass der die Oeffnung medianwärts abschliessende Theil als ein wenn auch modificirter Theil des Skeletes selbst betrachtet werden muss, erhält eine bedeutende Stütze durch die Vergleichung der betreffenden Theile mit denen der ungeschwänzten Amphibien, auf welche bereits Meckel in dieser Hinsicht verwiesen hat. Ich werde daher bei diesen wieder auf die Schildkröten zurückkommen. Hier aber muss wenigstens das erwähnt werden, dass dasselbe Gebilde, welches bei den Schildkröten theilweise ligamentös ist, bei den ungeschwänzten Amphibien durchweg aus Knorpel besteht, und vom ventralen vorderen Schenkel des Schultergürtels in den hinteren unmittelbar sich fortsetzt.

Das an die Wirbelsäule angefügte Scapularstück des Schulterknochens weist an seinem Ende immer eine knorpelige Schicht auf, die auch ansehnlicher entwickelt und sogar, wie bei Emys nach Bojanus, mit einem besonderen Knochenkerne versehen sein kann. Man kann diesen Knorpel, wie auch bereits geschehen, einem Suprascapulare vergleichen. So wenig wie dieses bildet es jedoch einen selbständigen Abschnitt des Schultergürtels.

Nachdem vorhin auseinandergesetzt wurde, dass der Schultergürtel der Schildkröten kein Element aufweist, welches der Deutung als Schlüsselbein fähig wäre, nachdem ferner bereits durch Rathke's*) Untersuchungen das Fehlen eines Sternum nachgewiesen wurde, darf es nicht befremden, wenn auch von einem Episternum keine sichere Andeutung vorhanden ist**). Es entspricht dieser Defect vollständig den übrigen hier einschlagenden Skeletverhältnissen.

---

*) Ueber die Entwickelung der Schildkröten. Braunschweig, 1848. S. 122. ff.

**) Wenn Owen (On the Development and Homologies of the Carapace and Plastron of the Chelonien Reptiles. Philos. transact. 1849) in den beiden vorderen Seitenstücken des Plastron die episternalen Bildungen der Eidechsen und Monotremen erkennt, und in dem vorderen unpaaren Mittelstücke das Sternum, so gründet sich das nur auf die allgemeinste Aehnlichkeit. Die schon in der Anlage gegebene Trennung dieser „Episternalia" ist für sich schon ein Moment, durch das diese Gebilde von den Episternalbildungen der Reptilien sich entfernen, und wodurch auch die Deutung des Mittelstücks als Sternum (true entosternal) ins Problematische gerückt wird. Bei den nicht unbedeutenden Differenzen in den Angaben Rathke's und Owen's, bezüglich der gesammten Skeletbildung der Chelonier, scheint mir eine neue Untersuchung nöthig zu sein, ehe über den Skeletpanzer dieser Thiere bestimmtere Anhaltspuncte der Vergleichung zu gewinnen sind.

Eidechsen.

Das in dieser Abtheilung unter allen Reptilien am vollständigsten sich darstellende Schultergerüste hat zum Verständnisse der bei Vögeln und Säugethieren gegebenen Einrichtungen am meisten beigetragen, und ist maassgebend geworden für die Deutungen bei den übrigen. Wenn wir davon absehen, dass der in neuerer Zeit als Coracoïd bezeichnete Knochen von Cuvier*) anfänglich als Schlüsselbein — analog wie bei den Vögeln — betrachtet wurde, treffen wir keine wesentlichen, im Verlaufe der Jahre entstandenen Differenzen in den Erklärungsweisen der einzelnen Theile, ausser bei Geoffroy St. Hilaire, dessen Angaben ich bei der Darstellung selbst berücksichtigen werde. Der ganze Apparat besteht jederseits aus einem grossen Schulterknochen, der sich mit seinem vorderen Stücke in einen Falz an den Vorderrand der rhomboidalen Brustbeinplatte einlegt, und der zugleich einen nach vorne gerichteten Fortsatz trägt, dem das humerale Ende des Schlüsselbeines sich verbindet. Das letztere ist auch hier, wie bei den Säugethieren, nicht dem Sternum unmittelbar, sondern durch ein besonderes Knochenstück, ein vorderes Brustbein, wie es von Rathke bezeichnet ward, oder Episternum, wie man es häufiger nennt, dem eigentlichen Sternum verbunden.

Am Schulterknochen lassen sich mehrfache Abschnitte unterscheiden. Vor allem sind zwei ihn zusammensetzende Hauptstücke zu erkennen, die an der Pfanne des Schultergelenkes sich mit einander vereinigen, und an letzterer in der Regel ziemlich gleichmässig sich betheiligen. Das dorsal gerichtete Stück ist die Scapula der Autoren. Sie ist in der Nähe der Pfanne am schmalsten, verbreitert sich von da nach aufwärts und läuft in eine breite Knorpelplatte aus, die häufig Verkalkungen aufweist. Dieses als Suprascapulare aufgefasste Stück ist schärfer vom verknöcherten Theile der Scapula abgesetzt, an der Verbindungsstelle sogar ziemlich beweglich. Ich muss aber gleich hier erklären, dass es bei Embryen (nach Beobachtungen an Lacerta agilis) vor der Ossification der Scapula mit dieser ein Ganzes darstellt, und damit ebenso wie der Knorpel an der Basis scapulae mancher Säugethiere und Crocodile nur als ein nicht in den Ossificationsprocess gezogener Rest des primitiven Schulterblattes erscheint.

Verhältnissmässig klein ist das knorpelige Suprascapulare bei Chamaeleo (Taf. II. Fig. 22. ss.). Bei Iguana ist der breite Dorsalrand in 4—5 Zacken ausgezogen, deren Incisuren jedoch durch eine Membran ausgefüllt sind. Es entspricht dies der ähnlich ramificirten Knorpelverkalkung, die im Superscapulare von Lacerta (L. agilis) vorkommt (Fig. 10. ss.). Die zu Muskelursprüngen verwendete Fläche ist dadurch vergrössert, ohne dass eine grössere Knorpelmasse dabei in Verwendung kommt.

*) Vorles. über vergleich. Anat., übersetzt von Froriep u. Meckel. 1809. I. S. 225.

Ein als Acromion anzusehender Fortsatz fehlt der Scapula, wenn man nicht eine nach vorne gerichtete Erhabenheit, an welche zuweilen das Ende der Clavicula angeheftet ist, so ansehen will. Diese Stelle hat aber eine sehr verschiedene Lagerung, bald trifft man sie nahe am Suprascapulare, bald weiter nach vorne gerückt, so dass sie dadurch nahe am Coracoïdeum sich findet, mit dem sie überdies hin und wieder durch Bandmasse auf ihrem Verlaufe zur Scapula vereinigt ist. Dass sie auch bis zum Suprascapulare sich erstrecken kann, geht aus einer Abbildung hervor, die Cuvier*) von Scincus gegeben hat. Bei einem anderen Scincoïden, nämlich bei Plestiodon (Pl. Aldrovandi) (Fig. 17. 18.), finde ich die Clavicula zu einem besonderen acromionartigen Vorsprung gehend, der über dem Schultergelenke von der Scapula nach vorne sich erstreckt. Ein ähnlicher Vorsprung der Scapula ist auch bei anderen Sauriern, so z. B. bei den Ascalaboten, vorhanden, er steht jedoch in keiner näheren Beziehung zum Schlüsselbeine, welches darüber hinwegzieht, um erst weiter nach oben am Rande der Scapula sich zu befestigen. Bei Lacerta dagegen nimmt derselbe Fortsatz die Clavicula auf. Er liegt hier zwischen Scapula und Suprascapulare (Fig. 10. *). Auch bei Chamaeleo ist ein ähnlicher Fortsatz der Scapula an der gleichen Stelle vorhanden, und durch einen tiefen Ausschnitt vom vorderen Rande der Scapula geschieden, er geht aber auf das Coracoïdeum über und legt sich so an dasselbe an, dass der Vorderrand des letzteren ganz eben auf den Vorsprung sich fortsetzt. Durch diese Verschiedenheit in der Bildung der Scapula sowohl, als auch in den Beziehungen der Clavicula zur Scapula, wird man zu dem Schlusse berechtigt sein, dass eine wahre Acromionbildung der Scapula der Saurier abgeht. Wenn auch acromionartige Fortsätze vorkommen, so haben diese entweder ein anderes Verhalten zur Clavicula, oder sie treffen sich an solchen Stellen der Scapula, wo man ein Acromion nicht suchen kann. Will man daher die Anfügestellen der Clavicula an das Schulterblatt, wo sie durch Vorsprünge ausgezeichnet sind, als Acromion bezeichnen, so hat man sich dabei zu vergegenwärtigen, dass man wegen des Wechsels des Vorkommens und der Beziehungen darunter noch keine typischen Theile begreifen kann.

Noch mannichfaltiger als die Scapula zeigt sich die Gestaltung des Coracoïds. Es ist immer ein plattes, nach vorne zu ansehnlich verbreitertes Knochenstück, welches mit der Scapula entweder durch Naht verbunden, oder mit ihr zu einem einzigen Knochen verschmolzen ist. Es trägt immer zur Bildung der Schultergelenkpfanne (Fig. 10—21. g.) bei. Der mediale Rand articulirt mit seinem hinteren Abschnitte mit einer Rinne am vorderen Seitenrande der Sternalplatte, mit seinem vorderen Theile schiebt er sich hinter dem Episternum über das Coracoïd

*) Oss. foss. Ed. IV. S. 245. Fig. 37.

der anderen Seite. Davon macht Chamaeleo eine Ausnahme, bei dem das relativ zu den übrigen Sauriern unansehnliche Coracoïd ganz dem Brustbeine angelenkt ist (Fig. 21.). Es ist das Coracoïd hier zugleich solid, während es bei den übrigen Familien der Saurier mit der Flächenvergrösserung eine Durchbrechung an einer oder an mehreren Stellen aufweist. Diese Lücken oder Fenster des Coracoïd werden zumeist als nur theilweise von diesem Knochen umschlossen angesehen, indem man sie von einem besonderen Skeletstücke, dem Epicoracoïd sich abschliessen lässt. Cuvier beschreibt das letztere in den Ossemens fossiles*) blos als einen Theil des Coracoïd selbst, der durch knorpelige Beschaffenheit oder blosse Verkalkung von dem übrigen Coracoïd sich unterscheide. In den „Leçons"**) dagegen heisst es: „Le coracoïdien est très large, et des échancrures y forment des branches le long desquelles s'étend un épicoracoïdien plus ou moins au figure de croissant." Es wird hier also das Epicoracoïd als ein selbständiges Skeletstück aufgefasst, welches mit den anderen Theilen des Schultergürtels völlig gleichwerthig erscheint. Aus einer solchen Anschauung ist auch die Deutung Geoffroy's hervorgegangen, die in dem Epicoracoïd das Homologon eines Episternums sieht. Dadurch wird das Epicoracoïd sogar einem ganz anderen Abschnitte des Brustgürtels zugetheilt, und noch viel weiter aus den Beziehungen gerückt, in welchen es wirklich durch seinen Zusammenhang mit dem Coracoïd sich findet.

Die Beachtung der ersten Anlage lehrt auch für das Epicoracoïd eine naturgemässere Auffassung. An Embryen von Lacerta bestehn Scapula und Coracoïd aus einem einzigen Knorpelstücke. Indem nun diesseits und jenseits der Pfanne des Schultergelenks eine Knochenbildung auftritt, legt sich die knöcherne Scapula und das knöcherne Coracoïd an, und beide Stücke hängen nur durch Knorpel an der Gelenkpfanne zusammen (Fig. 10.). An den beiden Stücken ist aber die Verknöcherung eine sehr differente. Denn an der Scapula bildet sich vom Perioste her wahre Knochensubstanz, indess die Solidification des Coracoïd nur durch die Verkalkung des Knorpels besorgt wird. Es ergreift diese Verkalkung jedoch nicht das gesammte Coracoïdstück, sondern nur den um die Pfanne gelagerten Theil, und von da an erstreckt sie sich in einem vorderen Schenkel bis gegen die Mitte der vorderen Knorpelleiste, welche das im Coracoïd befindliche ovale Fenster umschliessen hilft. Mit einem hinteren Schenkel (Fig. 10. p.) erstreckt sie sich weiter medianwärts in den breiteren Theil des Knorpels und endet mit etwas eingebuchtetem Rande. Diese Einbuchtung theilt den verkalkten hintern und innern Abschnitt des Coracoïd in zwei Theile, einmal sondert sie einen nach vorne gerichteten, das Fenster

*) Oss. foss. Edit. IV. T. X. 80.

**) Leçons d'anatomie comp. Sec. Edit. T. I. 363.

von der medianen Seite her zur Hälfte umgrenzenden Theil als eine Art Fortsatz ab, von dem breiteren mit convexem Rande gegen die dünne mediale Knorpellamelle gerichteten Theile des verkalkten Coracoïdknorpels, und dann bildet sie aus dem letztern convex gerandeten Stücke einen zweiten Theil, der in den in den Falz der Sternalplatte eingelassenen Abschnitt des hyalinen Knorpels übergeht (Vergl. Taf. II. Fig. 10.). Die Verkalkung der Knorpelanlage des Coracoïd geht nun nicht weiter continuirlich fort, sondern es treten an dem das Fenster umschliessenden Abschnitte (ec) noch zwei verkalkende Stellen auf, die nach vorne zu in einander übergehen und so das Fenster hufeisenförmig von vorne her umschliessen. Mit den ihnen entgegensehenden Fortsätzen, die vom Gelenkstücke des Coracoïd ausgehen und oben erwähnt worden sind, tritt das verkalkte hufeisenförmige Stück nicht in Verbindung, es bleibt vielmehr durch hyalinen Knorpel davon getrennt. Auch bei mehrere Monate alten Exemplaren von Lacerta habe ich das Coracoïd, das nunmehr in zwei Stücke, das eigentliche Coracoïd und das Epicoracoïd, zerfallen scheint, nur aus verkalktem Knorpel bestehend gefunden. Die Verknöcherung des Coracoïd muss daher verhältnissmässig sehr spät sich einleiten. Für das sogenannte Epicoracoïd kommt sie bekanntlich gar nie zu Stande. Aus der Art der Differenzirung des Epicoracoïd scheint mir kein zwingender Grund hervorzugehen, ihm eine grössere Selbständigkeit zuzusprechen, als dem Suprascapulare im Verhältniss zur Scapula. Beide sind Epiphysengebilde, deren Selbständigkeit nur durch die selbständig auftretende Knorpelverkalkung sich ausdrückt, und die darin von anderen Epiphysen niederer Wirbelthiere nicht verschieden sind. Wenn diese Stücke auf dem Epiphysenstadium verharren und nicht durch periostale Knochenbildung zum Hauptstücke eingezogen werden, so haben wir dabei den Umstand mit in Rechnung zu bringen, dass das Wachsthum der Reptilien kein bestimmt begrenztes ist, dass wenigstens für alle jene Fälle, die die Grundlage der Untersuchung abgaben, eine völlige Beendigung des Wachsthumes nicht behauptet werden kann.

Nachdem ich die allgemeinen Beziehungen des Schulterknorpels auseinandergesetzt, erübrigt noch die Modification der Formen näher ins Auge zu fassen, und sie theils unter sich, theils mit denen der bereits abgehandelten Wirbelthiere in Einklang zu bringen. Beide Aufgaben sind nicht mit grossen Schwierigkeiten verknüpft.

Die verschiedene Ausführung der Form wird zunächst durch die Fensterbildung hervorgerufen, Durchbrechungen der Platte des Coracoïd, die durch eine Membran verschlossen sind. Die einfachste Form bieten die Chamaeleonten, deren Coracoïd ohne solche Durchbrechung ist. Bei der Mehrzahl der Saurier scheint die Fensterbildung einfach zu sein. Es ist dann das Fenster durch ein schmaleres Stück nach vorne und seitlich nach hinten und medianwärts abgeschlossen (Fig. 10. 12. 1.).

Ich kenne dieses Verhalten bei Lacerta, Calotes, Grammatophora, Histiurus, Plestiodon, Scincus und Anguis. Die Verkalkung des Coracoïd bei Lacerta zeigte, wie oben erwähnt, in dem breiteren Theile der Knorpelplatte zwei Vorsprünge, die durch eine Incisur geschieden sind. Es war mir dieser Umstand deshalb bemerkenswerth, weil er die Andeutung eines zweiten Fensters ist, welches genau an der Stelle liegt, wo die Incisur bei Lacerta sich findet. Ob die einfenstrigen Coracoïdstücke anderer Saurier die Stelle, wo ein zweites Fenster auftritt, ebenso markirt haben, wird aus der Entwickelung bestimmter zu ersehen sein. Es genügt einstweilen, solches bei Einer Gattung zu kennen. Hierbei kann noch angeführt werden, dass bei den einfach gefensterten Coracoïdstücken die Stelle, die bei den doppelt gefensterten durchbrochen ist, durch eine beträchtliche Dünnheit des Knochens sich auszeichnet (Fig. 14. 2.). Daraus geht hervor, dass an zweifenstrigen Coracoïdstücken das Hauptfenster das lateral gelegene (1) ist. Das medianwärts gelagerte ist das secundäre (2), das bei Lacerta nur durch den Gang der Verkalkung angedeutet wird. Es zeigt dieses Nebenfenster seinen geringeren Werth auch durch seine wechselnde Grösse. Sehr klein ist es bei Monitor; auch bei dem von Cuvier*) untersuchten Leguan. Bei einer anderen Species von Iguana fand ich es dem Hauptfenster gleich, und bei Hemidactylus sogar noch etwas breiter (Fig. 20. 2.). Die membrana obturatoria war aber hier theilweise verknöchert, wodurch gleichfalls das Secundäre dieses Fensters sich ausspricht. Mehr als diese zwei Fenster sind vom Coracoïd der Saurier nicht bekannt. Wo eine weitere Fensterung vorhanden scheint, ist das Schulterblatt daran betheiligt. Indem von einem Vorsprung der Scapula, der in der Nähe der Clavicularinsertion liegt, ein ligamentöser Strang nach vorne zum Coracoïd zieht, wird dadurch ein neues Fenster (Fig. 10. 3.) umschlossen. So finde ich es z. B. bei Plestiodon und Monitor. Ein zweiter von der Scapula, meist vom Gelenktheile derselben, entspringender knöcherner Fortsatz kann dieses Fenster wieder in zwei theilen, wie das bei Iguana, Histiurus und Hemidactylus der Fall ist. Das nach oben zu gerichtete Fenster (Figg. 16. 20. 4.) wird in seinen knöchernen Begrenzungen ganz von der Scapula, das untere und vordere (Figg. 16. 20. 3.) von der Scapula und dem Coracoïd gebildet. Von den Fenstern des Coracoïd unterscheiden sie sich dadurch, dass ihre vordere Umschliessung nicht durch Knorpel, sondern von einem bindegewebigen Ligamente bewerkstelligt wird, so dass sie in gar keiner Weise mit den als Durchbrechungen einer Knorpelplatte erscheinenden Coracoïdfenstern vereinigt werden dürfen.

Die genetische Verschiedenheit der eine Oberflächenvergrösserung abzielenden Fensterung an Scapula und Coracoïd wird dadurch verwischt, dass eine Ver-

*) Oss. foss. Pl. 245. Fig. 34.

schmelzung der beiden Hauptstücke des Schulterskeletes eintreten kann, indem der diese trennende Knorpelrest verschwindet. Damit wird die ursprüngliche Einheit des Schulterknochens wieder hergestellt. Dass beide Stücke nicht so scharf scheidbare sind, bestätigt auch die wechselnde Beziehung eines Loches, durch das Nerven (und wie es scheint auch Blutgefässe) zu den vom Coracoïd entspringenden Schultermuskeln gehen. (Vergl. die Figg. 12. 14. 16. 18. 20.). Bei der Mehrzahl der untersuchten Gattungen liegt das Loch im Coracoïd, dicht über der Gelenkpfanne. Hier ist es mehrfach von früheren Autoren erwähnt. Es kann aber auch von dieser Stelle sich entfernen und in die Naht zwischen Coracoïd und Scapula rücken, wo es bei Chamaeleo (Fig. 22.), dann bei Scincus zu finden ist.

Der gelieferte Nachweis, dass die Fensterung des Coracoïd der Saurier in ihrer Mannichfaltigkeit auf bestimmte einfachere Verhältnisse sich zurückführen lässt, kann zugleich die Vergleichung jenes Skelettheiles mit dem Coracoïd anderer Wirbelthiere begründen. Es ist gezeigt worden, dass das eine lateral gelagerte Fenster das primäre (1), allen Eidechsen, mit Ausnahme der Chamaeleonten, zukommt, während das zweite, medianwärts gelegene, variabler Natur ist, von einfacher Andeutung an (Figg. 10. 14.), bis zu grosser Ausdehnung (Fig. 20.) in allen Mittelformen vorkommen kann.

Wenn wir daher das fester stehende von dem beweglichen, veränderlichen sondern, haben wir das Coracoïd von seinen Gelenktheilen an in zwei Fortsätze ausgehend uns vorzustellen, die vorne und median durch einen knorpeligen, nur verkalkenden Bogen mit einander verbunden sind, und so die als Hauptfenster bezeichnete Oeffnung umschliessen. Der vordere Fortsatz ist der schmälere, der hintere der breitere. Dieser Fortsatz kann wiederum sich spalten und so die Bildung des Nebenfensters (2) hervorrufen. Indem wir von diesem secundären Verhalten absehen, kommen nur zwei Schenkel des Coracoïd als Grundlage der Vergleichung in den engeren Kreis der Betrachtung. Wir treffen dieses zweischenkelige ventrale Schulterstück unter den Reptilien sofort wieder bei den Schildkröten. Der vordere Schenkel, den ich als Procoracoïd unterschieden ist auch da der dünnere, der hintere der breitere. Beide laufen in Knorpel aus, der theilweise die mediale Begrenzung des von beiden Schenkeln umschlossenen Raumes bildet. Der vollständige Abschluss kommt durch einen aus dem Knorpel sich fortsetzenden Bandstreifen zu Stande. Die so umschlossene Oeffnung wird dadurch zweifellos dem Hauptfenster des Coracoïd der Eidechsen homolog sein, deren Epicoracoïd in jenem Knorpel und Bande der Schildkröten sein Homologon finden wird.

Dass bei den Schildkröten das Procoracoïd mit der Scapula verschmolzen, während das Coracoïd durch Knorpel an der Gelenkpfanne davon getrennt ist, ist nur ein untergeordnetes Verhältniss, das sich durch die auch für das Coracoïd

beobachtete Verwachsung mit der Scapula und mit dem Procoracoïd wieder ausgleicht. Wenn wir bedenken, dass bei den Sauriern das ganze ventrale Schulterstück mit der Scapula verwachsen kann, so hat es durchaus nichts befremdendes, wenn bei den Schildkröten ein Theil davon, das Procoracoïd, früher, ein anderer, das Coracoïd, später oder gar nicht diese Verbindung eingeht, denn Coracoïd und Scapula sind ja selbst nur Abschnitte eines und desselben primitiven Skeletstückes. Diese letztere Erwägung, die ich bisher überall hervorgehoben, ist auch hier nicht aus dem Auge zu verlieren.

Von grosser Wichtigkeit für die Vergleichung ist die Untersuchung des Schultergürtels von Anguis (A. fragilis). Das Schulterstück (Taf. III. Fig. 1.) besteht aus einer Scapula, die da, wo sonst die Pfanne des Schultergelenkes sich findet, in zwei durch einen breiten beilförmigen Knorpel median vereinigte Schenkel ausläuft. Der hintere (co) ist auch hier der breitere, kommt aber keineswegs darin der Breite des gleichen Theiles der übrigen Saurier gleich. Er ist völlig verknöchert, im Innern mit weiten Markräumen versehen und setzt sich darin von dem knorpeligen Gelenkstücke der Scapula ab, wie er auch gegen den Epicoracoïdknorpel (ec) abgegrenzt ist. Der vordere Schenkel (pc) dagegen geht ohne Grenze, sowohl in den Epicoracoïdknorpel, als in den Knorpel der Scapula über. Diese bei Anguis bestehende Verschiedenheit zwischen vorderem und hinterem Schenkel des ventralen Schulterstückes entspricht genau den Eigenthümlichkeiten der Schildkröten, und wir können darin eine Vermittelung nicht verkennen, die zwischen den scheinbar differenten Schultergürtelformen der Saurier und Chelonier sich anbahnt.

Es bleiben bei dieser Vergleichung noch die Crocodile und die Chamaeleonten zu berücksichtigen, deren ventraler Theil des Schultergürtels aus einem einfachen, nicht durchbrochenem Stücke besteht. Wenn man davon ausgeht, dass das Procoracoïd der Eidechsen sammt dem ihm zugehörigen Theile des Epicoracoïd nicht in der Gelenkrinne des Sternum ruht, sondern vor dem Sternum mit dem der anderen Seite sich kreuzt, so könnte man sagen, dass den Crocodilen und Chamaeleonten nur das eigentliche Coracoïd der Saurier zukomme, und das Procoracoïd mit dem ganzen Epicoracoïd fehle. Denkt man sich bei den Sauriern den die Fenster umfassenden Theil hinweg, so entspricht das übrig bleibende genau dem Coracoïd der Chamaeleonten und Crocodile. Es ist dieses somit eine einfachere Form, aus der man sich das complicirtere Stück der Saurier ableiten kann. Durch diese einfachere Form entfernen sich die Crocodile hinsichtlich des Schultergürtels von den Schildkröten, nähern sich aber den Vögeln, denen, mit Ausnahme der Cursores, die einfache Form des ventralen Schulterstückes als Coracoïd zukommt. Auch mit den Säugethieren bestehen von den Sauriern her verwandtschaftliche Beziehungen, insoferne die Bildung eines Epicoracoïd bei den Monotremen wiederkehrt.

Hinsichtlich der Clavicula habe ich deren erstes Auftreten als knöcherne Bildung zu constatiren. Die Beobachtung wurde an Lacerta agilis gemacht. Dadurch ist nur ein geringer Unterschied gegen die Clavicula der Vögel gegeben, denn dort ist die knorpelige Anlage eine äusserst geringe und nur ganz kurze Zeit andauernde. Die secundäre Knochenbildung prävalirt. Bei den Eidechsen ist sie die ausschliessliche. Es muss beim ersten Blicke befremden, dass ein gewiss homologes Skeletgebilde da unmittelbar aus Knochengewebe hervorgeht, dort eine knorpelige Anlage besitzt. Wenn auch die bei Vögeln und Eidechsen gefundenen Verhältnisse nur geringere Verschiedenheiten bieten, so ist eine grössere Kluft zwischen der Bildung der Clavicula der Eidechsen und der Säugethiere, indem für die Clavicula des Menschen eine nicht unbeträchtliche Knorpelanlage von mir nachgewiesen ward. Indem man auf diese thatsächliche Verschiedenheit grosses Gewicht legt, kann man zu der Ansicht gelangen, dass die Clavicula der Säugethiere und jene der Saurier ganz verschiedene Bildungen seien, sowie neulich von Huxley*) das Sphenoïdale basilare des Schädels der Knochenfische und der Amphibien, welches bisher als das Homologon des vorderen und hinteren Keilbeinkörpers der Säugethiere angesehen war, als ein diesen Theilen ganz fremdes Element (Parasphenoïd) erklärt wurde. So sehr ich mit dieser Auffassung übereinstimme, so wenig möchte ich diesen Fall für einen mit dem der Clavicula analogen ansehen, und das Schlüsselbein der Säugethiere von dem der Eidechsen typisch verschieden halten. Es lässt sich das daraus begründen, dass knorpelige und knöcherne Clavicula nicht nebeneinander selbständig existiren, wie dort in dem über dem Parasphenoïd gelegenen Theile des Primordialcraniums die Anlage des Sphenoïdale basilare gegeben ist, sondern dass hier die knorpelige Anlage, wo sie auftritt, doch in die knöcherne Clavicula mit übergenommen wird. Es handelt sich hier um die Aenderung der Anlage eines Skelettheiles, durch welche ein in den unteren Abtheilungen nicht knorpelig vorgebildeter Knochen mit der Gewinnung einer knorpeligen Anlage in die Reihe der typischen Skeletstücke tritt.

Was die Formverhältnisse und Verbindungen der Clavicula der Saurier angeht, so sind für beide ziemlich wechselnde Zustände hinlänglich bekannt. In seinen Krümmungsverhältnissen entspricht der Knochen am meisten der Clavicula der Vögel. Gegen das mediale Ende verbreitert sich der Knochen selten in bedeutendem Grade, und wenn das der Fall, ist er dort von einem Fenster durchbrochen, wie z. B. bei Scincus, Hemidactylus (Taf. II. Fig. 19.), Lacerta (L. viridis). Meist ist das mediale wie das laterale Ende etwas zugespitzt, was hauptsächlich für jene Fälle trifft, wo der Knochen den Querästen des Episternum aufliegt. Es

*) Lectures on the Elements of comparative Anatomy. London, 1864.

ist das aber durchaus nicht ausschliessliches Verhalten, denn bei Lacerta agilis läuft die mediale Spitze weit am Queraste gegen die vordere Spitze des kreuzförmigen Episternum aus. Eine ansehnliche Verbreiterung durch eine nach hinten vorragende dünne Knochenlamelle zeigt die Clavicula nicht selten zur Verbindung mit den Querästen des Episternum. Es ist dieser Fortsatz bei Lacerta und Scincus sehr ansehnlich, wenig bei Trachysaurus vorhanden. Bei vielen, wo sonst die nämlichen Verhältnisse des Episternum bestehen, fehlt er ganz. Die Verbindung der Clavicula mit der Scapula ist als eine bezüglich der Stelle sehr mannichfaltige bereits oben geschildert worden. Ebenso mannichfach ist die mediale Verbindung. Sie findet in allen Fällen mit einem Theile des Episternum statt, und zwar entweder mit dem vorderen Ende des Episternum, z. B. Hemidactylus (Taf. II. Fig. 19.), oder mit den Querästen desselben (Monitor), oder mit beiden Theilen zugleich. Der letztere Modus gliedert sich wieder in zwei Variationen, die von der Form des Episternum abhängig sind. Entspringen die Queräste des Episternum vom vordern Ende entfernt (Kreuzform), so sind nur die Enden der Queräste mit dem Schlüsselbeine in Verbindung, und ebenso das Ende des Vorderstücks (Lacerta, Trachysaurus). Ist das Episternum T-förmig gestaltet, so liegen die Claviculae den seitlichen Schenkeln auf längerer Strecke an und enden am Mitteltheile (Iguana Fig. 15.). Die medialen Enden der Clavicula sind entweder von einander entfernt, oder sie berühren sich und sind dann entweder durch lockere Bandmasse oder durch Synchondrose in Zusammenhang. Letzteres finde ich bei Trachysaurus. Es wird dadurch eine Beziehung der Claviculae zu einander bewerkstelligt, die an die Furcula der Vögel erinnert.

Das Episternum der Saurier ist in neuerer Zeit in einer sorgfältigen Arbeit von Rathke*) in allen seinen Beziehungen geschildert worden, so dass ich über die specielle Ausführung dieses Skelettheiles nicht näher mich zu äussern brauche. Anders verhält es sich mit dem morphologischen Werthe dieser Bildung, in welcher Beziehung die Erörterungen weniger reichlich vorliegen. Von Geoffroy St. Hilaire wurde das Episternum der Saurier — wie das der Monotremen — der Furcula der Vögel gleichgestellt. Sonst wird ganz allgemein das T- oder kreuzförmig, oder auch als einfaches Knochenstäbchen erscheinende Episternum der Saurier mit den bei Säugethieren vorhandenen, vor dem Brustbeine gelegenen Gebilden, die den gleichen Namen tragen, verglichen. Wenn man die allgemeinsten Beziehungen zu Schlüsselbein und zu Sternum auffasst, so kann an der Richtigkeit dieser Deutung wenig Zweifel sein. Bei einer näheren Prüfung erscheint die Sache nicht so ganz einfach.

---

*) Ueber den Bau und die Entwickelung des Brustbeins der Saurier. Königsberg, 1853. 4.

Erstlich ist die Lage des Episternum der Saurier eine andere, als bei den Säugethieren, und zwar liegt immer sein mediales Stück eine grössere oder geringere Strecke weit auf der ventralen Fläche des Sternum, während das Mittelstück des Episternum der Säugethiere unmittelbar vor dem Brustbein gelagert war. Zweitens ist es bei den Säugethieren immer knorpelig präformirt, bei den Sauriern dagegen tritt es sofort als knöcherne Bildung auf. Wie es im ersten Falle mit dem Sternum übereinstimmt, ist es im zweiten von ihm verschieden, denn das Sternum geht überall aus einer knorpeligen Grundlage hervor. Will man in der genetischen Verschiedenheit einen Grund für die verschiedene Bedeutung finden, so kann man allerdings beiderlei Episternalbildungen nicht zusammenwerfen. Man hat in ihnen Einrichtungen zu erkennen, denen bei aller Aehnlichkeit ihres anatomischen Verhaltens doch eine bedeutende Verschiedenheit zu Grunde liegt. Ich nehme daher Anstand, jene Episternalbildungen ohne weiteres aneinander zu reihen, und wenn ich sie auch nicht für einander fremde Gebilde betrachte, so will ich doch constatiren, dass zwischen beiden eine grosse Reihe uns noch gänzlich unbekannter Uebergangsstufen eingeschaltet werden muss. Dabei halte ich es für eine gegenwärtig noch gar nicht zu beantwortende Frage, ob jene Uebergänge ins Episternum der Säugethiere überhaupt als fortlaufende gedacht werden können, denn es schliesst sich keineswegs die Möglichkeit ab, dass bei den Sauriern der Endpunct einer Entwickelungsreihe vorliegt, die erst in weit zurückliegender Ferne an Bildungen anknüpft, aus welchen der Typus der Säugethiere allmählich hervorging.

Mit gleicher Schwierigkeit ist das Aufsuchen der Anschlüsse an die Vögel verbunden. Wie bereits oben erwähnt, ist ein bei manchen Vögeln vorkommender vorderer Fortsatz, der zwischen dem Coracoïdstücke von der Brustbeinplatte vorspringt, von Geoffroy St. Hilaire als Episternum bezeichnet worden, Andere haben ihn dann in gleicher Weise aufgefasst. Da dieser Theil aus dem Knorpel des Brustbeins hervorgeht, und zur Furcula gar keine directen Beziehungen besitzt, ist die genannte Vergleichung nicht gut zu begründen. Auch für eine andere Ansicht, die C. G. Carus*) ausgesprochen, ist es schwer, sichere Anhaltspuncte zu finden. Carus sieht in dem mittleren Stücke des Episternum der Saurier das Aequivalent des Brustbeinkieles der Vögel. Es bestehen gewiss innige Beziehungen zwischen beiden Theilen in der Lagerung, und noch innigere dadurch, dass jenes Stück nicht blos in die Periostlage der Brustbeinplatte eingeschoben ist, sondern

*) Lehrbuch der Zootomie. Leipzig, 1834. S. 158. 179. Ich hatte diese Ansicht in meinen „Grundzügen der vergl. Anat. Leipzig, 1859.“ adoptirt, weil ich damals auf die Verbindung der Furcula mit der Crista sterni grösseren Werth legte.

sogar damit ohne Grenze verwächst, z. B. bei den Ascalobotae. Da aber die Crista sterni der Vögel nicht selbständig angelegt ist, sondern in unmittelbarem Zusammenhange mit der Brustbeinplatte, so kann aus der Entwickelung kein stringenter Beweis für jene Deutung der Crista geliefert werden, und es kann die Beziehung des Mittelstücks vom Saurierepisternum zur Vogelcrista blos vermuthungsweise bestehen. Während also die Vergleichung der Verhältnisse des fertigen Skeletes die Thatsachen zu Gunsten der von Carus geäusserten Ansicht gelagert zeigt, werden wir durch die Entwickelungsgeschichte wieder davon abgelenkt. Es fragt sich nun, welcher Werth dieser entwickelungsgeschichtlichen Verneinung zugetheilt werden darf, denn davon kann doch nur allein die Tragweite ihrer bestimmenden Kraft abhängig sein. In dieser Hinsicht haben wir in Erwägung zu ziehen, dass in der embryonalen Anlage zwar sehr häufig Zustände erkennbar sind, die an eine niedere Organisation sich anschliessen, und dadurch die fertige höhere Form mit dieser niederen in Verbindung bringen. Allein es ist diese Erscheinung nichts weniger als ausschliesslich, und es ergeben sich zahllose Beispiele, wo der bezügliche Theil ganz und gar die Grundzüge des fertigen aufweist, und wo unmittelbar aus dieser Anlage keineswegs die Beziehungen erkannt werden können, welche aus der Prüfung einer Reihe von Organismen für ihn hervorgehen. Das obere Tarsusstück, welches bei den Vögeln mit der Tibia verschmilzt, ist zwar in der Anlage ein von der Tibia getrenntes, selbständiges Skeletstück, es ist aber nicht möglich, aus ihm allein zu bestimmen, welchen Theilen des Tarsus es entspricht. Wenn man nicht weiss, dass bei den Reptilien das Centrale (Naviculare) mit dem Astragalus sich verbindet, und dass diesem wieder der Calcaneus verbunden ist, wenn man nicht weiss, dass der Tarsusknochen, den wir Astragalus nennen, aus einem tibialen und einem besonderen intermediären Stück der geschwänzten Amphibien sich zusammensetzt: so ist es ganz unmöglich, zu erkennen, das jenes Stück des Vogeltarsus vier gesonderten Tarsustheilen entspricht, die bei den Amphibien bleibend unterscheidbar sind. Die embryonale Anlage zeigt uns also nur bis zu einem gewissen Grade die Beziehungen zu nächst niederen Organismen, und wir müssen anerkennen, dass da, wo das nicht der Fall ist, diese Beziehungen deshalb noch nicht gänzlich zu fehlen brauchen.

Wenden wir diese Erwägungen auf die Sternalleiste der Vögel an, so ist aus der mit der Brustbeinplatte zusammenhängenden Anlage noch keineswegs die unbedingte typische Zusammengehörigkeit beider Theile zu ersehen, es ist die Sternalleiste keineswegs nothwendig eine reine Anpassungsbildung*) zur Vergrösserung

*) Eine solche aus der Accommodation an veränderte Leistungen hervorgegangene Bildung ist die Sternalleiste der Säugethiere (Fledermäuse, Maulwurf). Hier kann nicht daran gedacht

der Ursprungsflächen der Brustmusculatur, sondern sie kann ebenso aus einem Episternum hervorgegangen sein, das allmählich engere Verbindungen mit dem Sternum einging, um endlich mit ihm in eine gemeinsame Anlage zu verschmelzen. Weit davon entfernt, dieser Möglichkeit die Bedeutung einer Thatsache einzuräumen und darauf hin die Crista sterni als Homologon des Episternum der Saurier zu betrachten, durfte ich doch nicht einfach darüber hinweggehen, schon deshalb nicht, weil durch das Bestehen dieser Möglichkeit die andere Ansicht keineswegs als eine ganz gesicherte erscheint.

Enaliosaurier.

Der Schultergürtel dieser Abtheilung besteht bekanntlich aus einer Scapula, an welcher am Schultergelenke ein ansehnliches beilförmiges Coracoïd angefügt ist. Mit der Scapula verbindet sich — bei Ichthyosaurus — eine Clavicula, welche sich mit ihrem medialen Ende einem Episternalstücke auflagert.

Die wichtigste Differenz von den Eidechsen besteht hier in dem Fehlen eines Brustbeines*), wodurch die Verbindung der Coracoïdstücke in der Medianlinie beeinflusst zu sein scheint. Es kommt dadurch eine allen übrigen Reptilien fehlende Einrichtung zu Stande, die in ihren mechanischen Leistungen das Sternum ersetzen kann. Von nicht geringerer Bedeutung halte ich noch zwei andere Thatsachen. Erstlich das Vorkommen eines Episternum bei mangelndem Sternum, wodurch die relative Unabhängigkeit beider Theile hervorgeht. Eine zweite Thatsache betrifft die Verbindung der Clavicula mit der Scapula. Bei den lebenden Sauriern findet diese Verbindung entweder an einer oder an mehreren Stellen statt. Der erstere Fall ist der häufigere. Niemals aber ist die Vereinigung in einer grösseren Ausdehnung gegeben, während bei Ichthyosaurus der ganze Vorderrand der Scapula dem Schlüsselbeine eine Lagerstätte bietet**); damit sind Verhältnisse gegeben, die durch ihr Vorkommen im Schultergürtel der Fische zum Verständnisse des letzteren nicht wenig beizutragen im Stande sind.

---

werden, einen Zusammenhang mit dem Episternum anzunehmen, denn das Episternum der Säugethiere liegt niemals der ventralen Brustbeinfläche auf. Bei den Vögeln dagegen liegt die Beurtheilung durch die enge Verwandtschaft mit den Sauriern in ganz anderer Weise.

*) Für Ichthyosaurus ist das zwar zweifellos, allein bei Plesiosaurus wird von Conybeare ein eigenthümliches, vor den Coracoïdknochen gelagertes Stück als Sternum bezeichnet, welche Deutung von Cuvier mit Recht in Frage gestellt wird (Oss. foss. 4. Edit. Vol. X. S. 458.). Der Brustgürtel von Plesiosaurus scheint in der Conybearischen Restitution auch in dem als Scapula aufgefassten Stücke nicht ganz sicher zu sein.

**) Cuvier, Oss. foss. 4. Ed. Atlas Pl. 258. Figg. 3. 5.

Amphibien.

Die hier vorhandenen Einrichtungen des Schultergürtels reihen sich in der Hauptsache an die der Reptilien an, sind aber durch mehrfache Eigenthümlichkeiten davon verschieden. Ich erkenne bei den Amphibien zwei Modificationen einer und derselben Grundform des Schultergürtels, in den zwei grösseren Abtheilungen, und werde deshalb der Uebersichtlichkeit wegen beide Abtheilungen gesondert vorführen.

Ungeschwänzte Amphibien.

Die am Schultergürtel der ungeschwänzten Amphibien nach und nach in Anwendung gekommenen Erklärungsweisen geben durch ihre Mannichfaltigkeit ein Zeugniss für die Schwierigkeit des Objectes oder für die Unzulänglichkeit der Methode der Bestimmung ab. Es gilt dies vornehmlich für den ventralen Abschnitt und die damit in Verbindung stehenden unpaaren Stücke, während der dorsale Theil immer gleich als Scapula beurtheilt ward. Was die ventralen Stücke angeht, so werden die beiden von dem Schultergelenke ausgehenden Theile von Cuvier*) als Schlüsselbeine bezeichnet, welche sich an die zwei Enden des Brustbeins legen. Das letztere ist nach demselben Autor**) ein sehr entwickeltes Gebilde, welches vorn in einen scheibenförmigen Knorpel ausläuft und nach hinten in eine andere Knorpelscheibe endet, während der mittlere Theil die Schlüsselbeine aufnimmt. Von Geoffroy St. Hilaire***) wird der vordere Schenkel als „Furculaire", der hintere als „Coracoïd" bezeichnet. Die beiderseitigen Stücke werden durch ein Mittelstück des Brustbeins (Entosternal) vereinigt, dem vorn ein „Episternal", hinten ein „Xiphisternal" angefügt ist. Später hat Cuvier†) die beidendivergirenden Schenkel gleicherweise wie Geoffroy bezeichnet, es ist aber keine Rede mehr von einem mittleren Sternalstücke. Es heisst darüber: „On ne voit guère entre les clavicules et entre les coracoïdiens que ce qu'il y a toujours de fibro-cartilage dans les articulations de ce genre, en sorte que l'on peut déjà dire que la jonction de ces os de l'épaule entre eux interrompt le sternum." Demgemäss wird der die Enden der Clavicula und des Coracoïd jederseits verbindende Knorpel diesen selbst zugerechnet. Nur in jenen Fällen, wo die Clavicula sich mit ihrem untern Theile mit der der anderen Seite vereinigt und noch vor diesen Knochen ein Knorpel sich findet, hält Cuvier die Möglichkeit offen, dass diese Stücke,

*) Vorlesungen, übers. von Froriep u. Meckel. I. S. 226.

**) Ibid. S. 189.

***) Philosophie anatomique.

†) Oss. foss. 4. Ed. X. S. 298.

wenn sie nicht Epiphysen der Clavicula sind, oder zum Episternum gehören, Theile eines Sternum sein können.

Eine grössere Anzahl von Theilen wird von Mertens*) unterschieden, der das nähere Verhalten zugleich genauer beschreibt. Das vordere Stück soll der Furcula, das hintere einer Clavicula entsprechen. Der beide medianwärts vereinigende Knorpel wird als Körper eines Sternum gedeutet, das „Episternum" Geoffroy's als Manubrium Sterni, das Xiphosternal aber in Uebereinstimmung mit Geoffroy als Schwertfortsatz. Ein von älteren Autoren übersehenes Stück liegt da, wo die Scapula mit Furcula und Clavicula sich verbindet.

Am sorgfältigsten ist die von Dugès**) angestellte Untersuchung. Es werden da sechs verschiedene Stücke unterschieden und die Vergleichung derselben nicht nur unter den Amphibien, sondern auch mit den Reptilien ausgeführt. Zwei Stücke kommen der Scapula zu, Scapulare und Adscapulum (Omolita Geoffroy's). An der Gelenkpfanne theilt sich die Scapula in zwei Aeste, wovon der äussere und vordere dem Acromion oder seinem Anfange an der Spina scapulae entsprechen soll, indess der innere hintere klärlich den Processus coracoïdes der Säugethiere vorstellt. Die zwischen diesen beiden Vorsprüngen der Scapula liegende Ausbuchtung wird durch ein lange Zeit knorpelig bleibendes Stück zu einem Loche abgeschlossen und dieses bereits Mertens bekannte Knorpelstück stellt das ligamentum acromio-coracoïdeum des Menschen dar. Ein anderes Stück wird „Paraglénale" benannt. Es verbindet die Scapula mit den anderen ventralwärts zusammentretenden Stücken. Das vierte, welches sich an den Coracoïdfortsatz der Scapula anschliesst und sowohl sich mit dem gleichartigen der anderen Seite verbindet, als die hintere Partie des Sternum stützt, ist das Coracoïd. Parallel mit diesem verläuft von dem Acromialfortsatz der Scapula das fünfte Stück gegen den vorderen Theil des Sternum; es ist das „acromiale". Das sechste Stück endlich wird durch die wahre Furcula oder das Gabelschlüsselbein gebildet. Es ist dies ein bald beständig, bald nur lange Zeit hindurch knorpelig bleibender Theil, der durch das Acromiale bedeckt vom Paraglénale beginnt und bis zum Coracoïd nach hinten zieht, wo er zwischen die beiderseitigen Coracoïdea einschiebt. Diese Furcula ist noch dadurch ausgezeichnet, dass sie allein die Verbindung des Schultergürtels mit dem Sternum vermittelt. Am Sternum der Frösche unterscheidet Dugès vier Stücke, indem am vorderen wie am hinteren Abschnitte der knöcherne und der knorpelige Theil als ein besonderes Stück aufgefasst wird.

---

*) Anatomiae batrachiorum prodromus. Diss. inaug. Halae, 1820.

**) Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges. Mém. prés. à l'Acad. des Sc. Paris. Sc. math. et phys. Tome VI. 1835.

Diese genaue Unterscheidung einzelner Theile wird später nicht mehr festgehalten. So führt Stannius*) den von Dugès als Furcula bezeichneten Knorpel nicht mehr als besonderes Stück an, der unter dem Acromiale gelegene Abschnitt scheint einfach dem als Clavicula bezeichneten „Acromiale" zugetheilt zu werden, während die zwischen die Coracoïdea eintretende Fortsetzung desselben Knorpels als „medianer unpaarer Knorpelstreif" (beim Frosche) bezeichnet wird. Von den Sternaltheilen wird der vordere, inconstante, als Manubrium, der hintere als Pars xiphoidea aufgefasst.

In neuester Zeit findet sich wieder eine genauere Untersuchung und daraut gegründete Deutung von Ecker**) ausgeführt. Zunächst werden die knöchernen und die knorpeligen Theile des Schultergürtels unterschieden. Die ersteren sind: das Schulterblatt mit dem oberen Schulterblatt, das Coracoïdeum, die Clavicula, Dugès, acromial. Von knorpeligen Theilen wird der von Dugès als „paraglénal" bezeichnete Knorpel aufgeführt, dann der am vorderen Rande des ventralen Abschnittes des Schultergürtels verlaufende, in einer Rinne der Clavicula eingebettete Knorpelstreif, der sich am vorderen Rande mit dem Episternum, seitlich mit dem Coracoïdeum verbindet, und mit dem der anderen Seite durch Bandmasse vereinigt ist. Diesen mittleren Theil des Knorpelstreifs glaubt Ecker naturgemässer als knorpelig gebliebenen Brustbeinkörper, Corpus sterni, zu betrachten. Demgemäss wird dann auch der vordere Theil des Sternum als Episternum, der hintere als Hyposternum bezeichnet.

Von diesen mannichfachen Erklärungen kann ich meinen Untersuchungen zufolge keiner vollständig beitreten. Die Widerlegung derjenigen Anschauungen, von denen ich abweichen zu müssen glaube, ergibt sich am einfachsten durch die Vorführung meiner Beobachtungen selbst. Diese letzteren begründen sich vornehmlich auf die Entwickelung. Von da ist sowohl die Beurtheilung des complicirteren fertigen Zustandes leichter, wie auch die Vergleichung mit den homologen Bildungen anderer Classen.

Die Anlage des Schultergürtels ist ein einziges continuirliches Knorpelstück, welches, sobald es unterscheidbar ist, auch zwei Hauptabschnitte erkennen lässt, die in der Pfanne des Schultergelenkes zusammenstossen. Der eine dieser Abschnitte ist nach aufwärts gerichtet, er ist die Grundlage der Scapula, der andere ist nach abwärts gerichtet und bildet (bei Rana) ein langgezogenes, in der Mitte von einer länglichen Oeffnung durchbrochenes Stück, welches mit dem der andern

*) Zootomie der Amphibien. S. 73. 17.

**) Ecker, Die Anatomie des Frosches. Ein Handbuch für Physiologen, Aerzte und Studirende. Erste Abtheilung. Braunschweig, 1864. S. 43.

Seite zusammenstösst. Bei der gleichartigen hyalinen Beschaffenheit des Knorpels ist es noch unthunlich, die einzelnen Theile genauer zu bezeichnen, die am fertigen Schultergürtel aus ihm hervorgegangen sind. Mit der über der Gelenkpfanne auftretenden ersten Verknöcherung differenzirt sich der dorsale Theil des Knorpels in Scapula und Suprascapulare (Omolita Geoffroy, adscapulum Dugès). Die Verknöcherung tritt zuerst als Knorpelverkalkung auf, der die Bildung von Periostknochen folgt. Eine andere Grenze ist zwischen beiden Stücken nicht gegeben. Unter Zunahme des Knorpels am freien Rande wächst das dorsale Stück des Schultergürtels, und es tritt später durch Verkalkung des Suprascapulare und Perisistenz eines hyalinen Knorpelstreifens zwischen beiden Theilen eine schärfere Trennung ein. Diese wird noch dadurch erhöht, dass sich median auf einer Strecke des Suprascapulare echte Knochensubstanz bildet. Ausführliche Schilderung der Textur beider Theile findet sich für Rana bei Ecker, begleitet von guten Abbildungen der äusseren Formverhältnisse. Der Knochen des Suprascapulare ist bei einigen, so bei Pelobates, dann bei Bufo, in der Mitte seiner Länge scharf vom Knorpel abgesetzt.

Durch den nicht verkalkten Knorpelstreif zwischen Scapula und Suprascapulare wird für beide Theile eine Art von Selbständigkeit gegeben. Das beweglich der Scapula verbundene Suprascapulare erscheint als ein eigenes Skeletstück, und sein immer die Scapula übertreffendes Volum mag diese Meinung noch befestigen. Es wird durch seine Grösse zum Hauptstücke der Scapula erhoben. So bei Bombinator (Taf. III. Fig. 11.), mehr noch bei Pipa (Taf. III. Fig. 13.), wo der nach obigen Gesichtspuncten als Scapula (s) zu bezeichnende Theil von ausserordentlicher Kürze ist. Breyer*) bezeichnet daher diesen Theil als Scapula secundaria, den andern als Scapula major, und Mertens**) lässt aus ähnlicher Rücksicht die Scapula nur als Collum scapulae gelten. Trotz dieser Selbständigkeit sind sie aber doch nur Theile eines und desselben Skeletstückes, welches auch bei den Reptilien ein ganzes einheitliches, ist. Geoffroy***) ist, wie auch Dugès dafürhält, gewiss im Rechte, wenn er diesen oberen, bei den ungeschwänzten Amphibien den Anschein von Selbständigkeit besitzenden Theil des Schulterblattes den Knorpelresten vergleicht, welche an den Basen der Schulterblätter der Säugethiere vorkommen. Der von Cuvier†) dagegen erhobene Einwand, dass an dem dorsalen Stücke des Schulterblattes der Frösche gleichfalls noch (unverkalkte) Knorpel-

*) Observat. anatomicae circa fabricam Ranae pipae. Diss. inaug. Berolini, 1811. S. 8.
**) Op. cit.
***) Phil. anat. S. 118.
†) Oss. foss. 4. Edit. X. S. 296. Anmerk.

reste vorkommen, verliert an Bedeutung, wenn man sich erinnert, dass dasselbe auch am Suprascapularknorpel der Säugethiere der Fall ist. Will man aber auf die hyaline Knorpelgrenze zwischen Scapula und Suprascapulare der Frösche Werth legen, so ist die Individualität beider dadurch getrennter Stücke doch noch nicht soweit, dass man das ventrale Scapularstück der Frösche der ganzen Scapula der Säugethiere gleichstellen könnte. Es zeigt sich eben hier die Erscheinung, dass ein gleichartig angelegter Theil in ungleichartige Theile differenzirt in das fertige Skelet übergeführt wird. Bei den ungeschwänzten Amphibien wird nur der dem Gelenke zunächst gelegene Abschnitt überall in wahren Knochen umgewandelt, und dieser Abschnitt kann wieder eine sehr verschiedene Ausdehnung besitzen; der übrige grössere Theil bleibt hyalin knorpelig oder er verkalkt, und in letzterem Falle bildet eine hyalinknorpelige Zone die Grenze gegen den knöchernen Abschnitt. Eben dadurch sind dann beide gegen einander beweglich, und dadurch ergibt sich wieder der Schein einer Selbständigkeit, der durch periostale Knochenauflagerungen auf das dorsale Stück in einzelnen Fällen erhöht wird. Bei den Reptilien bildet der aus wahrem Knochen bestehende Theil der Scapula gleichfalls noch nicht immer den grösseren Theil dieses Knochens, aber das dorsale, länger knorpelig bleibende Stück ist fester mit dem Gelenkstücke verbunden. Die Knorpelverkalkung setzt sich aus dem einen unmittelbar ins andere fort, nur am Rande bleiben hyaline Reste vom Knorpel übrig. Bei den Säugethieren endlich ist der verkalkende Knorpelrest verhältnissmässig unansehnlich, indem ein noch grösserer Theil der knorpeligen Anlage in wahren Knochen übergeführt wird. Dieser assimilirt sich schliesslich bei vielen auch noch den verkalkten Ueberrest des Knorpels, und bildet ein einheitliches Ganze, an welchem Unterscheidung in Scapulare und Suprascapulare nicht mehr möglich ist.

Aus der Gelenkpfanne entspringen von dem bereits in die knöcherne Scapula umgewandelten Theile des Schulterknorpels zwei median in einander übergehende Knorpelstreifen, die so die Form einer Schleife bilden. Der vordere Streifen setzt sich durch eine sanfte Einbuchtung von einer genau der Gelenkpfanne entsprechenden vorderen Vorragung ab, die hauptsächlich von der Scapula (von deren Processus acromialis nach Dugès) gebildet wird, und vor der Verknöcherung der Scapula viel flacher erscheint als später. Es bleibt diese Parthie lange Zeit hindurch hyalin knorpelig, verkalkt aber dann und bildet das Verbindungsstück des dorsalen und ventralen Abschnittes des Schultergerüstes.

Die Veränderungen, welche an dem schleifenförmigen ventralen Stücke vor sich gehen, beziehen sich theils auf die äusseren Formverhältnisse, theils auf die Textur. Mit Bezug auf die ersteren ist zu erwähnen, dass beiderseitige Stücke mit ihrem medialen Theile sich aneinanderlegen, worauf dieser Theil bedeutend an

Breite zunimmt. Es bleiben aber auch dann in der medialen Verbindungslinie noch Lücken bestehen, die nur durch Bindegewebe erfüllt werden. Der hintere Knorpelstreifen wächst mehr in die Breite als der vordere, und beide anfänglich gleiche Theile werden dadurch von einander sehr verschieden. In dem hinteren Knorpelstreifen tritt Verknöcherung auf, der Knorpel verkalkt und um ihn entsteht eine Scheide aus Periostknochen, oder es ist der letztere Vorgang der frühere. So bildet sich ein besonderes Knochenstück, welches an dem medialen Umfange der Gelenkpfanne beginnt, dann medianwärts ziehend sich verschmälert, um endlich noch ansehnlicher verbreitert in den medialen Knorpel überzugehen. Im verkalkten Knorpel entstehen Markräume, die in Mitten des Knochens zu einem grossen Markraume zusammenfliessen, während nach den Enden zu der verkalkte Knorpel eine an den hyalinen angrenzende Zone vorstellt.

Der vordere Knorpelstreifen oder der vordere Schenkel der Schleife, der sowohl in der Nähe der Pfanne des Schultergelenks als am medialen Stücke mit der verkalkten Grenzzone des vorerwähnten Knochens in Zusammenhang steht, zeigt längere Zeit hindurch keine Veränderung. Bei Rhinoderma finde ich sogar am ausgebildeten Thiere diese ganze Parthie hyalin, ebenso bei Phyllomedusa (Taf. III. Fig. 7. pc.). In der Umgebung des vorderen Knorpels kommt noch vor vollendeter Metamorphose eine Knochenbildung zu Stande, deren erste Spur in der lateralen Einbuchtung am Vorderrande wahrzunehmen ist. Dieser Knochen entsteht ohne Betheiligung des Knorpels, nicht einmal unmittelbar demselben aufgelagert, sondern durch eine Bindegewebslage davon getrennt. Er legt sich, an den die Einbuchtung von aussen und seitlich begrenzenden Vorsprung emporwachsend, und medianwärts dem Vorderrande des Knorpels folgend, in schwach S-förmiger Krümmung dem ganzen Vorderrande des ventralen Theiles des Schultergürtels an, und umwächst allmählich rinnenförmig den vorderen Knorpelschenkel. Daran schliessen sich dann unmittelbar die bereits durch Dugès bekannten Formverhältnisse an.

Die Beziehungen dieses Knochens zu dem ihm unterliegenden Knorpel scheinen nicht überall die gleichen zu sein. Während er bei Rana wie ein Deck- oder Belegknochen auftritt, und den Knorpel rasch von vorne her umwächst, finde ich ihn bei Bufo (B. variabilis) kurz nach vollendeter Metamorphose des Thiers noch ganz selbständig vor dem Knorpel liegen, zu dem er noch gar keine näheren Beziehungen eingegangen hat. Er besteht aus einer Rinde lamellöser Knochensubstanz, die einen die Länge des Knochens durchziehenden Markraum umschliesst. Es geht daraus hervor, dass der Knochen bei Bufo nicht etwa später sich bildet, sondern sich längere Zeit selbständig hält, ehe er mit der Umwachsung des Knorpels zu diesem in nähere Verhältnisse eintritt.

Am medialen Ende geht dieser unabhängig vom Knorpel entstandene Knochen

in eine den medialen Verbindungsknorpel gabelförmig umfassende Lamelle über, wovon die eine Hälfte an der vorderen Fläche, die andere an der hinteren sichtbar ist. Die Vorsprünge sind sehr ansehnlich bei Pipa (Taf. II. Fig. 12.). Die Veränderungen des bis jetzt noch hyalinen Knorpels bestehen erstlich in der Vereinigung der einander bisher nur berührenden beiderseitigen Verbindungsstücke, zweitens in der Verkalkung des Knorpels. Durch die Verschmelzung der Verbindungsstücke kommt ein unpaares, von jeder Seite her zwei Knochenstücke aufnehmendes Mittelstück zu Stande, welches in das hintere Knochenpaar unmittelbar übergeht, da wie oben gezeigt, dem letzteren Knorpel zu Grunde liegt. In das vordere Knochenpaar ist von Seite des Mittelstückes kein unmittelbarer Uebergang, da sich jener Knochen unabhängig vom Knorpel gebildet hatte. Es setzt sich also vom Mittelstücke aus der Knorpel unter dem Knochen hinweg bis zum Gelenktheil der Scapula fort.

Erst mit der Verkalkung des hyalinen Knorpels treten engere Verbindungen ein, und es ist dann die Grenze zwischen diesen Theilen äusserlich nur durch die Randlinien der wahren Knochenlagen gegeben. Das vordere Knochenpaar liegt aber auch jetzt noch dem verkalkten Knorpel auf, während das hintere Paar, dessen innere Masse aus Knorpel hervorging, unmittelbar in das verkalkte Mittelstück sich fortsetzt.

Bringt man mit diesem Entwickelungsgange des ventralen Theils des Schultergürtels die fertigen Verhältnisse in Beziehung, so hat man sich vor allem zu vergegenwärtigen, dass zwei sehr verschiedene Vorgänge an der Bildung der beiden Knochenstücke betheiligt sind. Der hintere Knochen entsteht nicht blos als Belegknochen auf dem ihm zu Grunde liegenden Knorpelschenkel, sondern durch Mitveränderung dieses Knorpelstücks, welches in den Knochen über- und in ihm aufgeht. Der vordere Knochen ist ganz ohne Mitbetheiligung des vorderen Knorpelschenkels entstanden, wenn auch in der Nähe desselben. Er wirkt nicht verändernd auf den Knorpel ein, und wenn dieser auch verkalkt, so ist er ersterem dadurch noch nicht enger verbunden, als er vorher es war.

Das hintere Knochenstück wird allgemein als Coracoïd bezeichnet*), das vordere, Dugès' Acromial, von Ecker zum ersten Male als Clavicula. Ecker sagt zwar, dass er es mit Cuvier so bezeichne, allein Cuvier hat den Knochen,

---

*) Bei Dumeril & Bibron (Erpétologie générale VIII. S. 69.) ist bezüglich des Schultergürtels der Frösche angegeben: „La portion moyenne ou inférieure est composée d'une Série de pièces impaire que constituent un sternum, sur lequel viennent s'articuler les os correspondant à la clavicule et a l'émminence coracoïde ou acromiale, lesquels, avec l'omoplate, ferment la véritable épaule.“ Es wird also eingeräumt, dass das Coracoïd auch das Acromion vorstellen könne.

sammt dem darunter liegenden verkalkten Knorpel, für die Clavicula genommen. Es geht das klar aus der Beschreibung hervor, in welcher er vom Schlüsselbeine sagt: „Son angle postérieur contribue à la cavité glénoïde", was von dem Stücke, welches Ecker so genau dargestellt hat, nicht gesagt werden kann. Wenn aber Ecker die Clavicula im Cuvier'schen Sinne fassen will, entspricht sie nicht mehr Dugès' Acromial, sondern diesem und dem daruntergelegenen Knorpel. Der schon in der Anlage gegebene Uebergang des letzteren in das mediale Verbindungsstück, und von da in das sogenannte Coracoïd, lässt an der Richtigkeit der Cuvier'schen Deutung starke Zweifel entstehen. Es ist nicht bekannt, dass die Clavicula mit dem Coracoïd eine gemeinsame knorpelige Anlage besässe, es ist das sogar allen über das Verhältniss der Clavicula zum Schultergürtel bekannten Thatsachen zuwiderlaufend. Daher ist es nöthig, die Sache genauer zu prüfen, und dazu glaube ich in der gegebenen Entwickelungsskizze das Material beigebracht zu haben. Der selbständig sich bildende Knochen ist das Homologon einer Clavicula; er entsteht auf die gleiche Weise wie das Schlüsselbein der Eidechsen, und besitzt die gleiche Lagerung, wenn er auch vom knorpelig angelegten Schultergürtel sich noch nicht freigemacht hat, vielmehr diesen auch da, wo er ganz unabhängig entsteht, halbrinnenförmig umwächst. Darin liegt die Eigenthümlichkeit der Schlüsselbeinbildungen der ungeschwänzten Amphibien, wodurch zugleich die Bedeutung dieses Knochens am ausgebildeten Skelete verhüllt wird.

Es fragt sich nun, nachdem der Belegknochen des vorderen Schenkels des primitiven Schultergürtels als Clavicula zu erklären ist, wie dieser Schenkel selbst aufzufassen sei. Vergleicht man die Anlage des Schultergürtels der Frösche mit jener der Eidechsen, so sieht man am ventralen Abschnitte gleiche Verhältnisse. Zwei vom Gelenktheil ausgehende, medial zusammenlaufende, knorpelige Schenkel umschliessen eine Oeffnung. In beiden Fällen ist der hintere Schenkel der breitere, der zuerst ossificirende. Wenn man in beiden Abtheilungen das hintere Stück als dem Coracoïd der übrigen Wirbelthiere entsprechend annahm, so wird bei den Amphibien der vordere dem Procoracoïd der Eidechsen gleich sein. Noch übereinstimmender sind diese Theile der Amphibienschulter mit jenen der Blindschleiche (Vergl. oben Seite 46. und Taf. III. Fig. 1.). Die Aehnlichkeit ist so gross, dass Dugès die Vergleichung darauf baute. Es kommt aber dieser Beobachter, nachdem er einmal den unterhalb seines „Acromial" liegenden Knorpel für die Clavicula erklärt, und demgemäss das knorpelige Procoracoïd der Blindschleiche eben so ansehen muss, zu einer Wiederholung des Geoffroy'schen Irrthumes; dass nämlich die Clavicula der Eidechsen einem Acromion entspräche. Wenn man von diesem Irrthume absieht, ist die Vergleichung eine richtige, da sie wenigstens innerhalb der Amphibien und Reptilien eine consequente ist.

Der Werth des Procoracoïd als eines eigenen, den Säugethieren, Vögeln und Crocodilen fehlenden Theiles des Schultergürtels, wird bei den ungeschwänzten Amphibien noch dadurch dargethan, dass sich hier die Wahrscheinlichkeit, dass es einem Acromion vergleichbar sei, unbedingt ausschliesst. Wo der vordere Rand der Scapula unmittelbar in das Procoracoïd auslief, wie bei den Schildkröten, konnte man, wenigstens mit einigem Grunde, in jenem vorderen Schenkel des ventralen Theiles des Schultergürtels einen Acromialfortsatz sehen. Bei den Amphibia anura erhebt sich am Gelenktheile der Scapula ein Fortsatz, an welchem das laterale Ende der Clavicula angefügt ist. Die geringe Entwickelung der Scapula bei Pipa lässt auch diesen Fortsatz fehlen. Auch bei Bombinator ist er unansehnlich. Bei allen übrigen untersuchten Amphibien ist er sehr bedeutend (Vergl. Taf. III. Fig. 5—9 a.). Er entspricht dem Paraglénal Dugès. Wenn bei den Amphibien ein Acromion gesucht werden soll, so kann man es nur in diesem Fortsatze finden, denn nur an ihm findet man die Beziehungen, die das zuerst sicher bestimmte Acromion der Monotremen zur Scapula besitzt. Der Ursprung des Procoracoïd unterhalb jenes Fortsatzes kann nicht zu einem Zusammenwerfen beider verwerthet werden, weil die mediale Verbindung des Procoracoïd mit dem Coracoïd sofort die Eigenthümlichkeit des ersteren hervorhebt. Auch die Verbindung des Schlüsselbeins mit der ganzen Länge des Procoracoïd bestärkt diese Ansicht, wobei auch nicht zu vergessen ist, dass bei den Eidechsen die Verbindung des Procoracoïd mit dem Coracoïd an der Basis eine innigere ist als mit der Scapula.

Der ventrale Theil des gesammten primitiven Schultergürtels der ungeschwänzten Amphibien besteht also erstlich aus dem Coracoid der Autoren, zweitens aus dem Procoracoïd oder dem „Furculaire“ Dugès', einem Theile der Clavicula Cuvier's, endlich drittens aus dem Verbindungsstücke beider, das nach Ecker als „Brustbeinkörper“ zu betrachten wäre.

Dieser vor Ecker schon von Mertens als Sternum gedeutete Theil existirt aber nicht selbständig, da die ganze mediane Verbindung beider Schultergürtelhälften ausschliesslich durch den das Procoracoïd mit dem Coracoïd vereinigenden Knorpel bewerkstelligt wird (Taf. III. Fig. 4.). Schon in der Anlage gehört dieser Knorpel dem Schultergürtel zu. Aus der Vergleichung des Verhaltens des Schultergürtels jener Amphibien, bei denen keine mediane Verschmelzung stattfindet, geht ebenso die Irrigkeit jener Deutung hervor*).

*) Der Darstellung Ecker's zufolge ist das von mir als Procoracoïd angeführte Stück an seinem medialen Rande von dem von Ecker als „Corpus sterni“ bezeichneten Knorpel getrennt, und nach der in Fig. 35. (Op. cit.) gegebenen Abbildung der „Schlüsselbeinknorpel von einem jungen Thiere von rana halecina“ ist dem Coracoïd noch eine besondere von der Fortsetzung jenes Knorpelstreifs getrennte Epiphyse angefügt. Es würden also die Procoracoïde sich nach hinten zwischen die beiden Coracoïde von diesen durch eine scharfe Grenze geschieden fortsetzen.

Die von dem Procoracoïd und Coracoïd umschlossene Oeffnung ist ebenso zu beurtheilen wie jene der Eidechsen, die das Hauptfenster des ventralen Theils des Schultergürtels bildete. Es hat diese Oeffnung bei den Amphibien aber noch eine andere Beziehung, indem durch sie ein Nerv zu den ventralen Schultermuskeln tritt, der bei den Eidechsen ein besonderes Durchtrittsloch hatte. Diese Eigenthümlichkeit steht wohl damit im Zusammenhange, dass bei den ungeschwänzten Amphibien das Fenster näher an das Schultergelenk gerückt ist, während es bei den Eidechsen erst in grösserer Entfernung davon beginnt.

Das Coracoïd verbindet sich mit den anderen Schultertheilen nur durch Knorpel, der auch die meist durchbrochene Pfannengegend bilden hilft. In jenen Fällen, wo eine mediane Vereinigung der Schulterstücke stattfindet, verkalkt dieser Knorpel allmählich, und bewirkt eine festere Verbindung mit der Scapula. Wo eine mediane Vereinigung der Coracoïde nicht vorhanden ist, erhält sich zwischen Scapula und Coracoïd in der Regel noch etwas weicher Knorpel, so dass dadurch das Coracoïd gegen die Scapula und den damit unmittelbar verbundenen vorderen Ast beweglich bleibt. Bei Hyla adelaidensis, Phyllomedusa bicolor, Bombinator igneus, Bufo biporcatus und B. Leschenaultii habe ich das wahrgenommen. Es ist in allen diesen Fällen das mediane, dem Epicoracoïd der Eidechsen homologe Knorpelstück beiderseits noch knorpelig und nicht mit dem der anderen Seite verschmolzen, vielmehr schiebt sich das rechte Coracoïd mit seinem Ende vor das linke. Aber auch bei Pipa, wo die medialen Coracoïdknorpel zusammenstossen, finde ich eine feste Verbindung des Procoracoïd — mit der Scapula, und eine bewegliche des hinteren Stückes; und ebenso bei Polypedetes quadrivittatus. Ich glaube somit dieses Verhalten als Regel ansehen zu dürfen.

In dieser Eigenthümlichkeit kommen die ungeschwänzten Amphibien mit den Schildkröten überein, und es ergibt sich dadurch eine grosse Aehnlichkeit des Brustgürtels, auf welche bereits schon von Meckel hingewiesen ward. Diese Aehnlichkeit vervollständigt sich durch die Art der medianen Verbindung des Procoracoïd und des Coracoïd, die bei allen ungeschwänzten Amphibien durch Knorpel zu Stande kommt. Bei den Schildkröten wird dieser Knorpel gleichfalls angetroffen, aber auf eine kurze Strecke durch Bandmasse ersetzt. Die Uebereinstimmung der Einrichtung des Brustgürtels in jenen beiden genannten Abtheilungen, erleidet aber noch dadurch eine Modification, dass das Procoracoïd der Chelonier aus wahrem Knochengewebe besteht, indess die Verbindung eines als Clavicula

---

Dieser Darstellung gegenüber muss ich erklären, dass bei beiden, speciell darauf untersuchten einheimischen Ranae, von einer Trennung des medianen Knorpels und jener des Coracoïd nicht einmal eine Andeutung zu finden war. R. halecina habe ich nicht untersucht.

aufzufassenden Knochentheiles mit diesem Abschnitte bei den Cheloniern nicht existirt. Wenn ich die verschiedenen Grade der Selbständigkeit, welche die Clavicula der ungeschwänzten Amphibien aufweist, in Erwägung ziehe, so kann ich den Gedanken nicht ausschliessen, dass bei den Cheloniern der Mangel einer Clavicula und die Ossification des vorderen Coracoïdschenkels in einem Connexe stehen möchten. Es kann die Clavicula als solche völlig in das Procoracoïd aufgegangen sein. Das bei den Amphibien in deutlicher Weise Angebahnte wäre bei den Schildkröten zum Ausdruck gekommen. Da aber unmittelbare Nachweise hiefür zur Zeit noch fehlen, wird man sich nur an die andere Anschauung halten dürfen, die durch Thatsachen begründet ist. Man hat sich dabei zu erinnern, dass diesen Theilen des Schultergürtels ein einziger Knorpel zu Grunde liegt, an dem erst die Ossification einzelne Theile schärfer unterscheidbar macht. Je nach dem Umfange eines durch den Verknöcherungsprocess in einen discreten Abschnitt umgewandelten Theils des primitiven Knorpels entstehen Verschiedenheiten, die nicht grösser, als die, welche durch das Uebergreifen der Verknöcherung auf Theile hervorgehen, die andernfalls einen eigenen Verknöcherungsheerd besassen. Alle diese Erscheinungen sind, trotz der Mannichfaltigkeit ihrer Resultate am fertigen Skelete, nur untergeordnet mit Bezug auf die einheitliche Anlage, aus der immer die Zusammengehörigkeit hervorgeht, mag nun die Verknöcherung von einem Puncte aus sich über das Ganze verbreiten, oder an getrennten Orten entstehend, einen Complex von Knochen hervorrufen.

Nach diesen Erörterungen über die Bedeutung der einzelnen Theile des ventralen Abschnittes des Schultergürtels, und der Vergleichung desselben mit verwandten Reptilien können noch einige untergeordnete Verhältnisse in Betracht gezogen werden. Nach dem Verhalten des das Procoracoïd und das Coracoïd medianwärts abschliessenden Knorpels lassen sich zwei Gruppen unterscheiden.

Bei der einen sind die medianen Theile des Coracoïd übereinandergeschoben, das linke liegt durchgehend dorsal, das rechte ventral. Das trifft sich bei den Bufones, den Hylae, bei Pelobates und Bombinator. Bei den beiden letzteren ist das Procoracoïd säbelförmig gekrümmt, mit nach vorn gerichteter Concavität. Das Procoracoïd besitzt wie bei den Fröschen eine von der Clavicula ableitbare Periostknochenlage, von der es meist vollständiger als bei Rana umwachsen wird. Eine Trennung dieser Clavicula vom Procoracoïd ist daher nur in früheren Stadien leicht ausführbar, in älteren erschwert. An dem medialen Uebereinanderwachsen des Coracoïd nimmt das Procoracoïd keinen Theil. Die beiderseitigen Stücke sind gewöhnlich durch Bandmasse mit einander vereinigt. Verhältnissmässig sehr breit und nach hinten stark abgerundet ist der mediane Verbindungsknorpel bei Bombinator (Taf. III. Fig. 10.), wodurch auf den Zustand hingewiesen wird, der bei den Eidechsen sich findet und zur Bildung eines Epicoracoïd führt. Das andere

Extrem finde ich bei Phyllomedusa (Fig. 7.). Der Knorpel stellt hier nur einen schmalen Streif vor, und leitet so zu den Formen des Schultergürtels der Schildkröten.

Die andere Gruppe bilden jene Amphibien, deren Coracoïdstücke median aneinander stossen und mit dem knorpeligen Abschnitt mit einander verschmelzen. Da diese Verschmelzung nicht von vorn herein gegeben ist, die medianen Ränder beider Coracoïdea anfänglich von einander entfernt sind, ist diese Gruppe nicht so gar weit von der anderen geschieden. Während dort die Coracoïdstücke über einander hinauswachsen, wachsen sie hier gegen einander und erreichen sich in der Mittellinie. Hieher gehören Pipa, Rana, Cystignathus, Phryniscus, Polypedetes, Rhinoderma. Die vorderen Schenkel des Coracoïd sind bei Pipa und Rana gerade gestreckt, bei ersterem stark nach vorne zu von den hinteren divergirend, bei Rana liegen die beiderseitigen mehr in einer Linie. Sehr ansehnlich ist der Verbindungsknorpel bei Pipa, wo er sich noch über das Procoracoïd hinaus fortsetzt, und auch am Coracoïd eine noch mächtigere Lamelle bildet*).

Ueber den Sternalapparat ist ebensowenig wie bezüglich des Schultergürtels eine feste Ansicht begründet worden. Nachdem der mittlere Verbindungsknorpel, den man bei den Fröschen für das Mittelstück des Brustbeines gehalten hat, als den Coracoïdtheilen zugehörig sich erwies, können Sternalgebilde nur vor und hinter der coracoïdalen Vereinigung gesucht werden. Es gibt da bekanntlich zwei Stücke, die hieher gerechnet werden können, so dass man mit Cuvier sagen kann, dass die Vereinigung der beiderseitigen Knochen der Schulter das Brustbein unterbricht. Fassen wir zunächst das hintere Stück näher in's Auge, so ist soviel klar, dass es nur dem eigentlichen Sternum, nicht dem Episternum, angehören kann. Diejenigen, welche ein Mittelstück des Sternum im Schultergürtel selbst suchen, bezeichnen das hintere Sternalstück als Xiphoïdstück; Geoffroy hat es so aufgefasst (als Xiphisternal), nachdem er ein auch nicht auf den mehrerwähnten Coracoïdtheil beziehbares Entosternal angenommen hatte. Jene, welche im Schultergürtel keinen Sternaltheil wahrnehmen, sehen das Stück einfach als Sternum oder als Hyposternum an und erkennen in dem stets breiteren knorpeligen Ende den Schwertfortsatz. Es ist hier offenbar entweder nur die allgemeinste äussere Aehnlichkeit dieses Knorpels mit dem Schwertfortsatze des Säugethiersternum, welche diese Vergleichung geleitet hat. Oder man hat das ganze Stück so aufgefasst, weil es wie der Schwertfortsatz, nicht mit Rippen in Verbindung steht.

---

*) Breyer hat drei Abschnitte daran als ossa sterni antica, media und postica lateralia unterschieden. — Eine Verschmelzung der beiderseitigen Knorpel untereinander scheint nicht vorzukommen.

Den ersten Fall der Bestimmung braucht man nicht zu berücksichtigen, da er an sich der Begründung entbehrt. Die zweite Annahme ist belangreicher. Es ist ihr aber zu entgegnen, dass in den Beziehungen zu den Rippen nur ein Theil der Charaktere des Sternum gegeben ist, denn auch die Beziehung zu den Coracoïdstücken gehört hierher. Sie waltet unter den Reptilien bei Sauriern und Crocodilen, dann bei den Vögeln und den Monotremen unter den Säugethieren, documentirt sich also in grosser Verbreitung.

Diese Beziehung zu den Coracoïdstücken ist aber am sogenannten Hyposternum der ungeschwänzten Amphibien ebenso gut gegeben, als bei den Vögeln oder Eidechsen. Der vordere Rand dieses Stückes nimmt die Coracoïdstücke ebenso auf, wie in jenen anderen Abtheilungen. Wo die Coracoïde beweglich sind, ist jener vordere Rand mit einer Rinne versehen, in welche der Rand des Coracoïd eingepasst ist. Ganz wie bei den Sauriern ist er bei vielen in zwei schräg nach hinten laufende Abschnitte getheilt, von denen jeder die Rinne für's Coracoïd besitzt. Wo der mediale Theil des Coracoïd sammt dem Verbindungsknorpel mit dem der andern Seite sich kreuzt, treten auch die beiden Rinnen am Sternum median an einander vorüber (Vergl. Taf. III. Fig. 7. *). So bei Phyllomedusa, Pelobates u. a. Selbst bei Pipa, deren Coracoïde fast unbeweglich sind, ist an dem sogenannten Hyposternum diese Einrichtung wahrzunehmen. Dass sie aber da nicht mehr deutlich ist, wo die beiden Hälften des Schultergürtels median fester vereinigt sind, erklärt sich leicht aus diesem Verhalten.

Wenn wir also da, wo der Schultergürtel den Sauriern ähnliche Zustände zeigt, eine diesen entsprechende Einrichtung am fraglichen Brustbeinstücke finden, dürfen wir uns für berechtigt halten, letzteres Stück dem Brustbeinstück der Saurier für homolog zu erachten. Ich sehe daher das Hyposternum der ungeschwänzten Amphibien als das eigentliche Sternum an, das gleich jenem der Saurier und der Vögel eine einzige Platte bildet.

Gänzlich unwesentlich ist die speciellere Form oder die Verbreitung der knöchernen und knorpeligen Theile an dieser Sternalplatte. Schon innerhalb der Amphibien zeigen beide Verhältnisse einen grossen Wechsel. Was die Textur betrifft, so ist das Sternum bald ganz knorpelig, bald verkalkt, bald nur an seinem vorderen Theile verkalkt, am hinteren knorpelig, oder, was am häufigsten, es besteht aus einem vorderen knöchernen und hinteren knorpeligen Abschnitte. Diese zwei Stücke wieder als selbständige Theile gesondert zu betrachten, scheint mir deshalb nicht gestattet, weil ihre relative Ausdehnung eine sehr variable ist, und selbst individuellen Schwankungen unterliegt. Die Formverschiedenheiten dieses Sternum lassen sich am besten aus der bildlichen Darstellung beurtheilen, auf welche ich in dieser Beziehung verweisen will (Vergl. Taf. III. Fig. 5—9 st.). Am eigen-

thümlichsten verhält sich darin Bombinator (Fig. 10.), dessen Sternum eigentlich nur durch den Vordertheil einer Sternalplatte gebildet wird. Bei Hylen und bei Pipa (Fig. 12. st.) ist die Plattenform am ausgesprochensten, und auch durch die beiderseits schräg verlaufende Vorderrandbildung die Verwandtschaft mit dem Saurier-sternum ausgedrückt.

Nicht so einfach erscheint mir die Beurtheilung des vorderen Sternalabschnittes, der von Geoffroy als Episternum oder Episternal bezeichnet und entweder der Episternalbildung anderer Wirbelthiere, oder dem Manubrium sterni verglichen wird. Dass jenes Stück nicht dem eigentlichen Sternum angehören kann, ist selbstverständlich, sobald man einmal als solches das hintere Sternalstück erkannt hat. Es kann also nur dem Episternum Anderer verglichen werden. Die hiegegen sich erhebenden Schwierigkeiten entstehen theils durch die Lagerung, theils durch die Beschaffenheit des Gewebes, theils durch die mangelnden Beziehungen zu den Schlüsselbeinen. Es liegt das Stück nicht blos vom Sternum entfernt, ohne alle unmittelbare Beziehungen zu ihm, sondern auch noch vor dem Procoracoïd. Man muss sich also, um das Episternum der Frösche etwa mit dem der Saurier in Einklang zu bringen, den ganzen hintern medianen Theil verkümmert denken. Nicht minder abweichend ist die Textur; bei den Amphibien ist es knorpelig angelegt, auch wo Verknöcherung an ihm auftritt, bleibt immer ein Theil, das freie vordere Ende, knorpelig. Mit Bezug auf das Gewebe würden also nur gegen die Säugethiere hin Verbindungen zu erkennen sein. Endlich ist bemerkenswerth das Fehlen engerer Beziehungen zu den Clavikeln, die meines Wissens niemals an das Episternum der Amphibien sich anlegen. Dies scheint mir aber die gegen die Natur des Episternum am wenigsten Bedenken erregende Thatsache zu sein. Die als Claviculae anzusehenden Theile haben, wie bereits ausgeführt, noch nicht den Werth der ihnen homologen Gebilde der Reptilien u. s. w. Ihre physiologische Function ist eine andere, wie auch ihre morphologische Selbständigkeit eine geringere ist. Daher können auch nicht die gleichen Beziehungen zum Episternum erwartet werden, wie bei den Schlüsselbeinen der Reptilien. Wir haben daher für den in Rede stehenden Theil des Brustskeletes der Ranae eine nach drei verschiedenen Seiten gehende Eigenthümlichkeit zu constatiren, aus welcher jedoch eine andere Deutung nicht mit Nothwendigkeit hervorgeht.

Das Episternum ist, wie bekannt, eine unbeständige Einrichtung. Stannius*) hat die einzelnen Gattungen angegeben, bei denen es vorkommt, sowie jene, bei denen es fehlt. Darnach kommt es vor bei Rana, Cystignathus, Oxyglossa, Rhinoderma, Pyxicephalus, Microps, sowie den Hylae, ich finde es noch bei Poly-

*) Zootomie der Amphibien. S. 17.

pedetes und bei Bufo Leschenaultii. Den anderen Bufones fehlt es, ebenso den Gattungen Pipa, Ceratophrys, Otilophus, Alytes, Pelobates, Bombinator, Atelopus, Brachycephalus, Breviceps. Auch bei Phryniscus und Phyllomedusa habe ich es vermisst. Wo es mit beweglichen Coracoïdstücken vorkömmt, ist das Procoracoïd ihm festgeheftet, so dass nur die ersteren an einander verchiebbar sind.

Geschwänzte Amphibien.

Der Schultergürtel dieser Abtheilung zeichnet sich durch seine grössere Einfachheit aus, und liefert dadurch für manche bei den höheren Wirbelthieren vorkommende Einrichtung den Schlüssel des Verständnisses.

Nach Cuvier's*) ursprünglicher Auffassung wird bei den Salamandern das Schulterskelet dadurch gebildet, dass Schulterblatt, Schlüsselbein und Brustbein jederseits ein einziges den Kopf des Oberarmbeins aufnehmendes Stück bilden. Von den beiden von diesem Skeletstücke ventral abgehenden Fortsätzen wird der vordere schmale als Schlüsselbein, der hintere breitere als Brustbein angesehen. Später**) ist diese Deutung dahin modificirt worden, dass der hintere Fortsatz als Coracoïd erklärt wurde, indem Cuvier die gesammte ventrale Knorpelscheibe, welche durch eine am vorderen Rande befindliche Einbuchtung jene Theile als Fortsätze unterscheiden lässt, als „Disque cléido-coracoïdien" bezeichnete.

Von Funk***) wurde die anfänglich von Cuvier gegebene Deutung vertreten, dass mit der Scapula das Sternum verbunden sei, obschon ihm das wahre Sternum theilweise bekannt war.

Dugès†) unterscheidet an dem Schulterknochen den oberen Theil als Scapula, dessen knorpelige Brustplatte dem „adscapulum" der Amphibia anura entspricht. Mit der Scapula ist das Coracoïd und ein Theil der Clavicula oder Furcula verwachsen. Der grössere Theil der letzteren soll das untere Knorpelstück darstellen, in welchem man leicht die Clavicula der Anura erkenne. An einer andern Stelle††) ist von einem sehr verlängerten Acromion die Rede, worunter nicht wohl etwas anderes, als der vordere Fortsatz des ventralen Abschnittes, der bei der ersten Beschreibung nicht speciell geschildert ist, gemeint sein kann.

Als ein einheitliches Stück wird der Schulterknochen von Stannius†††) aufgefasst. Es wird an ihm der dorsale Theil als pars scapularis, der vordere

*) Vorlesungen I. S. 226.

**) Oss. foss. X. S. 320.

***) De Salamandrae terrestris vita, evolutione, formatione tractatus. Berolini, 1827. S. 8.

†) Op. cit. S. 165.

††) Ibid. S. 180.

†††) Zoot. d. Amphib. S. 72.

ventrale Fortsatz als pars acromialis, der hintere, zur Bauchfläche gerichtete, als pars coracoïdea unterschieden.

Die ähnlich wie bei den Salamandrinen beschaffenen Schulterstücke der Derotremen und Perennibranchiaten werden im Wesentlichen auf gleiche Weise erklärt. Von Siren (S. lacertina) sagt Cuvier*), dass ein schlankes, nach oben verbreitertes Schulterblatt unten mit einer grossen Knorpelplatte verbunden sei, welche man als eine doppelte Clavicula, jener des Frosches analog, ansehen könne. In einer ausführlichen Mittheilung**) heisst es dann, dass Clavicula und Coracoïdeum durch zwei knorpelige Lappen vorgestellt würden, wovon der eine nach vorn, der andere nach hinten gerichtet sei, und sich mit dem der anderen Seite kreuze. Als ähnlich wie bei Siren wird von Cuvier***) das Schulterstück von Amphiuma geschildert, das ebenso wie jenes von Siredon†) mit dem der Salamandrinen übereinstimmen soll. Für Proteus††) sind die Angaben nicht wesentlich verschieden. Auch bei Cryptobranchus ist durch neuere Untersucher†††) die Uebereinstimmung mit den übrigen Urodelen nachgewiesen worden, und zwar in einer Deutung der Theile, die in der Hauptsache mit der von Stannius gegebenen übereinstimmt. Neuestens ist von Hyrtl α) für alle Perennibranchiaten und Derotremen wieder die spätere Cuvier'sche Deutung in Anwendung gebracht, ohne dass jedoch irgend eine Begründung dafür gegeben wäre.

Die Verschiedenheit der Auffassung betrifft also vorzüglich den vordern Fortsatz des ventralen Abschnittes, er wird bald als Clavicula, bald als Acromialfortsatz angesehen.

Bei der Beurtheilung der einzelnen Stücke, welche an der jederseitigen Schultergürtelhälfte unterschieden zu werden pflegen, hat man die ursprüngliche Einheit des gesammten Stückes im Auge zu behalten, und darf nicht vergessen, dass es hier ebensowenig wie bei den Anura aus mit einander verschmelzenden Skelettheilen sich zusammensetzt, sondern dass vielmehr jene einzelnen Theile nur der Ausdruck einer Differenzirung sind, die an Einem primitiven Skeletstücke stattfindet.

---

*) Recueil d'observations de Zoologie et d'anatomie comparée, faite par Al. de Humboldt et A. Bonpland. Paris, 1805. S. 168.

**) Oss. foss. X. S. 347.

***) Memoires du Muséum. XIV. 1824. S. 9.

†) Oss. foss. X. S. 330.

††) Ibid. S. 358.

†††) F. J. J. Schmidt, Goddard u. J. v. d. Hoeven. Aanteckeningen over de anatomie van den Cryptobranchus japonicus. Haarlem, 1862. S. 14.

α) Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae, 1865.

Für den dorsalen Abschnitt kann die Deutung als Scapula nicht beanstandet werden. Es besteht diese aus einem unteren, schmalen verknöcherten Theile, und einem oberen breiteren, der knorpelig bleibt. Eigenthümlich der Urodelen ist die im Verhältniss zum ventralen Theile geringe Grösse des dorsalen. Die Scapula erscheint wie ein blosser Appendix der ventralen Parthie des Schultergürtels; am ausgeprägtesten ist das bei Cryptobranchus. Die Ablösung des knorpeligen Randstückes der Scapula, mittels selbständiger Ossification, wie es bei den Anura der Fall war, kommt bei den Urodelen nirgends vor; man kann daher jenen Knorpel nicht in dem Sinne als Suprascapulare ansprechen, wie es bei den Anura geboten war. Dieser Knorpel setzt sich sogar unverändert eine Strecke weit in die knöcherne Scapula fort*). Die Betheiligung der letzteren an der Bildung der Pfanne des Schulterstückes geschieht in sehr verschiedenem Grade. Bei Siren, Amphiuma, Proteus (Taf. III. Fig. 15.) und Menobranchus (Fig. 14. s.) reicht der Knochen nicht bis an die Pfanne. Es entspricht das früheren Zuständen, welche von den Salamandern durchlaufen werden. Bei Menopoma (Fig. 16. s.) und Siredon (Fig. 17. s.) tritt der Knochen an die Pfanne heran, und bildet deren obere und vordere Umgrenzung. Die letztere Beziehung wird dadurch erlangt, dass die Verknöcherung sich nicht auf den der Scapula zugehörigen Theil beschränkt, sondern auch auf den ventralen Abschnitt des Schultergürtels sich ausbreitet. In noch höherem Maasse ist das bei Salamandra (Fig. 18.) der Fall, wo der ganze Pfannentheil des Schulterstückes von einer zusammenhängenden Knochenmasse gebildet wird. Es ist also hier die Scapula mit einem Theile des ventralen Abschnittes in continuo verbunden, und es gibt zwischen dem dorsalen und ventralen Theil des Schultergürtels keine anatomische Grenze.

Was den ventralen Theil betrifft, so besteht er aus einer hinteren breiten und einer vorderen schmalen Knorpellamelle. Die erstere wird jetzt allgemein als das Homologon des Coracoïd betrachtet, gewiss mit vollem Rechte. Es hat dieselbe Beziehung zur Gelenkpfanne, dieselbe Beziehung zum Sternum, in dessen seitlichen Falz es eingreift. Durch seine grössere Breite ist es vom Coracoïd der Amphibia anura verschieden, und steht dadurch jenem der Eidechsen näher, von welchem es wieder durch die stets mangelnde Fensterbildung abweicht. Die Verbindung, die es bei den Salamandrinen durch die gemeinsame Verknöcherung mit der Scapula eingeht, zeigt uns die in der Anlage bestehende Zusammengehörigkeit dieser Theile auch noch für den definitiven Zustand. Man kann daraus

*) Bei Proteus ist die knöcherne Scapula nur von einer Deckknochenscheide gebildet, innerhalb welcher der Knorpel vom Randstücke aus zum Gelenktheile continuirlich sich hinerstreckt.

schliessen, dass das Coracoïd der Urodelen noch nicht als ein selbständiger Theil des Schultergürtels sich anlegt. Bei Siren ist dagegen am hinteren Seitenrande nach Cuvier*) eine Ossification vorhanden, die nicht die ganze Breite der Platte durchzieht.

Daraus könnte gefolgert werden, dass das Coracoïd der Urodelen nicht blos dem der Anura entspräche, dass vielmehr noch das Procoracoïd der letzteren mit inbegriffen sei. Die Ossification bei Siren wäre dann die Andeutung des Coracoïd der Anura, die übrige Knorpelplatte entspräche dem Procoracoïd und dem davon ausgehenden medialen Verbindungsstreif. Die zwischen Procoracoïd und Coracoïd gelegene Oeffnung wäre bei den Urodelen nicht vorhanden, der schmalere Fortsatz, der mehr von der breiten Knorpelplatte als von der Scapula ausgeht, könnte nach derselben Auffassung nur dem bei den ungeschwänzten Amphibien relativ kurzen, an seiner Spitze einem Acromion verglichenen Fortsatze (Figg. 6—10. a.) homolog sein. Ob man also in der breiten Knorpelplatte das Coracoïd und Procoracoïd der Anura zu sehen hat, oder nur das erstere von beiden, wird zum grossen Theil von dem Werthe des schmalen Fortsatzes (des proc. clavicularis oder proc. acromialis der Autoren) abhängen. Wir müssen uns daher zunächst mit diesem Fortsatze beschäftigen. In seiner Länge- und Breitenausdehnung zeigt er bei den einzelnen Gattungen sehr wechselnde Verhältnisse. Vergl. Taf. III. Fig. 14—18. pc.). Sehr lang und schmal ist er bei Proteus, auch bei Siren. Bei Menobranchus, Menopoma, Amphiuma, Siredon und Salamandra nimmt er in dieser Reihenfolge an Länge ab. Nur an seiner Basis, oder eigentlich da, wo er vom gemeinsamen Schulterstücke sich abhebt, tritt von der Scapula her Knochengewebe in ihn ein bei Menopoma, Siredon und den Salamandrinen. Es kann daraus eine engere Beziehung zur Scapula abgeleitet werden. Allein gewiss ebenso belangreich ist der Umstand, dass der fragliche Fortsatz bei Siredon und Salamandra (vergl. Figg. 17. 18.) auf einer grossen Strecke hin mit der Coracoïdplatte zusammenhängt, so dass er wie eine von deren Vorderrand hervorgehende Verlängerung erscheint. Es wird also der zwischen ihm und dem Coracoïd befindliche Einschnitt je nach seiner geringeren oder stärkeren Tiefe jenen Fortsatz weniger oder mehr vom Coracoïd abtrennen und selbständig erscheinen lassen. Diese Incisur wird durch eine Membran ausgerüllt, welche das breite Coracoïd mit dem schmalen Fortsatze verbindet, und somit beide Theile enger an einander fügt. Das ist von Wichtigkeit, denn eine solche Einrichtung fehlt bei den Amphibia anura zwischen dem dortigen Fortsatze der Scapula und dem von der Clavicula überlagerten Procoracoïd, sie findet sich aber zwischen diesem und dem Coracoïd, und in gleicher Weise auch bei den Eidechsen

*) Oss. foss. Atlas. Pl. 255. Fig. 8. b.

vor. Der Ausschnitt stellt sich dadurch in gleiche Reihe mit der Oeffnung des ventralen Theils des Schultergürtels der Anura, und mit dem Hauptfenster des Schulterstückes der Eidechsen. Die Verschiedenheit liegt nur darin, dass das mediale Verbindungsstück (Epicoracoïd) der Eidechsen fehlt. An letztere reiht sich die ganze Einrichtung auch noch durch die Lagerung des Durchtrittsloches für den die ventralen Schultermuskeln versorgenden Nerven an. Der Nerv tritt nicht durch die Incisur, sondern durchbohrt in der Nähe der Pfanne das breite Knorpelstück. Wenn man sich die Incisur gegen die Pfanne verlängert denkt, so würde sie stets auf jenes Loch treffen. In dieser Hinsicht ist also die Einrichtung vielmehr jener der Eidechsen oder der anderen Amphibien vergleichbar.

Es mehren sich damit die Gründe, welche den Processus acromialis oder clavicularis der Autoren als Homologon des Procoracoïd der übrigen Amphibien wie der Reptilien bestimmen, und es stellt sich damit zugleich der breitere Fortsatz zuverlässiger als das Coracoïd heraus. Die beträchtliche Breite des letzteren ist dann ebenso als ein untergeordnetes Verhältniss anzusehen, als die Richtung des Procoracoïd nach vorne zu, die überdiess durch das bei vielen ungeschwänzten Amphibien ähnliche Verhalten (z. B. Pipa, Bombinator, Pelobates) desselben Stückes minder auffallend wird. Nachdem die Beziehung jenes vorderen Fortsatzes auf eine Clavicula, wie sie jüngst noch Hyrtl anführt, gar keiner Widerlegung bedarf, und auch von einer freien Clavicula keine Spur sich zeigt, wäre der Schultergürtel der Urodelen jederseits nur aus einem Stücke gebildet, welches die an der Schulter der Amphibia anura schärfer unterscheidbaren Theile nur in der Anlage einer Differenzirung zeigt. Es lässt sich zugleich noch auf Verhältnisse beziehen, die erst bei den Reptilien sich in weiterer Ausbildung wieder finden, und erscheint damit in weiterem Sinne indifferent.

Brustbeingebilde der geschwänzten Amphibien sind lange Zeit hindurch übersehen worden, da sie meist dünne Knorpellamellen vorstellen. Bei den Salamandrinen, Derotremen und bei Siredon ist ein solches Sternum genauer bekannt. Bei den erstgenannten bildet es eine ansehnliche, aber lateral sich ausserordentlich verdünnende Knorpellamelle, welche jederseits eine tiefe Spalte besitzt zur Aufnahme der breiten Endplatten der Coracoïdea. Die gespaltene Brustbeinlamelle setzt sich vor und hinter jedem Coracoïd noch eine Strecke über letzteres fort, so dass dieses wie in einer Scheide steckt. Querdurchschnitte zeigen, dass die beiden, die Coracoïdea aufnehmenden Spalten, welche den falzartigen Vertiefungen andrer Sterna entsprechen, unten weit von einander geschieden sind (Taf. III. Fig. 19. 1.). Weiter nach aufwärts (resp. nach vorne zu) nähern sich die Vertiefungen (Fig. 19. 2.) und noch weiter (3) schiebt sich die das rechte Coracoïd aufnehmende Spalte vor jene des linken, so dass also die Sternalplatte der Kreuzung der Coracoïdea folgt,

und sich ihr mit ihrer Vertiefung anschmiegt. Bei anderen, wie bei Cryptobranchus und Menopoma, scheint diese Eigenthümlichkeit nur in geringerem Maasse ausgebildet zu sein.

Diese Brustbeinplatte ist ebensowenig wie die der Anura ein blosser Schwertfortsatz, dem sie noch von Stannius verglichen wird. Sie ist vielmehr der ganzen Sternalplatte, wie wir sie bei Reptilien finden, gleichzusetzen, und mit Beziehung auf die Säugethiere, viel eher deren vorderstem Stücke, als deren Schwertfortsatz homolog.

Von einem Episternum ist bei den Urodelen keine Andeutung nachgewiesen. Das bei den Salamandern vor der Kenzung der Coracoïdstücke gelagerte, von v. Siebold*) als „ossiculum thyreoideum" beschriebene Knöchelchen könnte sich beim ersten Ansehen als Rudiment eines Episternum deuten lassen. Die durch Dugès**) verfolgte Entwickelung jenes Stückes zeigt aber, dass es dem Kiemengerüste zugehört, mit dem sein Homologon bei Siren und Siredon in stetem Zusammenhange bleibt.

Fische.

Die Aufgabe, die ich mir bezüglich des hier behandelten Thema gestellt, erhält bei den Fischen ihre grösste Complication. In keiner Classe der Wirbelthiere herrscht eine grössere Mannichfaltigkeit in der Zusammensetzung des Schultergürtels. Es besteht diese nicht nur in dem Vorkommen untergeordneter Modificationen einzelner Theile, sondern ist vielmehr in extremen Zuständen, dem Fehlen einzelner, der ausserordentlichen Entwickelung anderer gegeben. Dabei wird durch die Verbindungen der Theile in den verschiedensten Combinationen die Bestimmung selbst in den einzelnen Abtheilungen erschwert. Es war bei dem gänzlichen Mangel von brauchbaren umfassenderen Vorarbeiten für mich also zuerst die Feststellung des Thatsächlichen in den einzelnen Abtheilungen, dann die Vergleichung innerhalb der einzelnen Abtheilungen, dann innerhalb der ganzen Classe der Fische auszuführen, woran sich die Anknüpfung an die übrigen Wirbelthiere schliessen musste. Das erforderte eine getrennte Behandlung der einzelnen Abtheilungen (Ordnungen oder Unterclassen der Ichthyologen), die jedoch den überall zu liefernden Nachweis der verwandtschaftlichen Beziehungen und die damit hervorzuhebenden Anknüpfungspuncte an andere Abtheilungen in keiner Weise beeinträchtigt.

---

*) De Salamandris et tritonibus Diss. inaug. Berol. 1828. S. 12.

**) Op. cit. S. 176.

Dipnoi.

Ueber den Schultergürtel der Dipnoi liegen sowohl von Owen, als von Bischoff und Hyrtl, Beschreibungen vor. Owen*) sagt von Lepidosiren (Protopterus) annectens: „The scapular or pectoral, like the hyoidean arch, is simply composed of a pair of elongated incurved bones, representing the anchylosed scapula and coracoïd, on each side. The coracoïds meet below the pericardium, and their inferior extremities are united by strong ligaments; the scapular part, as it bends upwards toward the occipital region of the skull, is expanded, compressed, and concave towards the internal and posterior aspects, where it affords origin to the lateral series of muscles below the lateral line.“ Etwas anders lauten die Angaben Bischoffs**). Es heisst dort: „Als dem Schultergürtel angehörig betrachte ich zwei eigenthümlich gestaltete Knochen und Knorpel . . . Diese beiden Knochen sind eigenthümlich plattrundlich gestaltet, und unter einem nach vorn gerichteten Winkel vor der Brust mit einander vereinigt, so dass beide zusammen wie ein Kiel aussehen. Ihr nach aussen gerichtetes Ende ist platt, schaufelförmig und etwas ausgerundet, und nicht ganz knöchern, sondern zum Theile knorpelig.“ Indem Bischoff knöcherne und knorpelige Theile unterscheidet, weicht er nicht blos von Owen ab, sondern führt uns auch zu einer anderen Werthbestimmung. Noch genauer sind die Angaben, die Hyrtl***) über L. paradoxa gemacht hat. Sie stimmen mit dem überein, was ich über das äusserliche Verhalten dieser Skelettheile mitzutheilen habe, so dass ich das für L. paradoxa gesagte für Pr. annectens bestätigen kann. Auch da finde ich Knorpel und Knochengewebe in ähnlicher Vertheilung, wie es Bischoff und Hyrtl angaben. Um aber zu einer vergleichenden Beurtheilung die Grundlage zu geben, darf ich nicht hiebei stehen bleiben, sondern muss eine genauere Schilderung der gegenseitigen Beziehungen jener Gewebe voraussehicken.

Bezüglich der Gestalt der aus Knochen bestehenden Hälfte des Schultergürtels kann ich mich auf die vorgenannten Forscher beziehen, verweise aber dabei auf die von mir gegebene Abbildung (Taf. VI. Fig. 1.). Der nach vorn und innen gerichtete, etwas concave Theil jeder Schultergürtelhälfte wird am dorsalen Abschnitte durchweg von Knochen gebildet, und zwar aus einer breiten Lamelle, die sich dann anderwärts in eine schmalere, fast stielartig erscheinende Parthie fortsetzt, welche nicht ganz bis zur Mittellinie reicht. Dies untere stärkere Knochenstück umschliesst eine trichterartige, die durch Knorpel ausgefüllte Vertiefung, und dieser Knorpel ist es,

*) Philos. Transact. Vol. XVIII. S. 337.

**) Lepidosiren paradoxa. Leipzig, 1840. S. 6.

***) Abhandl. der böhmischen Gesellschaft der Wiss. 5. Reihe. III. 1845. S. 616.

der noch eine Strecke weit über den Knochen vorragend, mit dem der anderen Seite, wie es schon Hyrtl angegeben, Ein Stück bildet und so beide Hälften des Schultergürtels vereinigt. Es ist also nicht Bandmasse, wie von Owen, noch Knochen, wie von Bischoff angegeben ist, wodurch jene Vereinigung zu Stande kommt. Der betreffende Knorpel ist hyalin, an allen Stellen gleichmässig fest, in der Mitte dicker als seitwärts, wo er in den Knochen eintritt.

Eine zweite knorpelige Stelle findet sich an der oberen äusseren Hälfte des Knochens, es liegt hier eine in der Mitte stark verdickte, gegen den Rand hin, sowie nach abwärts, dünner werdende Knorpellamelle, auf der eine kleine Erhebung die Anfügestelle der Gliedmasse bildet. Diesen Knorpel haben Bischoff und Hyrtl für Lepidosiren angegeben; er weicht nach Ersterem in der Gestaltung ziemlich von dem des Protopterus ab, wie eine Vergleichung der Abbildungen lehren mag. Dieser obere Knorpel setzt sich, wie ich ermittelt habe, nirgends tief in den Knochen fort, sondern ist ihm nur flach, aber fest aufgelagert. Er hat also keinen unmittelbaren Zusammenhang mit dem medialen Knorpelstücke, das dem lateralen zwar eine Strecke weit entgegentritt, aber dann durch Knochenmasse von ihm getrennt ist.

Soweit liegen die anatomischen Thatsachen klar und einfach vor. Suchen wir diese nun durch die Vergleichung wissenschaftlich zu verwerthen. Es stellt sich da die Frage, ist jede Hälfte des Schultergürtels als Ein Skeletstück aufzufassen, von dem ein Theil verknöchert, ein anderer knorpelig bleibt, oder concurriren hier mehrfache bei anderen Wirbelthieren discrete Skelettheile, und welche davon können nachgewiesen werden. Zur Beantwortung dieser Fragen ist vor allem die histiologische Beziehung des Knochens zum Knorpel ins Auge zu fassen, und festzustellen, ob der Knochen aus dem Knorpel hervorgegangen, oder nicht.

Wenn der Knochen auf Kosten des Knorpels entstand, so muss sich zwischen beiden eine unmittelbare Verbindung nachweisen lassen, es muss zu erkennen sein, dass hier hyaliner Knorpel, dort verkalkter Knorpel, und daranstossende Markräume mit knöchernen Wänden vorkommen, mit einem Worte, jene Zustände, die man bei Umwandlung des Knorpels in Knochen wahrnimmt. Von alledem ist nun nichts zu sehen. Der Knochen ist schichtenweise abgesetzt und grenzt sich durch eine Bindegewebslage vom Knorpel ab. Es kann also nicht gesagt werden, dass der Knochen aus dem Knorpel hervorgegangen sei. Sowohl der obere breite Abschnitt, der eine Knorpelplatte hinten aufgelagert hat, als auch der untere schmalere, der den medialen Knorpel trichterförmig umfasst, lässt nichts erkennen, was auf eine knorpelige Präformirung hinwiese. Es darf daraus geschlossen werden, dass beiderlei Theile, Knochen und Knorpel, hier von einander unabhängige Gebilde seien, unabhängig insoferne der Knochen nicht knorpelig präformirt

war. Da aber der Knochen dem Knorpel unmittelbar aufliegt und ihn sogar an einem bestimmten Abschnitte umfasst, verhält er sich wie ein sogenannter Deck- oder Belegknochen.

Wir haben also am Schultergürtel von Lepidosiren knorpelige Theile, die als primordiale Bildungen fortbestehen, und von einem paarigen Deckknochen überkleidet sind. Die knorpeligen Theile sind getrennt, jederseits ist ein oberes Stück unterscheidbar, welchem die Gliedmaasse angefügt ist, und durch ein unpaares ventrales Knorpelstück kommt die Vereinigung beider knöcherner Hälften zu Stande.

Dieses Getrenntsein der knorpeligen Grundlage des Schultergürtels, die durch ihre Beziehung zur Gliedmaasse als ein sehr wichtiger Theil des gesammten Schultergürtels erscheint, ist eine höchst auffällige Thatsache. Wir haben bisher bei allen Wirbelthieren für jede Seite nur ein einziges Knorpelstück als Grundlage des Schultergürtels gesehen, welches beim Bestehen einer medianen Verbindung, diese durch Verschmelzung mit dem gleichen Stücke der anderen Seite einleitete. (Frösche).

Hier dagegen kommt die mediane Verbindung durch einen unpaaren Knorpel zu Stande, der mit dem die Gliedmaassen tragenden Stück in keiner Continuität steht. Es ist diese Thatsache ohne Analogie bei den übrigen Abtheilungen der Fische. Daher kann die Erklärung dafür nicht aus der blossen Vergleichung geschöpft werden. Da es sich darum handelt, das Getrenntsein des oberen und des unteren Knorpelstücks aufzuklären, so wird der trennende Theil selbst am besten Aufschluss geben können. Auf einem Längsdurchschnitt sieht man, wie bereits gesagt, den untern Knorpel sich weit in den Knochen hineinerstrecken, so dass sein oberes Ende dem unteren Ende des oberen Knorpelstückes bedeutend näher liegt, als es bei der blos äusseren Besichtigung scheinen möchte. Da wo der Knorpel aufhört, findet sich aber kein Knochengewebe, sondern ein von Bindegewebe durchsetzter enger Markraum, der genau in der Richtung des Knorpels liegt, und nach aussen von demselben lamellös geschichteten Knochengewebe begrenzt wird, wie weiter abwärts der Knorpel. Der Markraum verlängert sich bis zu dem oberen Knorpel und ist von Bindegewebszügen durchsetzt, zwischen denen sich Zellen finden. Es kann sich darauf die Annahme stützen, dass beiderlei Knorpel anfänglich zusammenhingen und Ein Stück bildeten, welches durch den an seiner Aussenfläche sich entwickelnden Knochen getrennt ward. So muss sich der ursprünglich continuirliche Schulterknorpel in seine drei späteren Theile geschieden haben, in zwei obere laterale und einen medianen unteren. Damit stimmt der Umstand, dass der Knochen da am dicksten ist, wo er die Knorpel trennt. Es wird an dieser Stelle die Knochensubstanz am frühesten sich gebildet haben. Bei der Entwickelung vieler Knochen von Fischen ist der gleiche Vorgang

zu beobachten*), es erklärt sich dadurch auf eine ganz einfache Weise das Verhalten des Schultergürtels von Protopterus hinsichtlich der Trennung des Knorpels. Man hat sich das so vorzustellen, dass der Knorpel an der Stelle, wo er vom Knochen zuerst umwachsen ward, beträchtlich dünne war und von da aus nach zwei Richtungen hin weiter wuchs, so dass zwei grössere, nur durch einen feinen Strang verbundene Knorpelmassen entstanden.

Ein selbständiges Weiterwachsen der beiden Knorpelmassen, welchem der frühzeitig von Knochensubstanz umschlossene Abschnitt nicht folgen konnte, musste zu einem Ueberwiegen der ersteren über den letzteren Theil führen, und konnte eine Trennung einleiten, die durch schliessliche Gewebsveränderung (Markraumbildung) des dünnen Verbindungsstückes vervollständigt ward.

Es muss sich nun um die Frage handeln, ob Knorpel und Knochen zu einem einzigen Skelettheile gehören, ob der Deckknochen sich zu dem darunter befindlichen Knorpel verhält, wie die im Perichondrium entstehende Knochenschichte vieler anderer Skelettheile zu dem Knorpel, mit dem sie endlich ein Ganzes bildet, oder ob beiderlei Theile distincte Skeletelemente sind. Die Beantwortung dieser Frage hat grosse Schwierigkeiten, und für jeden Theil der Alternative lassen sich Gründe beibringen, je nachdem man nur den Fall an sich, oder in Beziehung auf die Einrichtungen des Schultergürtels betrachtet, wie sie bisher dargelegt wurden, und wie sie später von den übrigen Fischen nachgewiesen werden.

An sich betrachtet erscheint der Schultergürtel von Protopterus als ein aus zwei mit einander verschmolzenen Hälften bestehendes Skeletstück, von welchem jede Hälfte aus einem zum Theile von Knochen umwachsenen Knorpel gebildet wird, der die Gliedmaasse trägt. Man wird so jede Hälfte als Schulterknochen, den oberen Theil davon als Scapula, den unteren mit dem der anderen Seite verbundenen als Coracoïd bezeichnen können, wie solches von Owen geschah. Freilich hat man sich diese beiden Stücke nicht als „anchylosirt" vorzustellen, wie der genannte Anatom sich ausdrückte, denn es ist gerade hier noch weniger als sonst eine Trennung angedeutet und bestände sie auch nur in einer selbständigen Verknöcherung einzelner Theile.

Anders gestaltet sich die Auffassung, sobald man die Zusammensetzung des Schultergürtels der Amphibien und Fische mit in Erwägung zieht. Das die Gliedmaasse tragende Schulterstück der Amphibien geht aus knorpeliger Anlage hervor, oder bleibt zum grossen Theile knorpelig fortbestehen. Auch für die Fische werde

*) Diese Erscheinung ist besonders bei den Clupeïden sehr leicht nachweisbar, übrigens auch sonst bei Fischen und auch noch bei Amphibien verbreitet.

ich nachweisen, dass das dem Schulterstücke der Amphibien entsprechende Stück sich ganz ähnlich verhält.

Wenn Verknöcherung eintritt, so wird immer der Theil des Knorpels, welcher die Gliedmaasse trägt, zuerst davon befallen. Die Verknöcherung wird bei den Amphibien überdiess durch die Veränderung des Knorpels eingeleitet. Unter den Fischen auch bei den Ganoïden (Polypterus, Lepidosteus) und vielen Teleostiern. Nur bei einigen Knochenfischen tritt am Schulterknorpel ein Belegknochen auf. Bei der Dipnoï ist dagegen gerade der flossentragende Abschnitt des Schultergürtels rein knorpelig, und nur nach vorne zu liegt diesem Knorpel der sicher weiter nach abwärts zuerst aufgetretene Deckknochen an. Zweitens ist der Deckknochen jederseits nur einfach vorhanden, während die dem Schulterstücke zugehörigen Verknöcherungen immer mehrfach auftreten, so dass man mindestens zwei Theile, einen dorsalen als Scapula, und einen ventralen als Coracoïd unterscheiden kann. Diese Umstände führen uns dahin, den Deckknochen des Schultergürtels der Dipnoï nicht als Aequivalent der Verknöcherung anzusehen, die am und im Schulterknorpel der Amphibien und Fische auftritt. Es muss sich daher die Aufmerksamkeit auf andere Theile des Schultergürtels lenken, und zwar werden solche den ersten Anspruch auf Berücksichtigung verdienen, welche gleichfalls nur als Deckknochen auftreten. Als ein solcher erscheint am Schultergerüste der Fische wie eines Theiles der Amphibien nur die Clavicula, sie ist noch bei den Amphibien ein Belegknochen des knorpelig präformirten Theiles des Schultergerüstes, und unter den Fischen werde ich bei den Teleostiern und Ganoïden dasselbe nachweisen können. Bei den letzteren besonders, die zum Theile den Schulterknorpel in grosser Ausdehnung besitzen, liegt die genannte Beziehung jenes Knochens zum Schulterknorpel klar zu Tage. Ich sehe also den Belegknochen des Schulterknorpels der Dipnoï als das Homologon der Clavicula an.

Eine Verschiedenheit der Clavicula der Dipnoï und jener der Teleostier und Ganoïden liegt darin, dass bei beiden letzteren die Clavicula den Schulterknorpel nicht umwächst, sondern nur an ihm und vor ihm sich ausbreitet, während der gleichartige Knochen bei den Dipnoïs den Schulterknorpel an einer Stelle umwächst, und ihn jederseits in zwei Theile spaltet, wovon der obere die Gliedmaassen trägt, indess der untere, mit dem der andern Seite vereinigt, ein mittleres, unpaares Knorpelstück vorstellt.

Ich kann nicht in Abrede stellen, dass diese Erscheinung der Clavicula in so enger Beziehung zu einem in der allgemein verbreiteten Annahme selbständig gedachten Skelettheile überraschend, ja sogar befremdend ist, und ich erkenne recht gut, dass sie unserer ganzen bisherigen, allerdings mehr schematischen An-

schauungsweise widerstrebt; aber ich bin auch überzeugt, dass die von mir aufgeführten Erwägungen der Thatsachen geeignet sind, die Bedenken zu heben.

In wieferne das an der Seite der Schädelbasis ausgehende, wenigstens durch Ligamente mit dem behandelten Abschnitte des Schultergürtels in Zusammenhang stehende Skeletstück, ein typischer Theil des Schultergürtels ist oder nicht, will ich hier nicht unterscheiden. Dass bei den höheren Wirbelthieren nicht ähnliches mehr vorkommt, ist gewiss, und selbst bei den Fischen kann nur eine zur Clavicula tretende Bandmasse, die wenigstens unter den Knochenfischen constante Beziehungen bietet, jenem Knochen verglichen werden.

Selachier.

Die Formverhältnisse und Verbindungsweisen des Schultergürtels sind in dieser Abtheilung wenigstens im Allgemeinen bekannt. Eine genauere Untersuchung dieser Skelettheile liegt jedoch nicht vor. Es konnte daher auch keine Basis für die Vergleichung und das daraus hervorgehende Verständniss der Theile gegeben sein. Von welcher Wichtigkeit aber die Kenntniss der Selachier-Schulter für die Erklärung des Schultergürtels der Ganoïden und Teleostier ist, wird aus den folgenden Mittheilungen einleuchten.

Man weiss, dass der Schultergürtel der Selachier nur aus einem knorpeligen Stücke besteht, welches mit dem der andern Seite in der ventralen Medianlinie verbunden ist und jederseits eine Brustflosse trägt. Bei den Haien läuft das dorsale Ende frei aus, während es bei den Rochen mit der Wirbelsäule in Verbindung ist.

Hinsichtlich der genaueren Verhältnisse sollen zuerst die Haie vorgeführt werden. Ich finde für diese zunächst bemerkenswerth, dass jede Hälfte des Schultergürtels mit der der andern Seite gewöhnlich durch viel weicheres Knorpelgewebe vereinigt ist, als sonst die Masse des Skeletstückes bildet. An dieser Stelle setzt sich aus jeder Hälfte eine dünne, bei den Scyllien und bei Scymnus und Carcharias sehr breite Lamelle zusammen, und bei Hexanchus geschieht die Vereinigung sogar nur durch Bandmasse. In der andern Gattung der Notidani fliessen beide Hälften durch Knorpel zusammen. In fester massiver Verbindung stehen beide Hälften bei Squatina und Heterodontus.

Das obere Ende ist entweder breit und erinnert dadurch an die Chimaeren, so bei Heterodontus, oder es läuft, und diess ist die Regel, in einen dünnen Fortsatz aus. Zuweilen ist dieses obere Ende von dem Hauptstücke durch weicheres Gewebe abgegrenzt. Bei Acanthias (A. vulgaris) ist es sogar ein besonderes Knorpelstück, welches durch Bandmasse mit dem Hauptstücke sich verbindet.

Die Gestaltung des Schultergürtels bei den einzelnen untersuchten Gattungen bietet eine grosse Mannichfaltigkeit. Indem ich in dieser Beziehung auf die auf Taf. IV. gegebenen Abbildungen verweise, will ich nur diejenigen Einrichtungen hervorheben, die für die mir gesetzte Aufgabe von Wichtigkeit scheinen. Für das allgemeine Verhalten des Schultergürtels sind die von Molin*) gegebenen Abbildungen brauchbar.

An der vorderen Fläche steht jede Hälfte des Schultergürtels in Verbindung mit dem hintersten Abschnitte des Kiemenskelets. Nur bei Acanthias und Heterodontus finde ich an dieser Stelle des Schultergürtels eine besondere Sculptur. Bei ersteren besteht sie aus drei halbkugeligen Vorragungen (Taf. IV. Fig. 9. B. k.), die zusammen einen Längswulst bilden**). Bei Heterodontus ist es ein einfacher gelenkkopfartiger Vorsprung Fig. 3. A. C. k. Bei allen Haien trägt ein fast in der Mitte der Höhe jeder Schulterknorpelhälfte gelegner, nach hinten und aussen gerichteter Vorsprung die Brustflosse. Die Verbindungsstelle ist sehr verschieden gestaltet, häufig stellt sie eine etwas schräg gelagerte Kante vor und wird durch eigenthümliche Sculpturverhältnisse ausgezeichnet, die nach den Gattungen wechseln.

In der Nähe dieser Anfügestelle der Brustflosse finden sich immer besondere Gruben, die in Canäle führen und weiter unten genauer gewürdigt werden sollen.

Nur bei wenigen ist die Anfügestelle der Flosse durch einen gelenkkopfartigen Vorsprung gebildet. Ich habe diesen bei Heterodontus Acanthias, und Squatina gefunden, bei allen übrigen ist die Articulation an einer einfachen Leiste. Bei Heterodontus (Fig. 3. A. B. g.) ist dieser Gelenkkopf hemisphärisch und trägt die ganze Flosse, deren Basalstücke zusammen eine entsprechende Pfanne formiren. Die Verbindung geschieht mittels eines starken Kapselbandes. Die Innenfläche der Pfanne ist wie die Oberfläche des Kopfes durch dichte Villositäten ausgezeichnet, die mit einem bindegewebigen Ueberzuge der Knorpelflächen zusammenhängen, und so eine von den Gelenkeinrichtungen höherer Wirbelthiere sehr verschiedene Bildung bedingen.

Auch bei Acanthias sind die Gelenkflächen nicht glatt, und der beiderseitige Bindegewebsüberzug hängt hier sogar durch feine Fädchen hin und wieder zusammen. In der genannten Gattung wird aber nur ein Theil der Flosse vom

---

*) Sullo scheletro degli Squali, ricerche anatomiche. Vol. VIII. delle memorie del Istituto Veneto di Scienze, lettere ed arti. Con dieci tavole. Venezia, 1860.

**) Von Owen sind an dieser Stelle für Acanthias zahlreiche Höckerchen angegeben, der cylindrische Kerne in der Substanz des Knorpels entsprechen. Lectures on the comp. Anatomy and Physiol. of the vertebrate animals. Part I. London, 1846. S. 128. Fig. 42. — Molin, der nichts vom Vorkommen eines Gelenkkopfes erwähnt, hat hier die Verbindung mit der Brustflosse angegeben. Aus dem Texte selbst ist nicht genauer zu ersehen, wie er die wahre Verbindungsstelle aufgefasst hat.

Gelenkkopfe des Schulterknorpels getragen, da sich lateralwärts vom Kopfe eine Leiste befindet, welcher das vordere Basalstück der Brustflosse angefügt ist (Fig. 9. B. g.). Bei Squatina (Fig. 8. A. B.) articulirt die Flosse auf zwei Gelenkköpfen, davon der grössere mehr nach aussen und abwärts, der kleinere dicht daran, aber nach innen und aufwärts angebracht ist.

Alle von mir untersuchten Haie besitzen im Schulterknorpel Canäle, durch welche vorzugsweise Nerven hindurchtreten. Diese sind für den Theil der Musculatur der Flosse bestimmt, der vom Schultergürtel oder von den Knorpelstücken der Flosse selbst entspringt. Ausser diesen von Nerven durchsetzten Canälen kommen noch solche vor, an denen ich eine bestimmte Beziehung zu ein- oder austretenden Theilen nicht feststellen konnte. Diese letzteren Canäle sind unbeständig, insofern sie nur bei einem Theile der darauf untersuchten Thiere gefunden wurden. Die Nervencanäle, wie ich sie unbeschadet ihrer Beziehungen zu Blutgefässen nennen will, sind dagegen nicht nur beständige Vorkommnisse, sondern auch durch die Lagerungsweise ihrer Oeffnungen charakteristisch. Diese Mündungen der Canäle sind häufig nicht leicht zu finden, und wenn man bei der Untersuchung sich nicht durch die Nervenfädchen leiten lässt, ist der genaue Nachweis der Oeffnungen zumeist nur nach sorgfältiger Entfernung des Perichondriums möglich. In allen Modificationen der Form des Schulterknorpels lässt sich eine bestimmte Anordnung der Oeffnungen erkennen, und aus dieser Beständigkeit des Vorkommens ergibt sich nicht nur ein gewisser Typus für die Ausführung des Schultergürtels der Haie, sondern auch, wie weiter unten gezeigt wird, ein wichtiger Anknüpfungspunct für die Vergleichung desselben mit dem Schultergürtel der Ganoïden und Teleostier. Das Verhalten der Canäle und der dazu gehörigen Oeffnungen ist im Ganzen sehr einfach. Der Canal, durch welchen das Nervenstämmchen in den Schulterknorpel eintritt, beginnt an der Innenseite des Knorpels und theilt sich regelmässig in zwei, davon der eine über, der andere unter der Anfügestelle der Flosse austritt. Diesem Verlaufe gemäss theilt sich auch der Nerv in zwei Aeste, einen oberen für die Hebemuskeln, einen unteren für die Senker der Flosse. Die Oeffnungen will ich als Eintrittsloch (e), oberes (o) und unteres Austrittsloch (u) bezeichnen. Diese Canäle sind von Mettenheimer*) theilweise gesehen und in ihrer Beziehung zu Nerven erkannt worden. Eine Würdigung ihres näheren Verhaltens, sowie ihrer typischen Erscheinung, liegt nicht vor. Auch Molin hat nur einzelne dieser Oeffnungen angegeben.

Die wichtigsten Eigenthümlichkeiten dieser Canäle und Oeffnungen bestehen in Folgendem: Der Eintrittscanal bildet eine flache aber weite Grube, auf deren

*) Disquisitiones anatomico-comparativae de membro piscium pectorali. Berolini, 1847. S. 35.

Boden sofort der obere und untere Austrittscanal beginnt. So ist es bei Heptanchus (Fig. 1. A.), annähernd auch bei Acanthias (Fig. 9. A.) der Fall. Oberes und unteres Austrittsloch können nahe bei einander liegen. Das trifft sich bei Squatina, wo der weite Eintrittscanal (Fig. 8. B. e.) von innen und vorne her den Knorpel auf eine grosse Strecke durchzieht und in die zwei kurzen Austrittscanäle sich spaltet, die medianwärts vom grösseren Gelenkkopfe mit einer oberen kleineren und unteren grösseren Oeffnung ausmünden (Fig. 8. A. o. u.), die nicht wie bei den anderen über und unter der Anfügestelle der Brustflosse, sondern vor derselben gelagert sind.

Auch die Eintrittsöffnung zeigt wechselnde Stellen. Bei Galeus (G. canis) liegt sie weit nach abwärts (Fig. 4. A. e.) und correspondirt dem unteren Austrittsloche, so dass der obere Canal steil emporsteigt. Bei Scyllium vermisse ich die obere Austrittsöffnung, so dass hier die zu den Flossenhebern tretenden Nerven ausser Beziehung zum Schulterknorpel stehen.

Zu diesen mit den Nervenbahnen in constanter Beziehung stehenden Canälen kommt noch ein anderer, den ich bis jetzt nur bei Scyllium (Sc. canicula), Galeus und Pristiurus (P. melanostomus) auffand. Er beginnt unterhalb der Eintrittsöffnung und durchsetzt den Knorpel gerade nach hinten, wo er in einer mit dem unteren Austrittsloche gemeinsamen weiten Grube ausmündet (Fig. 5. B.). Da eine histiologische Prüfung der diesen Canal durchsetzenden Theile nicht zulässig war, muss ich seine Bedeutung für noch unbestimmt erklären, glaube aber, dass aus seinem Fehlen bei den übrigen untersuchten Gattungen ein relativ geringerer allgemeiner Werth erschlossen werden darf.

Veränderungen in den Beziehungen der Nervencanäle entstehen mit der Erweiterung deren Ausmündungen, in welche sich dann Muskeln eingelagert zeigen. Dadurch dienen diese Stellen zugleich den Muskelursprüngen, und werden so zur Oberflächenvergrösserung verwendet. Muskeln entspringen aus dem unteren Austrittsloche bei Galeus und Squatina. Bei ersterem ist es ein Theil des Flossensenker; bei letzterem ist es ein besonderer Adductor der Flosse. Bei Galeus und bei Carcharias (C. glaucus) geht aus dem sehr weiten oberen Austrittsloche ein Theil der Hebemuskeln hervor. Dadurch wird die Sculptur des Schulterknorpels nicht unbedeutend beeinflusst, und indem bei Galeus (Fig. 4. A. B.) wie bei Carcharias (Fig. 6. A. B.) von der flossentragenden Leiste ein Knorpelvorsprung nach innen und vorne tritt, der das weite Austrittsloch medianwärts umzieht, entsteht unter diesem eine Grube, aus der ein Canal in die untere Austrittsöffnung führt, so dass ein ähnliches Verhältniss wie bei Scyllium sich herausstellt. Dieses Verhalten ist besonders dadurch von grosser Wichtigkeit, dass es nicht nur zur Einlagerung von Muskeln verwendet wird, sondern auch in die bei Ganoïden gegebenen

Verhältnisse des Schulterknorpels sich fortsetzt, und somit zur Erklärung des Schultergürtels der übrigen Fische durch den Nachweis verwandtschaftlicher Beziehungen eine sichere Unterlage abgibt. Abweichend von dem bisher aufgeführten verhält sich Scyllium (S. canicula) und Scymnus (Sc. Lichia). Bei beiden fehlt der Eintrittscanal und der obere Austrittscanal, indem nur der unterhalb der Brustflosse ausmündende Canal vorhanden ist. Dieser öffnet sich bei Scyllium (Fig. 7.) in einer weiteren Bucht, welche zugleich jenen zweiten von innen her den Schulterknorpel durchsetzenden Canal in sich ausmünden lässt, dessen bereits oben gedacht ist. Bei Scymnus ist der einfache Canal so nahe an der dünnen, die Flosse tragenden Kante, dass er nur wie ein Loch im Knorpel sich darstellt. —

Der Schultergürtel der Rochen (Taf. V.) lässt sich von dem der Haie aus nicht unschwer verstehen, wenn auch die Mannichfaltigkeit der Form eine grössere ist. Die beiderseitigen Schulterstücke sind ventral meist continuirlich mit einander verbunden. Nur bei Torpedo (T. oculata) finde ich zwischen beiden Hälften eine Bandverbindung in der Medianlinie, und lateralwärts von dieser setzt sich noch einmal ein besonderer Abschnitt durch grössere Beweglichkeit von dem Hauptstücke ab. Das dorsale, entweder zugespitzte oder doch stark verschmälerte Ende (Fig. 1—5. d.) greift bei Rhinobatus (Rh. laevis) und bei Raja (R. batis) in den Einschnitt eines von den Dornfortsätzen der Wirbelsäule ausgehenden besonderen Knorpels ein und ist durch Bandmasse darin befestigt, während bei Trygon (Tr. pastinaca) und Myliobates (M. aquila) daselbst eine Art von Articulation statt hat. Bei den elektrischen Rochen vereinigen sich zwar die dorsalen Stücke untereinander, verbinden sich aber nicht mittelst Knorpel mit der Wirbelsäule.

Bei allen untersuchten Rajae ist die die Anfügestelle der Brustflosse tragende Parthie stark verbreitert, und die Anfügestelle selbst wird durch eine horizontale Kante vorgestellt, auf welcher sich drei höckerförmige Erhebungen als Gelenkköpfe (Fig. 1—5. v. m. h.) unterscheiden lassen*). Bei den meisten ist der vorderste Gelenkkopf der grösste, der mittelste der kleinste. Die Oberfläche des vorderen erscheint glatt, und unterscheidet sich dadurch von den analogen Gebilden der Haie. Die beiden hinteren Gelenkköpfe lassen jedoch (mit Ausnahme von Raja) bei genauer Untersuchung feine bindegewebige Rauhigkeiten erkennen. Wenn die Gelenkköpfe durch eine Querleiste untereinander verbunden sind, so befestigen an dieser gleichfalls Theile der Basalstücke der Flosse, jedoch ohne eine Gelenkhöhle zu bilden. Es findet sich also hier hinsichtlich der Verbindungsweise mit der Brustflosse ein gemischtes Verhalten, etwa wie bei Acanthias unter den Haien.

---

*) Dieses Verhältniss hat bereits Kuhl im Wesentlichen angegeben. Beiträge zur Zoologie und vergl. Anatomie. Frankf. a. M. 1820. S. 186.

Den Uebergang von den Haien zu den Rochen vermittelt hinsichtlich des Schulterskeletes Rhinobatus. Die Innenfläche ist stark concav (Fig. 1. B.), die Aussenfläche (Fig. 1. A.) in zwei Hauptabschnitte geschieden. Ein an der dorsalen Hälfte sehr starker, an der ventralen ganz schwacher Längsvorsprung scheidet diese Aussenfläche in eine vordere und eine seitliche. Am Innenrande der vorderen Fläche befindet sich eine querovale, oben von einem Vorsprung überragte Gelenkfläche (Fig. 1. B. k.) zur Verbindung mit dem Kiemengerüste. Die horizontale Leiste, welche eine Scheidung der seitlichen Fläche in einen oberen und unteren Abschnitt bewirkt, zeigt vorn einen auf starkem Vorsprunge stehenden längsovalen Gelenkkopf, vertieft und verschmälert sich dann, um in einen quer gestellten Höcker überzugehen, von dem aus eine gleichmässige Kante bis zum dritten, nach hinten gerichteten Gelenkhöcker läuft. In der Vertiefung zwischen dem ersten und zweiten Gelenkhöcker bemerkt man zwei, durch die Querleiste von einander getrennte, ziemlich gleichgrosse Oeffnungen, die an der Innenseite des Schulterknorpels in eine gemeinsame Grube (Fig. 1. B. e.) zusammenfliessen. Diese letztere entspricht der Eintrittsöffnung, die beiden äusseren Löcher (Fig. 1. A. o. u.) dem oberen und unteren Austrittsloche der Flossennerven. Ein ähnliches Verhältniss findet sich noch zwischen dem mittleren und hinteren Gelenkhöcker. Hier bemerkt man ein oberes grösseres (Fig. 1. A. o′) Loch, und ein unteres viel kleineres (u′), welches von mehreren, nur schwer unterscheidbaren feineren Löchelchen umgeben ist. Ob auch diese Oeffnungen zum Durchtritte von Nerven dienen, habe ich nicht ermitteln können. Jedenfalls sind die vorderen Löcher die wichtigeren, welche überdiess im Anschlusse an die Haie als typische erscheinen.

An Rhinobatus reiht sich hinsichtlich des Schulterskeletes Myliobates an. Ich nehme hier dieselbe Eintheilung und Bezeichnung der Flächen und ihrer Unterabschnitte an, wie ich sie vorhin gegeben. Die vordere Fläche ist beträchtlich schmäler, und die ihr und der Seitenfläche entsprechende Concavität an der Innenseite des Knorpels fehlt gänzlich. Der vordere Gelenkkopf ist schmäler und höher (Fig. 2. A. v.), der mittlere fehlt und wird durch eine Leiste ersetzt, welche den vorderen und hinteren Gelenkkopf verbindet. Auf dem vorderen Drittheile dieser Leiste articuliren mehrere knorpelige Radii der Brustflosse, indess solche dem hinteren Abschnitte nur durch Ligamente verbunden sind. Der hintere längsovale Gelenkkopf steht gerade nach hinten. Die bei Rhinobatus wie bei den meisten Haien engen Canäle sind bei Myliobates in weite Räume umgewandelt, in welche ein Theil der Flossenmusculatur eingebettet ist. Das grosse Eintrittsloch (Fig. 2. B. e.) führt in einen weiten Raum, der an der Seitenfläche mit einer grossen oberen (o) und unteren Austrittsöffnung (u) ausmündet, diese sind nur durch die schmale Gelenkleiste von einander getrennt. Der untere Theil dieses Binnenraums läuft in

einen Canal aus, der sich medianwärts in eine innen am Knorpel angebrachte Halbrinne öffnet. Die bei Rhinobatus ungleichen hinteren Oeffnungen (Fig. 2. A. o′ u′) sind bei Myliobates von gleicher Grösse und liegen an derselben Stelle, gehen aber innen von einer gemeinsamen Grube (e′) aus.

An Myliobates schliesst sich Trygon und Raja an. Trygon hat die Seitenfläche des Knorpels beträchtlich verschmälert, dagegen ist die vordere Fläche noch verhältnissmässig breit. Die Gelenkfläche für das Kiemenskelet ist wie bei Myliobates deutlich. Aehnlich verhält sich auch der vordere Gelenkkopf für die Brustflosse, der hintere ist nach aussen und hinten gerichtet. Die zwischen beiden befindliche Leiste lässt die Andeutung eines mittleren Höckers (Fig. 3. A. m.) erkennen. Der zwischen diesem und dem vorderen Gelenkkopfe (v) gelegene Abschnitt der Leiste setzt sich in eine nach innen und aufwärts tretende Knorpellamelle fort, durch welche die Eintrittsöffnung (Fig. 3. B. e.) auch an der Innenfläche des Knorpels völlig getrennt wird. Auch die hinteren Oeffnungen (e′) beginnen getrennt an der Innenfläche.

Von den bei Rhinobatus und Myliobates erkannten Thatsachen aus lassen sich die bei Raja gegebenen leicht verstehen, so eigenthümlich auch die Form des Schulterknorpels (Fig. 4. A. B. C.) erscheint, wenn man sie für sich mit dem der Haie in Zusammenhang zu bringen versucht. Die Vorderfläche des Schulterknorpels ist schmaler als bei den anderen Rochen; die ganze Innenfläche weniger concav. Die Seitenfläche stark nach hinten verlängert. Drei grosse Oeffnungen durchbrechen sie. Die vorderste ist in senkrechter Richtung oval und liegt zwischen dem vorderen (v) und mittleren (m) Gelenkkopfe. Sie ist offenbar dadurch entstanden, dass die bei Myliobates vorhandene Leiste, welche die obere und untere Ausgangsöffnung von einander scheidet, völlig geschwunden ist. Demgemäss sind auch die beiden Gelenkköpfe gänzlich von einander getrennt. Die beiden anderen Oeffnungen liegen nach hinten zu, eine (o′) über, die andere (u′) unter der Leiste, die den mittleren mit dem hinteren Gelenkkopfe in Verbindung setzt. Man kann sich diese Oeffnungen entstanden denken durch Erweiterung der accessorischen Oeffnungen, die bei den anderen Rochen an gleicher Stelle vorkommen. Hinsichtlich der Gelenkköpfe bemerke ich, dass alle drei ausgebildet und mit ziemlich glatter Oberfläche versehen sind. Der vordere und der hintere sind längsoval, der letztere entschieden nach hinten gerichtet, der mittlere dagegen besitzt eine querovale Gestalt. Der grösste Theil der zwischen mittlerem und hinterem Gelenkkopfe hinziehenden Leiste ist in 4—5 kleine längliche Höckerchen getheilt, die gleichfalls eine glatte Oberfläche besitzen. Es kömmt also hier die gesammte Verbindung der Brustflosse mit dem Schultergürtel durch eine wahre Articulation zu Stande.

Der Schultergürtel der elektrischen Rochen unterscheidet sich von dem der

nicht elektrischen durch viele Einzelnheiten, unter denen die Gliederung des dorsalen und ventralen Abschnittes, sowie die mangelnde feste Verbindung mit der Wirbelsäule obenansteht. Durch den letzteren Umstand wird aber noch kein Anschluss an die Haie gegeben, wie zuweilen angeführt wird, denn bei diesen erreicht der Schultergürtel die Wirbelsäule gar nicht, während er bei den Rochen über der Wirbelsäule sich schliesst. Indem von dieser Verbindung an ein starkes Ligament zu den Wirbeldornen geht, lässt sich diese Beziehung mit den bei den nicht elektrischen Rochen vorhandenen Einrichtungen in Zusammenhang bringen, und beiderlei Zustände treten dadurch aus dem angenommenen Gegensatze heraus.

Die Form des Schultergürtels von Torpedo (T. marmorata) kann von Rhinobatus besser abgeleitet werden, als von einer anderen der mir vorgelegenen Gattungen (Vergl. Fig. 1. A. und Fig. 5. A.). Denkt man sich die Seitenfläche verschmälert, und den Theil derselben, welcher die Articulationen trägt, als eine solide Masse bedeutend nach aussen hin ausgezogen, so dass die Anfügestellen der Brustflosse nach vorn zu liegen kommt; stellt man sich ferner die vordere Fläche, die jener Umänderung zufolge mit der Seitenfläche in Einer Ebene liegt, von einer schräg von oben und aussen nach unten und innen ziehenden Oeffnung durchbrochen, so hat man die Rhinobatusform des Schulterknorpels auf die Torpedoform reducirt. Wenn man die grosse Oeffnung, welche bei Torpedo nach innen vom gelenktragenden Theile liegt, als eine Fensterung desjenigen Theiles ansieht, der bei Rhinobatus als die vordere Wand bezeichnet ward, so bleibt als Rest dieser vorderen Wand ein pfeilerartiges Stück übrig (Fig. 5. A. B. x.), welches vom ventralen Theile des Schulterknorpels aus schräg lateralwärts zum dorsalen sich hinauferstreckt. Dieses Stück ist das beim ersten Anblicke befremdendste des ganzen Skelettheiles, und weder von Raja, noch von Trygon oder Myliobates her zu erklären, da bei diesen die vordere Fläche des Schulterknorpels keine so bedeutende Ausdehnung besitzt, dass man eine Durchbrechung dieser Fläche annehmen dürfte. Durch die Ausdehnung der vorderen Fläche bei Rhinobatus wird die Operation der Vergleichung wesentlich vereinfacht. Die Deutung des erwähnten Pfeilers (x) als medianer Randtheil der durchbrochenen Vorderwand des Schulterknorpels rechtfertigt sich aus allen Beziehungen, und ich habe nur nöthig, in dieser Hinsicht auf eine Vergleichung der Fig. 5. A. mit Fig. 1. A. und der Fig. 5. B. mit Fig. 1. B. hinzuweisen, um die Richtigkeit meines Verfahrens einleuchtend zu machen.

Die Articulation der Brustflosse ist bei Torpedo auf eine wenig ausgedehnte Stelle gelegt. Drei Gelenkköpfe sind auch hier unterscheidbar, davon ist der vorderste (Fig. 5. A. v.) der grösste, und wie sonst mit seiner Längsaxe senkrecht gestellt.

Eine die Gelenkhöcker verbindende Leiste fehlt, was mit dem Umstande

zusammenhängt, dass nur drei grössere Basalstücke der Brustflosse in die Articulation eingehen. Die Canäle und ihre Ausmündungen verhalten sich ähnlich wie bei Rhinobatus. Es besitzen aber nicht blos die vorderen eine gemeinsame Eintrittsöffnung (Fig. 5. B. e.), sondern auch den hinteren kommt eine solche in Form einer flachen Grube (e') zu.

Von dem bei Torpedo gegebenen Baue des Schultergürtels scheint der von Narcine nicht besonders abzuweichen. Nach Henle*) „zeichnet er sich dadurch aus, dass er nicht, wie bei Torpedo, in seiner ganzen Breite nach aussen und etwas schräg nach vorn gerichtet ist, sondern in einem spitzen Winkel erst nach vorn, dann fast gerade nach hinten sich wendet. Darin liegt der Grund, dass bei Narcine die Scheibe nach hinten schmaler wird als bei Torpedo.“ —

In dem Vorstehenden habe ich gezeigt, dass bei den Selachiern eine bestimmte Form des Schultergürtels existirt, die nicht blos in der knorpeligen Beschaffenheit und in der Bogengestalt durch alle Modificationen Gemeinsames beibehält, sondern die auch in dem Vorkommen und in der Anordnung besonderer Canäle eine die verwandtschaftlichen Beziehungen fester begründende Erscheinung bietet.

Wenn wir das Beständige als Wesentliches vom unbeständigen Accessorischen trennen, so ergibt sich für alle Fälle ein an der Innenseite des Schulterknorpels in diesen eintretender Canal, der sich immer in zwei Canäle spaltet und mit diesen oberhalb und unterhalb des Schultergelenkes ausmündet. Mit Einlagerung von Muskeln können diese Canäle in weitere Räume sich umwandeln und damit ihren ursprünglichen Charakter verlieren**). Eben daraus gehen dann die complicirten Formen des Schulterskelets hervor, indem der massive Knorpel in ein architektonisch leichter geformtes, aus Spangen- und Bogenwerk zusammengesetztes Gerüste sich umwandelt. Der massivere Zustand ist bei den Haien, die durchbrochenen Zustände sind bei den Rochen gegeben. In den Hairochen ist auch hier eine Uebergangsform zu finden. Die Einrichtung bei den Rochen erzielt eine

---

*) Ueber Narcine, eine neue Gattung elektrischer Rochen. Mit 4 Steintafeln. Berlin, 1834. S. 23. Taf. 4. Fig. 1. w. x. y. —

**) Die Bildung dieser weiteren Räume im Schulterknorpel will ich nicht geradezu durch die Entwickelung der Musculatur bedingt aufstellen, sondern nur als damit in Causalnexus stehend bezeichnen. Mit der Dicke der durchtretenden Nervenstämme hat aber die Weite der Canäle keinen Zusammenhang. Es ist irrig, wenn Mettenheimer (op. cit. S. 35.) anführt, dass die durch die mächtigere Flossenbildung der Rochen erforderten stärkeren Nervenstämme jene weiten Räume und Canäle hervorriefen, denn diese letztern sind oft wohl ums zehnfache umfänglicher, als der sie durchlaufende Nerv.

grössere Verbindungsstelle mit der hier mächtigern Brustflosse, und bietet ein festes Stützwerk dar, ohne dass durch die grössere Breite des Gelenktheiles zugleich eine mächtigere Knorpelmasse in Anspruch genommen wird.

Die anatomische Deutung dieses Skeletabschnittes ist bisher meist in allgemeinster Weise vorgenommen worden, indem man sich begnügte, den ganzen Apparat als Schulter- oder Brustgürtel zu benennen, oder einen Theil desselben als Clavicula und dergleichen zu bezeichnen. Den unterhalb des Schultergelenkes befindlichen Abschnitt erklärt Kuhl als Clavicula, den oberen als Scapula, und so verhalten sich die meisten Angaben. Bei den Rochen soll nach Stannius*), der sich darin an Mettenheimer anschliesst, das obere transversale Stück einer Scapula entsprechen, das davon abgegliederte und absteigende untere dagegen einer Clavicula.

Am ausführlichsten hat sich Owen**) darüber geäussert. Nach ihm besteht der Schultergürtel der Haie vorzüglich aus Coracoïdbestandtheilen, die unter dem Pericardium sich mit einander verbinden. Eine hintere Vorragung des Coracoïdknorpels ist nach Owen mit den anchylosirten Vorderarmstücken in Verbindung. Unter den Rochen ist der Schultergürtel bei Rhinobatus ein zusammenhängender Knorpel, bei den anderen Rochen ist er in Coracoïd, Scapular- und Suprascapularstücke getheilt. Scapula und Coracoïd vereinigen sich in drei Puncten an der Gelenkstelle. Eine Beziehung zu Radius und Ulna, die bei den Haien entsprechende Theile am Schultergürtel besitzen sollen, wird nicht für die Rochen erwähnt.

Gegen diesen Erklärungsversuch ist vor allem anzuführen, dass er auf ganz willkürlichen Voraussetzungen beruht und dass er zugleich inconsequent ist. Bei den Haien soll der Vorderarm noch in den Schultergürtel mit aufgenommen sein, indess letzterer bei den Rochen nur aus Coracoïd und Scapula bestehe. Nachdem ich nachgewiesen, dass bei Haien und Rochen ganz homologe Bildungen am Schultergürtel sich finden, müssen in jedem auch dieselben Theile gesucht werden. Es besteht aber auch durchaus kein in der Structur des Schultergürtels liegender Grund, Theile des Armskelets darin anzunehmen, oder überhaupt einzelne bei anderen Wirbelthieren discrete Theile hier an ganz bestimmten Stellen sich mit einander verbinden zu lassen, da jede Hälfte des Schultergürtels aus einem continuirlichen Knorpel besteht.

Es ist ausser jedem Zweifel, dass die Clavicula niemals Beziehungen zum Schultergelenke besitzt, dass dieses vielmehr nur an Scapula und Coracoïd vorkommt, welche beide wir als ein ursprünglich einfaches Knorpelstück kennen

*) Zootomie der Fische. Berlin, 1854. S. 89.

**) Lectures etc. S. 128 u. 129.

lernten. Es wird also auch die Clavicula nicht im Schultergürtel der Selachier gesucht werden können, vielmehr nur solche Theile, die aus dem primitiven Schulterknorpel sich differenziren. Da aber der Schultergürtel der Selachier keine knöchernen Theile entwickelt, so wird auch hier nicht von Scapula oder Coracoïd die Rede sein können. Selbst diese Theile in concreterer Form nur hier vorgebildet zu sehen, halte ich für unpassend, weil jeder directe Anschluss an die höheren Wirbelthiere, schon an die Amphibien, fehlt. Zieht man die hier bei den Selachiern ganz andere Verbindungsart des Schultergürtels mit der vorderen Extremität, die Differenz der vorderen Extremität selbst, und endlich die schon den Amphibien nicht mehr zukommenden Canäle in Betracht, so wird man davon abstehen müssen, solche Vergleichungen, wie sie zwischen den Schultergürteln der höheren Wirbelthiere möglich waren, hier in Ausführung zu bringen. Es lässt sich also ohne Ignorirung der vorerwähnten Thatsachen nur ganz im Allgemeinen eine Erklärung der einzelnen Hauptabschnitte abgeben, und wenn man daran anknüpft, dass aus dem ventralen Theile des primitiven Schultergürtels der Amphibien Coracoïd in Procoracoïd hervorgehen, aus dem dorsalen aber die Scapula, so wird man auch bei den Selachiern solche Abschnitte bezeichnen können. Aber es ist nicht zu vergessen, dass die Complication der Canalbildung darauf hinweist, dass hier ausser Coracoïd und Scapula noch Theile im Knorpel enthalten sein können, von denen bei den höheren Wirbelthieren keine Spur mehr fortbesteht. Es werden hierüber die Ganoïden und Teleostier Aufschluss geben können.

Auch durch die Abgliederungen von einzelnen Theilen wird man zu keinem directen Anschluss an die höheren Wirbelthiere gewiesen. Das bei Acanthias einfache, bei Torpedo und Narcine doppelte vom dorsalen Abschnitte abgegliederte Stück hat gar keine Beziehung zum Suprascapulare der Amphibien, sowenig wie das ventral abgegliederte Stück ein Coracoïd sein kann. Das Suprascapulare haben wir als einen Rest des ursprünglichen Knorpels gesehen, der erst, indem er durch die Ossification der Scapula, in einen Gegensatz zu dieser tritt, unterscheidbar wird; wo also jede Knochenbildung fehlt und damit keine Scapula discret geworden ist, wird auch kein Suprascapulare angenommen werden dürfen. Es mag zwar dieses Stück so bezeichnet werden, aber der damit sich verbindende Begriff ist ein anderer als beim gleichnamigen Stücke der höheren Wirbelthiere. Die Suprascapularia der Rochen sind überdies viel eher von der Wirbelsäule als vom Schultergürtel ausgehende Bildungen, und haben mit den oberen Enden des Schultergürtels der Haie nichts gemeinsames. Diesen entspricht vielmehr der Theil bei den Rochen (Rhinobatus, Trygon, Raja), der, ohne vom Hauptstücke getrennt zu sein, als ein Fortsatz in jenes dorsale Knorpelstück eingreift.

So stellt sich also der Schultergürtel der Selachier hinsichtlich seiner Form-

verhältnisse, mit Bezug auf die höheren Wirbelthiere, auf einer indifferenten Stufe dar, und ebenso erscheint er hinsichtlich seiner Textur. Allein in der regelmässigen Wiederkehr bestimmter Sculpturen sind sichere Anhaltspuncte für die Vergleichung dieses Skelettheiles mit dem homologen der übrigen Fische gewonnen.

Chimären.

Der Schultergürtel der Chimären (Ch. monstrosa) schliesst sich an den der Selachier an; es ist bekannt, dass auch er ganz aus Knorpel besteht, dass beide Hälften ventral zu einer hohen Platte mit einander verbunden sind, und dass die dorsalen Seitentheile abgeplattet sind und in eine nach hinten gerichtete Spitze auslaufen, ohne mit der Wirbelsäule in unmittelbarer Verbindung zu stehen. Das platte dorsale Seitenstück erscheint gegen das Hauptstück etwas beweglich, indem es an einer Stelle weicher ist, allein die Continuität des Knorpels ist nirgends unterbrochen und die einzelnen Stücke, die von Rosenthal*) abgebildet wurden, sind an in Weingeist conservirten Thieren nicht unterscheidbar. Da ich in der Abbildung Fig. 6. A. B. C. auf Taf. V. eine genaue Darstellung der rechten Hälfte des Schultergürtels gegeben habe, brauche ich über die eigenthümlichen Sculpturen keine weitläufige Beschreibung zu liefern. Dass einige Aehnlichkeit mit dem Schultergürtel von Heterodontus besteht, ist nicht zu verkennen.

Das platte dorsale Stück geht etwa in der Mitte der Höhe des Skelettheiles in einen mehr cylindrischen dickeren Theil über, der nach abwärts sich in eine breite mediane Platte verflacht. An der Seite derselben erhebt sich ein leistenförmiger Vorsprung (Fig. 6. g.), der, ohne durch distincte Gelenkkopfbildungen ausgezeichnet zu sein, die Brustflosse trägt. Das Schultergelenk entspricht dem vieler Haie. Der vordere Theil der Kante ist breiter als der mittlere, und zugleich etwas vertieft, der hintere ist wieder verbreitert und besitzt dabei eine gewölbte Oberfläche. An der vorderen Fläche des breiten Mittelstückes bemerkt man eine von dem dicken Abschnitte des Seitentheiles herziehende, mit der der anderen Seite convergirende Leiste. Die beiderseitigen Leisten treffen in der Medianlinie zusammen, und laufen, eine mediane senkrechte Leiste bildend, gegen den unteren Rand des Mittelstückes aus. Nach oben begrenzen beide Leisten eine herzförmige Grube, deren seitliche Ausbuchtungen (Fig. 6. A. w.) sich in einen an die Innenfläche des Seitentheiles des Schulterknorpels gelangenden Canal fortsetzen. In denselben Canal führt eine zweite an der Vorderfläche vorhandene Oeffnung (Fig. 6. A. B. u.), die nach aussen von der erwähnten Leiste gelagert ist.

---

*) Ichthyotomische Tafeln. Zweite Auflage. Berlin, 1837. Taf. XXVII.

An der hinteren Fläche des Mittelstückes findet sich eine grosse, an beiden Hälften nach aufwärts flach auslaufende, unten von einer starken Querleiste abgegrenzte Grube. Sie dient, wie jene an der Vorderfläche, als Ursprungsstelle von Muskeln. Da wo die Grube seitlich und aufwärts ausläuft, ist eine nach abwärts gerichtete Oeffnung vorhanden (Fig. 6. B. C. o.), welche, wie die beiden anderen bis jetzt erwähnten, in einer noch weiter nach oben gelegenen grösseren Oeffnung (Fig. 6. C. e.) ausläuft. Median und abwärts von dieser Oeffnung liegt eine kleinere, durch welche man in denselben Canal gelangt.

Beachtet man die Vertheilung dieser verschiedenen Oeffnungen am Schulterknorpel, so wird man sie in bestimmten Beziehungen zu der Schultergelenkkante finden. Eine Oeffnung (o) liegt über, eine andere (u) unter der gelenktragenden Kante, eine dritte nach vorn ohne nähere Beziehungen zum Gelenke. Die vierte endlich, vom Gelenke gleichfalls entfernt oben und innen. Durch diese letztere tritt ein ansehnlicher Nerv ein, der sich, in drei Aeste gespalten, in die von jener Oeffnung ausgehenden drei Canäle begibt und an den oben bereits bezeichneten Stellen (o. u. w.) heraustritt. Die Nervenäste vertheilen sich von da in die an den Schulterknorpel befestigte Musculatur.

Aus dem Verlaufe des Canals und der Verbreitung der sie durchsetzenden Nerven geht eine grosse Uebereinstimmung mit den bei den Selachiern als typisch erfundenen Verhältnissen hervor. Nur die einzige Verschiedenheit besteht, dass medianwärts von dem unteren Austrittsloche noch ein zweites vorhanden ist. Ich glaube nicht irre zu gehen, wenn ich diese Theilung des unteren Canals mit der beträchtlichen Breite und Höhe des Mittelstücks bei Chimaera, und mit der Theilung der Oberfläche desselben durch eine schräg verlaufende Leiste in Causalnexus bringe.

Hinsichtlich der vergleichenden Beurtheilung des Schultergürtels der Chimären muss ich auf das bei den Selachiern Gesagte verweisen, da der gleiche anatomische Befund auch eine gleiche Deutung verlangt.

Ganoïden und Teleostier.

Der Schultergürtel der Ganoïden ist zumeist mit jenem der Knochenfische beurtheilt worden. In der That besteht auch zwischen beiden soviel Gemeinsames, dass jene Behandlungsweise gerechtfertigt erscheinen kann. Allein die jeder der beiden Abtheilungen zukommenden Eigenthümlichkeiten lassen ein strengeres Auseinanderhalten für zweckmässiger gelten, so dass ich nur die Vorführung der früheren Erklärungsweisen des Schultergürtels dieser Abtheilungen gemeinsam behandeln will.

Bei allen Ganoïden und Teleostiern ist der Schultergürtel aus paarigen Seitentheilen zusammengesetzt, die meist aus einem knöchernen Bogenstücke als einem Hauptabschnitte bestehen, dem nach innen und hinten zwei bis drei andere Stücke angefügt sind. Die letzteren können auch aus einem Knorpel bestehen, oder durch ein einziges Knochenstück vertreten werden. Gelenkverbindungen dieser Theile untereinander sind nicht bekannt. Mit dem hinteren Abschnitte ist die Brustflosse beweglich verbunden. Diese Stelle bildet zugleich die Grenze des aus fester mit einander vereinigten Theilen bestehenden Schultergürtels gegen die eigentliche vordere Extremität.

Das namentlich bei den Knochenfischen mächtig entwickelte Hauptstück des Schultergürtels wurde unter den älteren Ichthyologen von Artedi, bestimmter dann von Gouan*) als Clavicula gedeutet, welcher Auffassung von Seiten Vicq d'Azyr's**) zuerst entschiedener Widerspruch ward, da derselbe im erwähnten Knochen weder die gleichen anatomischen, noch physiologischen Beziehungen, wie in der Clavicula der höheren Thiere, zu erkennen vermochte. Die oberflächliche Lagerung in der hinteren Wand der Kiemenhöhle scheint sowohl dem Genannten, als auch Späteren für den Clavicularbegriff störend gewesen zu sein. Auch Cuvier***) ist der Gouan'schen Deutung nicht beigetreten, indem er denselben Knochen anfänglich viel eher einem Schulterblatte verglichen wissen wollte. Dabei ist aber nicht zu übersehen, dass Cuvier die grossen, der Erklärung des Schultergürtels der Fische sich entgegenstellenden Schwierigkeiten keineswegs verkannte und seinen Deutungen dadurch einen mehr provisorischen Charakter gab, dass er die gesammte Vorderextremität der Fische nicht mit den übrigen Wirbelthieren, sondern in einem besonderen Abschnitte behandelt hat.

Einen Vertreter der auch von Lacépède angenommenen Deutung des grossen bogenförmigen Knochenstückes als Clavicula finden wir in Geoffroy St. Hilaire†). Er sagt, dass jener Knochen mit Recht diesen Namen führe, da das eine seiner Enden sich mit dem der anderen Seite verbinde, um sich auf das Sternum zu stützen, und da an einer anderen Seite ein System von Knochen angebracht sei, welches mit den Strahlen der Flosse endige. Später††) hat derselbe Forscher die Clavicula Gouan's als Os furculaire bezeichnen zu müssen geglaubt.

Bakker†††) war wohl durch die Grösse dieses Knochens veranlasst, ihn

*) Historia piscium, sistens eorum anatomen etc. Argentorati, 1770. S. 64.

**) Op. cit. V. S. 206.

***) Vorlesungen I. S. 298.

†) Annales du Muséum d'hist. nat. Vol. IX. Paris, 1817. S. 381.

††) Philosophie anatomique.

†††) Osteographia piscium. Groningae, 1822. S. 90 u. 110.

nicht ausschliesslich als Schlüsselbein anzusehen; er nahm in ihm noch den Humerus an und bezeichnete ihn als „Coenosteon". Es schien ihm auch unnatürlich „a fabrica generali alienum", dass der Carpus mit dem Humerus verbunden sei, was der Fall wäre, wenn das „Coenosteon" wirklich nur einer Clavicula entspräche, denn dann würde der Humerus in dem hinter jenem liegenden, den Carpus tragenden Stücke zu suchen sein. Es ist beachtenswerth, wie Bakker in dieser Deduction von der Vorstellung beherrscht wird, dass die Theile der Extremität der höheren Thiere, wenn sie in den Fischen nachgewiesen werden sollen, auch in derselben Folge zu suchen seien, in der sie dort existiren.

Auch Cuvier*) lässt sich später durch die Deutung zweier anderer Knochen als Radius und Ulna bestimmen, und sieht, seine frühere Meinung ändernd, in ihm den Humerus, obgleich er zugibt, dass der Knochen in gewisser Beziehung die Rolle der Clavicula spiele.

In einer andern Weise fasst ihn Owen**) auf. Er erklärt ihn für das Coracoïd, weil dieser Knochen von den Säugethieren nach abwärts an Grösse und Bedeutung zunehme, und dadurch beurkunde, dass er einen wesentlichen Theil des Schultergürtels vorstelle. Dadurch, dass der Knochen der Gliedmaasse (vadiated appendage) einen Anheftepunct gewähre, was bei der Clavicula niemals der Fall sei, werde jene Deutung befestigt. Unter diesen divergirenden Meinungen, die, wie ersichtlich, immer nur auf eine einzige, und nicht einmal sicher vermittelte Beziehung sich stützten, hat die ursprüngliche Deutung immer festeren Boden gewonnen. Spix und Meckel***) erklärten in jenem Knochen die Clavicula zu sehen, und Agassiz vertrat gleichfalls diese Ansicht in seinem grossen Werke über die fossilen Fische.

In neuerer Zeit finden wir Mettenheimer und Stannius†) auf derselben Seite. Obwohl der erstgenannte Untersucher die Begründung seiner Ansicht auf vorwiegend anatomische Thatsachen stützt††), unterlässt er doch nicht, auch die Entwickelungsgeschichte mit sprechen zu lassen, und bringt damit sowohl die Grösse der Clavicula, als auch deren frühzeitiges Auftreten in Zusammenhang. Noch genauer hat Bruch†††) diese Umstände gewürdigt, da ihm die Clavicula des Menschen als ein nicht knorpelig präformirter Knochen erschienen war, war

*) Hist. nat. des poissons. Paris, 1828. I. S. 373.

**) Lectures on the comp. anat. and Phys. of the vertebr. animals. T. I. London, 1846. S. 118.

***) Zuerst in der Uebersetzung von Cuvier's Leçons, dann in seinem Systeme der vergl. Anatomie. I. 1. S. 277. Der Knochen wird als vorderes oder äusseres Schlüsselbein bezeichnet.

†) Zootomie der Fische. S. 91.

††) Op. cit. S. 32. u. folgende.

†††) Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie. IV. S. 370.

die Beziehung zu den grossen, gleichfalls nicht knorpelig präformirten Knochen der Fische auch histiogenetisch verknüpft worden.

Die Schicksale der übrigen den Schultergürtel zusammensetzenden Stücke sind nicht minder wechselvoll. Zunächst dürfte es sich um die Theile handeln, welche die Clavicula dorsalwärts mit dem Schädel verbinden, oder doch an sie sich anfügen. Geoffroy St. Hilaire*) hat ein solches Verbindungsstück als Schulterblatt (Omoplate) bezeichnet. Er findet an diesem Stücke dieselbe Verbindung mit der Clavicula, dieselbe Stellung zum Rücken, dieselben Anheftungen der Aponeurosen der grossen Rückenmuskeln, wie bei den übrigen Wirbelthieren. Wenn die Verbindung dieses Stückes mit dem Schädel etwas Auffallendes hat, so gibt Geoffroy dagegen zu bedenken, dass der ganze Halstheil der Wirbelsäule den Fischen fehle, woraus jene Beziehung nothwendigerweise hervorgehe. Nur bei den Aalen finde eine Ausnahme statt, insofern hier das Schulterblatt dieselbe freie Lage zwischen den Rückenmuskeln besitze, wie bei den übrigen Wirbelthieren.

Bei dieser ersten Erklärung der Bedeutung des Verbindungsstückes der Clavicula mit dem Schädel hat Geoffroy offenbar nur den einen Knochen gekannt. Dass noch ein zweiter vorkomme, ist nicht in jener Abhandlung erwähnt. Erst später**) wird dessen gedacht und derselbe als „Omolite" bezeichnet.

Bakker hat das obere Verbindungsstück als Omoplata oder Os scapulare bezeichnet, und findet (beim Hechte) sogar einige Aehnlichkeit mit dem Schulterblatte des Menschen. Der zweite an die Clavicula gefügte Knochen ist ihm Acromion, von dem Geoffroy gezeigt habe, dass es bei Säugethieren, Vögeln und Reptilien von der Scapula getrennt sein könne.

In mehr allgemeiner Auffassung hält sich Meckel, der diese Verbindungsknochen unter dem Namen „Schultertheil" des Brustgürtels aufführt, während sie von Cuvier als Scapulare und Suprascapulare bezeichnet werden. Dieser von Geoffroy begründeten, durch geänderten Namen nicht beeinträchtigten Auffassung stimmen spätere Autoren bei. Wir sehen sie bei Owen vertreten; von Mettenheimer sogar in der ursprünglichen Form.

Erst in der neuesten Zeit ist von Bruch***) durch Berücksichtigung der Entwickelung dieser Theile eine andere Ansicht begründet worden. Nach diesem Autor ist, wie bereits oben erwähnt, nur die Clavicula richtig gedeutet; die beiden diese mit dem Schädel verbindenden Stücke können nicht als Scapula und Suprascapulare angesehen werden, da sie als blosse Deckstücke sich herausstellen. Sie

*) Annales du Muséum. T. IX. S. 362.

**) Philosophie anatomique.

***) Vergleichende Osteologie des Rheinlachses. Mainz, 1861.

sind daher Bildungen, die den übrigen Theilen des Extremitätengürtels hinzugekommen sind. Bruch bezeichnet sie als Supraclavicularia.

Die übrigen hinter der Clavicula gelagerten und ihr meist fest, seltener beweglich verbundenen Knochen, die zwischen die Clavicula und die Brustflosse eingeschoben, sind bereits von älteren Forschern für das Schulterblatt angesehen worden. Ich nenne hiebei wieder Artedi und Gouan. Geoffroy bemüht sich zu beweisen, dass dieser Skelettheil nur dem Arme und Vorderarme entsprechen könne, da ja die Flosse selbst eine Hand sei. Drei Knochenstücke treten nach Geoffroy in jene Bildung ein, und wenn die Armknochen auch nur durch eine dreieckige Lamelle dargestellt seien, so könne man an diesen doch drei Ossificationscentren unterscheiden, welche durch ihre Lagerung dem Humerus, dem Radius und der Ulna entsprächen. Der Humerus ist der meist parallel mit der Clavicula nach abwärts gerichtete Theil. Der Radius liegt nach oben, die Ulna in der Mitte. Diese eigenthümliche Anordnung ist zwar eine Anomalie im Vergleiche mit den Verhältnissen der übrigen Wirbelthiere, allein es nehmen nicht alle Fische daran Theil. Bei Lophius, dann auch bei Polypterus ist die Vorderextremität in denselben Beziehungen wie bei den Cetaceen. Der Arm ist hier seiner Länge nach der Clavicula verbunden. Seine Skelettheile verwachsen nicht zu einem Stücke. Nur der Humerus legt sich an die Clavicula, die Vorderarmknochen articuliren mit ersterem und fassen bei Polypterus noch einen Carpalknochen zwischen sich.

Entsprechend seiner bereits oben angeführten Deutung der vorderen Schultergürtelstücke hat Bakker die hinter der Clavicula liegenden Knochenstücke als Vorderarmknochen angegeben, und ihm folgte Cuvier*), der selbst in der Thatsache, dass bei den Lachsen, Karpfen und Welsen drei Stücke vorkommen, keine Schwierigkeit findet. Es soll das obere von beiden Stücken — da wo nur zwei vorhanden sind — der Radius, das untere die Ulna sein. Meckel, der die drei Stücke genau kennt, und sie beim Welse, wo sie in eines zusammenfliessen, sorgfältig beschreibt, enthält sich einer bestimmteren Aeusserung über ihre Bedeutung. Von Owen wurde die Bakker'sche Erklärung umgekehrt, und das obere Stück als Ulna, das untere als Radius bezeichnet, denn dasselbe finde sich in derselben Lagerung wie der unzweifelhafte Radius der Wale und Enaliosaurier. Wo noch ein drittes Stück vorkommt, mag es als Humerus bezeichnet werden, wenn es auch mehr als eine Abgliederung von der Ulna erscheint.

Mettenheimer findet die Auffassung Owen's gerechtfertigt. Er begründet sie ausführlich dadurch, dass er, von dem dritten, inneren, vielen Teleostiern fehlenden Stücke ausgehend, in diesem die Charaktere eines Humerus nachweist, die er

*) Hist. nat. des poissons. I. S. 372.

in der Verbindung des Vorderarmes mit der Schulter aufgestellt hatte. Dass dieser Humerus nicht dem Schulterblatte, sondern dem Schlüsselbein angefügt ist, wird aus der functionellen Bedeutung des Schultergürtels der Fische zu erklären versucht, ebenso die Verbindung und Gestalt von Ulna und Radius.

Aber nicht blos die Skelettheile des Armes, sondern auch solche der Hand sind in jenen der Clavicula ansitzenden Stücken erkannt worden. Stannius hat sie für Ossa carpi erklärt, und stellt sich so die Hand unmittelbar aus Schlüsselbein angefügt vor. Er bezieht sich dabei auf eine Thatsache aus der Entwickelungsgeschichte der höheren Wirbelthiere, welcher zufolge die Hand früher auftreten soll, als die beiden Abschnitte des Armes. Die Verbindung der Brustflosse mit der Schulter entspräche demnach dem Carpo-metacarpalgelenk. Erst durch Bruch kommt mit einer allseitigen Beurtheilung des Verhaltens des Schultergürtels der Fische die zuerst von Gouan geäusserte Meinung wieder in den Vordergrund, dass nämlich die hinter der Clavicula gelagerten Theile vielmehr einem Schulterblatte entsprächen. Bruch*) sagt: „Es ist wohl einleuchtend, dass ein Skeletstück, welches in der Musculatur des Rumpfes verborgen, gleich einem zweiten (primordialen) Extremitätengürtel von der Schultergegend bis zur vordersten Halsgegend reicht, hier mit dem der anderen Seite zusammenstösst, und in seiner ganzen Länge an der untern Seite der Clavicula befestigt ist, nicht wohl der Vorderarm der Fische sein kann. Auch ist kein Grund vorhanden, denselben einen Vorderarm zuzuschreiben, da das von Agassiz als Humerus bezeichnete Stück bei den meisten Knochenfischen vermisst wird.“ . . . . „Ich betrachte demnach den ganzen primordialen Extremitätengürtel der Fische als gleichbedeutend mit dem Schulterblatte der höheren Thiere; welches immer ein primordiales Stück ist, und beziehe mich auf das, was ich bereits früher über das Vorkommen einer primordialen und secundären Clavicula gesagt habe.“

Ausser den bisher in ihren mannichfachen Deutungen vorgeführten Knochenstücken der Schulter pflegt noch ein anderes Stück hieher gerechnet zu werden, welches von Cuvier**) zuerst gekannt und näher beschrieben, von Geoffroy als Analogon des Gabelknochens der Vögel aufgefasst wurde. Es inserirt sich dieser stiletförmige Knochen in der Regel an der inneren Fläche des oberen Theiles der Clavicula, und ist häufig durch zwei, zuweilen sogar durch drei, gesonderte Stücke vertreten. Nachdem Geoffroy seine Meinung hinsichtlich der echten Clavicula Gouan's geändert, hat er jenen Knochen als Coracoïd bezeichnet, worin

*) Vergl. Osteol. d. Rheinlachses. Mainz, 1861 S. 19.

**) Leçons d'anatomie comp. 1. Edit. Vol. I. S. 246.

ihm Bakker beigestimmt hat Auch Cuvier*) hat sich in dieser Richtung ausgesprochen, während er von Owen, auch in jenen häufigen Fällen, wo er in zwei Stücke getrennt ist, als Epicoracoïd gedeutet ward. Mettenheimer hält diese beiden Stücke für getrennte Theile, und bezeichnet das untere als Coracoïd, das obere als Epicoracoïd. Wo nur ein einziges vorhanden ist, wird es als Coracoïd aufgefasst. Während alle Untersucher des Schultergürtels der Fische diesen Stücken einen typischen Werth beilegten, wurden sie zuletzt von Bruch für ein accessorisches Gebilde erklärt.

Aus dieser soeben gegebenen Skizze von den mannichfaltigen Deutungen, welche der Schultergürtel der Teleostier erlitten, mag hervorgehen, dass eine erneuete Untersuchung des Thatbestandes gerechtfertigt war.

Ganoïden.

Der Schultergürtel der Ganoïden ist nach der ganzen Stellung dieser Abtheilung am meisten befähigt, über die bei den Teleostiern herrschenden Verhältnisse Ausführliches zu bieten, und unter den Ganoïden sind es die Sturionen, welche durch ihr Knorpelskelet sich an die Selachier reihen und damit auch für den Schultergürtel Vermittelungen erwarten lassen.

Der die Flosse tragende Theil des Schultergürtels der Störe (Accipenser sturio und A. rhynchaeus) besteht jederseits aus einem einzigen Knorpelstück von hyaliner Beschaffenheit und eigenthümlicher Form. Man kann an demselben ein dickeres Mittelstück und drei nach verschiedenen Richtungen gehende Fortsätze unterscheiden. Sowohl dieses Mittelstück, als die unmittelbar davon ausgehenden Fortsätze lehnen sich nach aussen und vorn an einen Knochen an, der die hintere Wand der Kiemenhöhle begrenzt und ventralwärts von einem zweiten ähnlichen Knochen überlagert wird, der zugleich mit dem der anderen Seite in der Medianlinie zusammentrifft; die nach hinten und aussen gerichtete, die Flosse tragende Fläche des Mittelstückes ist mit fünf in einer Querreihe angeordneten Vertiefungen versehen (Taf. VI. Fig. 2. B. g.), von denen die fünfte nach aussen hin die ansehnlichste ist. Lateral schliesst diese Reihe mit einem breiteren, schräg nach aussen und aufwärts und innen und abwärts gerichteten, stark gewölbten Vorsprunge ab, auf welchem der äussere massive Radius der Brustflosse articulirt. Ueber der Einlenkstelle der Flosse ist eine weite, cylindrische Oeffnung (Fig. 2. B. o.) angebracht, die schräg nach innen und vorne führt, und, den Knorpel durchbohrend, an der Innenfläche des vorerwähnten grossen Knochenstückes ausmündet (Fig. 2. A. C. e.).

---

*) Hist. nat. des poissons. T. I. S. 375.

Ein grosser Theil dieser Ausmündung ist von jenem Knochen verschlossen, und erst nach Entfernung desselben bemerkt man an der vorderen äusseren Fläche des Knorpels den ganzen Umfang dieser Oeffnung (Vergl. Fig. 2. C. e.).

Im Boden dieses den Knorpel durchsetzenden Canals bemerkt man ein anderes, bedeutend kleineres Loch (Fig. 2. B. u.), welches gerade nach abwärts leitet und unterhalb des das Flossengelenk tragenden Abschnittes ausführt. Man kann also sowohl von der hinteren als von der vorderen Oeffnung des weiten Canals zu dem unter der Flosseneinlenkung befindlichen Raume gelangen.

Der weite Canal lässt durch seine vordere Ausmündung zwei vom Mittelstücke ausgehende Verlängerungen des Knorpels unterscheiden. Es trennt die Mündung des Canals diese Fortsätze durch einen tiefen Ausschnitt (Fig. 2. A. e.). Der eine Fortsatz ist einer dreiseitigen Pyramide vergleichbar und nach oben gerichtet (Fig. 2. A. B. C. s.), der andere (m) breitet sich mit verdünntem Rande nach vorne aus und stützt sich an die Innenfläche des grösseren Deckknochens, mit dessen Vorderrand er endigt. Endlich geht noch von dem Gelenktheile ein dritter Fortsatz nach innen, vorn und abwärts (Fig. 2. A. B. C. i.), der gleichfalls in eine dünne, nach aussen gekrümmte Lamelle ausläuft und damit jenem Deckknochen angelagert ist, allein sich noch über diesen hinaus auf den zweiten Deckknochen hinerstreckt (Fig. 2. A. i'). Dieser Fortsatz begrenzt den unterhalb der Articulationsstelle gelegenen Raum, der nach aussen von den beiden Deckknochen abgeschlossen wird, und somit einen vorn und hinten sich öffnenden Canal vorstellt. Sowohl in diesem, als auch in dem oberen Canal (o. e.) liegen Muskelmassen, die einen auf der dorsalen, die anderen auf der ventralen Fläche der Flosse sich ausbreitend.

Von besonderer Wichtigkeit ist der Verlauf der zu diesen Muskeln tretenden Nerven. Ein Stämmchen tritt vorn und innen in dem Ausschnitte, der zwischen oberem (s.) und mittlerem Fortsatz (m) des Knorpels liegt, zu dem weiten Canale, und versorgt die diesen ausfüllenden Muskeln, um mit seinem Reste zu der oben beschriebenen Oeffnung (u) hindurch zu gelangen und in den unteren Flossenmuskeln zu endigen.

Ich bin der Meinung, dass schon durch die Vergleichung der am Schulterknorpel der Störe gegebenen Oeffnungen und Canäle ein Anhaltepunct sich bietet zur Vergleichung dieses Gebildes mit anderen knorpelig bleibenden Schulterstücken, zunächst jenem der Haie. Gesichert wird diese Vergleichung durch die Berücksichtigung des Nervenverlaufs. Es wird so die vordere Oeffnung (e) des oberen Canals dem von mir als Eintrittsöffnung bezeichneten Loche im Schultergürtel der Haie entsprechen, die hintere Oeffnung (o) dem oberen Austrittsloche, und die die untere Canalwand durchbohrende Oeffnung wird dem unteren Austrittsloche gleichbedeutend sein. Denkt man sich im Schulterknorpel der Haie den das Ein-

trittsloch verbindenden Canal von ansehnlicher Weite, so wird dadurch ein Verhalten gegeben, das sich jenem der Störe bedeutend nähert. Thatsächlich wird diess schon dadurch herbeigeführt, dass bei einzelnen Haien (Carcharias, Galeus) die obere Austrittsöffnung mit Muskeleinlagerung versehen und in eine weite Bucht verwandelt ist. Auch die Beziehungen des unteren Austrittsloches sind bei manchen Haien (Galeus, Pristiurus) ähnlich, indem es sich nicht unmittelbar an der Oberfläche des Knorpels, sondern im Grunde einer von Muskeln eingenommenen Vertiefung öffnet, woselbst noch ein zweiter Canal von vorne her zur Ausmündung kommt. Würde diese Vertiefung sich in der Richtung des von vorne her kommenden Canals fortsetzen, d. h. wäre der Canal selbst im Maassstabe jener Vertiefung erweitert, so würde die untere Austrittsöffnung seine obere Wandung durchbohren, und dadurch dasselbe Verhalten wie beim Stör entstehen, mit dem einzigen Unterschiede, dass dieser Canal lateral nicht völlig abgeschlossen ist. Was an der seitlichen Knorpelangrenzung abgeht, wird durch den Deckknochen ergänzt. Die Beziehungen des Schulterknorpels der Störe zu jenem der Selachier sind dadurch einander ganz nahe gerückt, und es sind nur eigenthümliche Oberflächensculpturen, sowie Differenzen in der Weite der den Knorpel durchsetzenden Canäle, wodurch Verschiedenheiten bedingt sind. Bei der ersten Betrachtung scheinen diese grösser; eine nähere vergleichende Prüfung lässt sie weit zurücktreten, indem sie in beiderlei Formen die Uebereinstimmung des Wesentlichen erkennt und von den Volumsdifferenzen der Theil jedes grössere Gewicht zurückweist. Die Verschiedenheit innerhalb der Selachier ist nicht geringer als die, welche an diesen Theilen zwischen den Selachiern (den Haien nämlich) und den Stören besteht.

Aus der Vergleichung des flossetragenden Knorpels des Stör mit dem der Haie geht also hervor, dass zwischen beiden Bildungen eine klare Homologie besteht. Diese wird auch nicht aufgehoben durch die Verschiedenheit der Beziehungen, die der Schulterknorpel sowohl zu dem der anderen Seite, als zu dem übrigen Skelete besitzt. Der ventral abgeschlossene Schultergürtel der Selachier bildet keinen scharfen Gegensatz zu der Trennung beider Hälften bei den Stören. Beide Zustände sind bei den Haien schon vermittelt, indem die mediane Verbindung bei den meisten nur eine dünne Lamelle vorstellt, bei andern sogar vollständig aufgehoben ist, so dass nur Bindegewebe die Knorpel verbindet. Es ist von da aus nur ein Schritt zu dem bei den Stören gegebenen Zustande, indem der untere Fortsatz des Schulterknorpels sich weit medianwärts erstreckt, und gleichfalls in eine dünne Lamelle ausläuft.

Der Schulterknorpel des Stör ist mit dem Schädel verbunden, jener der Selachier ist dorsal frei, oder steht in Zusammenhang mit der Wirbelsäule. Die Verbindung bei den Stören wird durch ein dem oberen Ende des Schulterknorpels

schräg angeheftetes Knorpelstück (Vergl. Taf. VI. Fig. 2. A. B. ss.) vermittelt, sowie durch ein diesem aufliegendes knöchernes Deckstück. Dieser Knorpel ist nur durch Bandmasse dem Schulterknorpel angeheftet. Mann kann ihn als ein dem letzteren angehöriges Stück ansehen, welches sich nur vom oberen Theile des grossen Knorpels getrennt hat. Dabei wird man an das Verhalten bei Acanthias erinnert, wo vom Hauptstücke ein besonderes Knorpelstück sich abgelöst zu haben scheint. Dieser Fall darf aber deshalb nicht völlig maassgebend sein, das accessorische Stück der Störe ohne weiteres mit dem von Acanthias zu homologisiren, weil beim Stör noch Beziehungen zum Schädel gegeben sind, die den Haien abgehen. Die Homologie beider oberen Stücke ist daher nicht sicher begründbar. Als wahrscheinlich wird sie aber so lange aufgestellt werden dürfen, bis sie entweder besser begründet, oder widerlegt sein wird.

Ein grösserer Unterschied, als in dem knorpeligen Theile des Schultergürtels bei Selachiern und den Stören zu finden war, ergibt sich für den gesammten Schultergürtel aus dem den Stören zukommenden knöchernen Belege. Es ist oben gesagt worden, dass vier solcher Knochen vorkommen, drei an dem Hauptstücke, ein vierter an dem oberen accessorischen Knorpel. Alle vier sind durch eine feste, weissliche Bindegewebsschichte innig mit dem Knorpel verbunden. Von den dreien, dem Hauptstücke des Schulterknorpels zugetheilten, ist das oberste ein kleines, dreieckiges Plättchen. Das nächstfolgende, um vieles grösser (Taf. VI. Fig. 2. A. B. cl.), ist fast ausschliesslich in Beziehung zum Knorpel, es ist winklig gebogen und umschliesst mit einer oberflächlich glatten vordern Lamelle die gegen die Kiemenhöhle gerichtete Vorderfläche, mit einer oben schmaleren, unten verbreiterten Lamelle die laterale Oberfläche des Knorpels. Mit diesem Theile sieht es nach aussen, und ist, wie andere, mit dem Integumente zusammenhängende Knochenstücke durch Leisten, Höckerchen und andere Rauhigkeiten ausgezeichnet. Das zweite grössere Deckstück schiebt sich mit einer dünnen Lamelle über das vorige hinweg und bildet die Fortsetzung des ersteren in medianer Richtung, um auf der Bauchfläche mit dem der andern Seite zusammenzustossen. Auf dieser Fläche liegt seine grösste Ausdehnung. Es ergänzt daselbst den Schultergürtel, indem es das, was dem Knorpel an Ausdehnung abgeht, ersetzt. Der dritte, dem accessorischen Knorpel aufliegende Belegknochen erstreckt sich auch auf den oberen Fortsatz des Hauptknorpels, und legt sich von da aus über den oberen und äusseren Theil des mittleren Deckknochens hinweg. Am Schädel schliesst er sich unmittelbar an den Deckknochen an, welcher dem mit dem accessorischen Knorpel sich verbindenden Fortsatze aufliegt. Der knöcherne Theil des Brustgürtels bildet somit ein Continuum, welches dem der unter ihm befindlichen knorpeligen Theile folgt und ventral sogar noch eine grössere Ausdehnung besitzt. Auch diese knöchernen Stücke

befinden sich mit einem grossen Theile ihrer Fläche in oberflächlicher Lagerung und sind dort mit denselben Leisten und Höckern ausgestattet, wie solche anderen Hautknochen der Störe zukommen.

Die Spatularien (Polyodon folium) zeigen mehrfache von dem Schultergürtel der Sturionen wichtige Abweichungen, insoferne die Uebergänge in andere, Zustände bei ihnen noch deutlicher ausgeprägt sind.

Der beim Stör massive Schulterknorpel, der wie dort die Flosse trägt, ist schlanker, und unansehnlicher im Vergleiche zu den knöchernen, ihm angelagerten Stücken*). Die drei bei den Stören unterschiedenen Fortsätze sind in derselben Weise, wie dort, unterscheidbar (Taf. VI. Fig. 3. A. B. C. s. m. i.), die mannichfachen Kanten und sonstigen Vorsprünge gehen ihm ab, so dass man ihn im Vergleich mit dem Stör als vereinfacht bezeichnen kann. Der Gelenktheil (Fig. 3. C. g.) zeigt ebenfalls mehrere vertiefte Facetten, aber weniger als beim Störe, und überdiess fehlt ihm der äussere Condylus, sowie der Brustflosse der mächtige äussere Knochenstrahl abgeht, der auf jenem articulirt. Ueber dem Gelenktheile des Knorpels liegt ein weiter Canal, der von Muskelmasse eingenommen wird. Er öffnet sich vorne (Fig. 3. A. e.) zwischen dem oberen und mittleren Fortsatze, hinten unmittelbar über dem Gelenke (Fig. 3. C. o.). Seine untere Wand ist von einem Loche durchbrochen, welches unterhalb des Gelenkes an der Aussenfläche des Knorpels sichtbar ist (Fig. 3. B. u.). Aus diesem durch die Abbildungen erläuterten Verhalten geht eine grosse Uebereinstimmung gerade in allem Wesentlichen hervor, und ich kann noch hinzufügen, dass auch der Verlauf des zu der Flossenmusculatur sich begebenden Nervenstämmchens derselbe ist, wie bei Accipenser. Das bei letzterem vorhandene obere accessorische Knorpelstück fehlt.

Was den knöchernen Theil des Schultergürtels betrifft, so besteht derselbe aus den nämlichen Stücken, die bereits beim Störe erwähnt wurden. Ein Stück liegt in grosser Ausdehnung der Aussenfläche des Knorpels an (Fig. 3. A. B. C. cl.). Am oberen Abschnitte ist es dicht dem Knorpel angeheftet, am unteren entfernt es sich eine Strecke weit von ihm, um erst das Ende des untern Fortsatzes wieder an sich anlagern zu lassen. Dieses Stück ist von Wagner als Scapula benannt worden. Ein zweites Stück legt sich über das untere Ende des ersten, umfasst dasselbe und hat auch noch einen kleinen Theil des Schulterknorpelendes innen an

---

*) Dieser Knorpel ist von Wagner (De Spatulariarum anatome. Berolini, 1848.) nur nebenbei (S. 11.) erwähnt: „Pinnae pectorales radios circiter triginta sex continentes scapulae cartilagine quoddam affixae sunt". Da in der Flosse gleichfalls knorpelige Theile vorkommen, so könnte man vermuthen, dass diese gemeint wären und der Schulterknorpel als Scapula aufgefasst sei. Dem steht entgegen, das einer der Belegknochen bestimmt als Scapula sich bezeichnet findet.

sich angelagert. Medianwärts und nach vorne verschmälert es sich beträchtlich und vereinigt sich endlich mit dem anderseitigen durch ein Ligament. Wagner hat diesen Knochen als Clavicula aufgefasst. Ein drittes Stück ist fast von derselben Länge wie das untere, es verbindet sich mit dem obersten Theile des Schulterknorpels, überlagert da das oberste Ende des mittleren Stückes von aussen her, und setzt sich dünn, aber verbreitert, zum Schädel fort. Es ist das Suprascapulare Wagner's; es entspricht bei den Stören offenbar jenem Knochen, welcher den accessorischen Knorpel bedeckt. Unter diesem und hinter dem mittleren Deckknochen ist noch eine kleinere flache, den oberen Theil des Schulterknorpels von aussen deckende Knochenplatte vorhanden (Fig. 3. A. B. scl.), die von Wagner nicht erwähnt wird. Sie besitzt beim Stör ihr Homologon in einem ähnlich gestalteten, der Hinterfläche des oberen Knorpelfortsatzes aufliegenden Plättchen.

Das Bestehen eines knorpeligen Schulterstückes, an welchem die Brustflosse befestigt ist, findet sich auch bei den Ganoïdei holostei. Die Ausdehnung desselben ist im Vergleich mit den Ganoïdei chondrostei eine geringe, so dass es in dieser Beziehung nicht mehr auf die bei den Selachiern gegebene Gürtelform unmittelbar bezogen werden kann. Die Störe und Spatularien bilden somit auch in dieser Beziehung ein Verbindungsglied. Bei Amia zeigt es keine Andeutung einer Verknöcherung, bei Lepidosteus ist es wenig, bei Polypterus zum grossen Theile ossificirt. Dieses Verhalten mag für die Reihenfolge als Norm dienen.

Im Verhältniss zum knöchernen Theile des gesammten Schultergürtels bildet der Knorpel bei Amia (A. calva) ein unansehnliches Stück. Von Mettenheimer*) ist es bereits beschrieben worden, jedoch ist dabei nicht alles der Vergleichung wegen Wichtige berücksichtigt. Man kann jenes Stück als dreieckig bezeichnen. Die längste Seite des Dreieckes besitzt zugleich die breiteste Fläche, mit der das Stück an die Innenfläche des grossen Schultergürtelknochen befestigt ist. Eine wenig kürzere in eine zugeschärfte Kante auslaufende Seite sieht nach vorne und innen, und die dritte etwas eingebuchtete Seite ist nach hinten gerichtet. Der von diesen beiden Seiten gebildete Winkel ist abgestutzt und wird durch eine quere Kante vertreten, welche das Schultergelenk trägt (Taf. VI. Fig. 4. A. g. g.). Es ist dieses in zwei in einem stumpfen Winkel zusammenstossende Abschnitte geschieden, davon der innere vordere der grössere, resp. längere, der äussere hintere der kleinere ist. Die obere Fläche des Knorpels ist durch eine am Innenrande beginnende und nach aussen und oben ziehende Knorpelspange ausgezeichnet, welche eine vertiefte Fläche des Knorpels überbrückt und sich da, wo sie wieder in den Knorpel übergeht, ansehnlich verbreitert. An

*) Op. cit. S. 53.

dieser Stelle ist die Knorpelspange von einer Oeffnung durchsetzt (Fig. 4. A. B. e.), welche in den unter der Spange gelegenen Raum leitet. Im Boden dieses Raumes, also in dem Haupttheile des Knorpels, ist eine ähnliche Oeffnung (Fig. 4. A. u.) angebracht. In dem von der Spange überbrückten Raume auf der Oberfläche des Knorpels lagern die Hebemuskeln der Flosse, durch die Oeffnung e tritt das Nervenstämmchen ein, verzweigt sich und gelangt mit seinem Ende durch die Oeffnung u zu den von der Unterfläche des Schulterknorpels entspringenden Muskeln der Flosse. Diese Durchgangsstellen von Nerven, sowie der die Brustflosse tragende Theil des Schulterknorpels können als Orientirungspuncte dienen.

Wenn man den Schulterknorpel von Amia mit dem der Sturionen vergleicht, so muss vor Allem auffallen, dass von den bei diesen unterschiedenen Verlängerungen oder Fortsätzen der obere wenig, der mittlere etwas mehr, der untere gar nicht entwickelt ist. Dem oberen Fortsatze des Knorpels beim Stör entspricht der hintere obere in eine dünne Lamelle ausgezogene Theil (Fig. 4. A. s.) des Knorpels. Der mittlere Fortsatz (m) liegt bei Amia fast in derselben Horizontalen wie der obere. Er wird bestimmt durch seine Beziehungen zu der vorderen Oeffnung des die Levatores pinnae aufnehmenden Canales, der beim Stör besteht, bei Amia durch den von der Knorpelspange überbrückten Raum vorgestellt wird. Denkt man sich diese Spange verbreitert, so überbrückt sie einen Canal, der gleich dem beim Stör bei e′ und o sich öffnet. Es möchte nunmehr scheinen, dass die Knorpelspange bei Amia beim Stör durch den breiten, bei der inneren Ansicht des Schulterknorpels (Fig. 2. A.) sich darstellenden Abschnitt dargestellt werde, der zwischen der Eintrittsstelle (e) des Nerven und dessen oberer Austrittsstelle (o) liegt. Dem ist aber nicht so, denn die Eintrittsstelle des Nerven liegt bei Amia in der Spange selbst (Fig. 4. A. e.), während die vordere Oeffnung des Muskelcanals sich vor und unter der Spange bei e′ (Fig. 4. A.) findet. Diese somit sehr schwer verständlichen Beziehungen gestalten sich einfacher, sobald man das beim Stör gegebene Verhalten der kritischen Stellen näher würdigt. Man findet dann, dass die Eintrittsöffnung des Nerven und die vordere Oeffnung des von Muskeln eingenommenen weiten Canals gleichfalls nicht ein und dasselbe sind. Die vordere Oeffnung des Muskelcanals ist ein fast kreisrundes, nur nach Entfernung des sie verschliessenden Deckknochen sichtbares Loch (Fig. 2. C. e.) an der vorderen Fläche des Knorpels. Die vordere Umgrenzung dieses Loches ist nicht vollständig, und dadurch fällt eine zweite mehr nach innen und hinten gelagerte Oeffnung damit theilweise zusammen, und diese letztere (Fig. 2. A. e.) ist die Eintrittsöffnung des Nerven. Denkt man sich die dünnen, in den Figuren 2. A. C. mit *) bezeichneten, gegen einander gerichteten Knorpellamellen etwas verlängert, so werden sie zusammenstossen und schliesslich eine gänzliche Trennung der

vorderen Oeffnung des Muskelcanals und jener des Eintrittsloches des Nerven bewerkstelligen.

Bei Polyodon ist gerade das entgegengesetzte Verhalten ausgeprägt, die jene beiden Oeffnungen beim Stör wenigstens theilweise scheidenden Knorpellamellen fehlen gänzlich, daher die bei Amia getrennten Oeffnungen hier völlig zusammengeflossen sind. Desshalb kann unmittelbar von Polyodon aus die Einrichtung bei Amia nicht erklärt werden, indess sie mit Acipenser in Einklang gebracht werden kann.

Die Knorpelspange bei Amia ist also nach dem oben gegebenen Nachweise der Uebereinstimmung der Oeffnungen beim Stör, in einem Theile des mittleren Fortsatzes des Schulterknorpels zu suchen, und zwar in jenem, der zwischen der hinteren Austrittsöffnung (o) und der vorderen Oeffnung des Muskelcanals (Fig. 2. C. e.) gelagert ist. Stellt man sich vor, dass die Spange bei Amia in eine breite und dicke Knorpelmasse umgewandelt sei, welche die vordere Oeffnung des unter ihr gelegenen Raumes nicht nur weiter von der hinteren entfernt, sondern sie zugleich von der Innenseite nach aussen verlegt, so dass sie durch eine von dem den Schulterknorpel deckenden Knochen sich entwickelnde Lamelle verschlossen wird, so erhält man einen Zustand, der dem beim Stör gegebenen entspricht. Die Uebereinstimmung wird aber eine vollständige, sobald man das erweiterte Eintrittsloch des Nerven mit jener vorderen von Knochen verschlossenen Oeffnung des Muskelcanals an einer Stelle zusammengeflossen sich vorstellt, so dass es nur wie ein Ausschnitt in der Umgrenzung jener Oeffnung erscheint. Bei den Teleostiern werde ich auf das Vorkommen dieses Zustandes aufmerksam machen.

Die Grösse des Knochenstückes, welchem das knorpelige Schulterstück angeheftet ist, lässt es nicht gut als einfachen Deckknochen des Knorpels erscheinen, wie es noch bei den Stören gerechtfertigt war. Es ist der besprochene Theil in seinen Formverhältnissen am besten aus der Abbildung (Taf. VI. Fig. 4. A. B. cl.) zu ersehen. Ventral vereinigt er sich mit dem der anderen Seite, vertritt somit die Stelle zweier bei den Ganoïdei chondrostei — aber auch, wie wir sehen werden, unter den holostei — getrennt vorkommender Stücke. Das obere Ende des Knochens steht mit anderen in Verbindung. Der Innenfläche des verdünnten hinteren Abschnittes ist ein länglich-ovaler, platter Knochen angefügt, der in Gemeinschaft mit dem oberen Ende des Hauptstückes mittels eines besonderen Knochens dem Schädel sich anheftet.

Die Einrichtung des Schultergürtels der Störe und von Amia können zugleich für das Verständniss der Verhältnisse bei Lepidosteus dienen. Der Schulterknorpel von Lepidosteus (L. platyrhynchus) besitzt im Allgemeinen die bei Amia beschriebene Form, ist aber zum Theile verknöchert. Der die Flosse tragende Rand ist abgerundet; auf ihm läuft die schwach vertiefte Oberfläche des Stückes,

über welche gleichfalls eine Spange sich brückt, rinnenförmig aus. Vor der Erhebung dieser Spange am medianen Rande des Stückes zieht sich ein knorpeliger Fortsatz nach vorn und innen, und legt sich an die Unterfläche einer breiten Knochenlamelle (Fig. 5. A. q.), die von dem Hauptknochen der Schulter ausgeht. Der unter der Spange verlaufende, von Muskeln eingenommene Canal ist lateralwärts von einer ovalen Oeffnung durchsetzt (u). Eine kleine, in diesen Canal führende Oeffnung findet sich am oberen mittleren Theile, da wo der Knorpel an den Knochen sich anlegt. Das ist die Eintrittsöffnung (Fig 5. A. B. e.). Die hintere Oeffnung des Muskelcanals ist ringsum verknöchert; am unteren Rande bleibt nur ein knorpeliger Saum an der Verbindungsstelle mit der Brustflosse. Verknöchert ist auch der Umkreis der unteren Austrittsöffnung (u), dagegen ist der vordere Theil der Spange, sowie der nach vorn gerichtete Fortsatz (m), rein knorpelig. Ich bemerke ausdrücklich, dass die Verknöcherung eine continuirliche ist, und kein Abschnitt derselben als discretes Knochenstück unterschieden werden kann.

Die Vergleichung dieses Skelettheiles mit dem von Amia bekannten ist nicht schwer, da eigentlich nur in dem Fortsatze (m) etwas dort nicht vorhandenes vorkommt. Dennoch kann ich darin nichts neues sehen, indem dieser Fortsatz nur durch einen nach aussen von ihm gelegenen Ausschnitt des Vorderrandes des Knorpels bedingt wird, der bei Amia fehlt. Es hängt dieses Verhalten wohl mit der Entwickelung der von dem grossen Knochen ausgehenden medialen Lamelle zusammen, die bei Amia nur durch eine Längsleiste angedeutet ist (Vergl. Fig. 4. A. und Fig. 5. A.). Ist diese Leiste, an der nach hinten zugleich der Knorpel befestigt ist, in ähnlicher Weise wie bei Lepidosteus ausgeprägt, so wird mit ihr der bei Amia vorn spitz auslaufende Knorpel in die Breite ausgezogen gedacht werden können. Wenn aber nur das innere Ende mit fortwächst und nicht der ganze Vorderrand des Knorpels, so wird sich zwischen letzterem und der Knochenlamelle eine Lücke bilden, wie sie bei Lepidosteus in der That besteht und medianwärts von jenem Fortsatze (m) begrenzt wird.

Der knöcherne Theil des Schultergürtels wird seitlich nur durch einen einzigen grossen Knochen gebildet, der in der ventralen Mittellinie mit dem anderseitigen verbunden ist. Die Abbildung Fig. 5. A. B. cl. überhebt mich der näheren Beschreibung. Dem zugeschärft auslaufenden Hinterrande sitzen noch vier von oben nach abwärts an Grösse abnehmende Stücke an, die zugleich dem Integumente angehören. Das oberste dieser schuppenartigen Gebilde ist mit dem oberen Fortsatze des Hauptschulterknochens und durch einen besonderen Knochen mit dem Schädel in Zusammenhang gebracht.

Es besteht also auch hier gegen Amia nur die Verschiedenheit, dass die

dem Hauptknochen angefügten accessorischen Stücke in einer Mehrzahl vorhanden sind.

Am einfachsten unter allen Ganoïden verhält sich am Schultergürtel von Polypterus der Theil, welcher als Flossenträger dem grossen Knorpel der Störe entspricht. Es wird dieser Theil aus einer grösseren, durch einen mittlern Knorpelrest in zwei Hälften zerfallende Knochenmasse gebildet, die auch da, wo sie dem sie tragenden Knochen aufsitzt, noch knorpelige Parthieen aufweist. Sie springt weiter nach hinten vor als der entsprechende Theil der anderen Ganoïden, so dass sie von aussen her (Fig. 6. B.) grossentheils sichtbar ist. Man kann an dem fast senkrecht stehenden Stücke eine innere und eine äussere Fläche unterscheiden. Die innere besitzt eine breite Grube, durch deren Boden der die knöchernen Theile trennende Knorpel hindurchzieht, um am hintern Rande auf Kosten des Knochens grössere Ausdehnung zu gewinnen. In der Tiefe der Grube findet sich eine Oeffnung (Fig. 6. A. u.), die zu der äusseren Fläche führt. An dieser Fläche ist ein starker Vorsprung sichtbar, der mit einem halbkugeligen Gelenkkopfe (g) endet, und zum grossen Theile aus Knorpel, zum kleineren Theile aus Knochen, und zwar im Zusammenhange mit dem oberen Knochen gebildet wird. Unterhalb dieses Vorsprunges, etwas nach innen zu, bemerkt man das vorhin erwähnte Loch (Fig. 6. C. u.). Der die Flosse aufnehmende Gelenkkopf wird nur aus Knorpel gebildet.

Die nicht knorpelig präformirten Theile bestehen erstlich aus dem grössern, das vorbeschriebene innere Stück tragenden Knochen, der in Fig. 6. A. mit cl bezeichnet ist. Er schliesst sich zwar in seiner allgemeinen Gestaltung an den von Amia an, ist aber dadurch verschieden, dass er mit dem anderseitigen nicht zusammentrifft. Die mediale Vereinigung des Schultergürtels wird durch einen, jederseits vorhandenen, besonderen Knochen gebildet, welcher der Aussenfläche des Vorerwähnten eine Strecke weit aufliegt (Vergl. Fig. 6. A. cl'). Die Verbindung mit dem Schädel wird wie bei den übrigen Ganoïden durch ein das obere Ende des mittleren Knochens von aussen her deckendes breites Knochenstück vermittelt. Nach hinten lagern noch zwei platte Knochen dem mittleren Knochen an; sie sind von Mettenheimer beschrieben und abgebildet.

Die Vergleichung des am Knorpel hervorgegangenen Schulterstückes mit dem entsprechenden Theile der anderen Ganoïdei holostei weist vor allem das Fehlen jenes spangenförmigen Abschnittes nach, der einen zur Einlagerung von Muskeln dienenden Raum überwölbte. Es besteht bei Polypterus kein Muskelcanal, nur der Boden desselben ist vorhanden, der wie sonst von dem unteren Austrittsloche des Nerven durchbohrt ist. Auch hinsichtlich der Ossificationen ist Differentes hervorzuheben. Bei Lepidosteus war eine zusammenhängende Verknöcherung um

die hintere Oeffnung des Muskelcanals, und von da um die untere Austrittsöffnung, deren Umfang bis auf eine kleine Stelle von Knochen umschlossen war. Wäre bei Polypterus das gleiche Verhalten der Ossification wie bei Lepidosteus, so müsste nur eine bis an den hinteren Rand continuirliche Verknöcherung vorhanden sein. Gerade da, wo bei Lepidosteus der Knochen sehr reich entwickelt ist, fehlt er bei Polypterus, und das Loch durchsetzt den zwischen beiden Ossificationen übriggebliebenen Knorpel*). Die bei Lepidosteus bestehende Ossification entspricht aber dennoch dem oberen Knochenstücke bei Polypterus; denn sie ist es, die auf den Gelenktheil übergeht. Ein dem unteren Knochen entsprechendes Stück ist bei Lepidosteus nicht ossificirt vorhanden.

Von Accipenser bis zu Polypterus zeigt der Schulterknorpel Modificationen und Vereinfachungen sowohl an Masse, als an Gestalt, und wenn wir ihn beim Stör noch in gürtelförmiger Anordnung, sogar durch ein besonderes Knorpelstück mit dem Cranium in Verbindung sehen, so ist er bei den Ganoïdei holostei, am meisten bei Polypterus, zu einem blossen Verbindungsstück der Brustflosse mit einem anderen knöchernen Gürtel geworden, der allmählich in eine wichtigere Rolle tritt.

Die Beziehungen dieses knöchernen Gürtels zu dem knorpeligen sind sehr eigenthümlich, denn es ist bei den Stören (bei Accipenser wie bei Polyodon) nicht zu verkennen, dass alle Stücke des knöchernen Gürtels — wir haben derer jederseits vier unterschieden — keine selbständigen Skeletbildungen sind, sondern eine knorpelige Unterlage besitzen, auf der sie als Deck- oder Belegknochen entstehen. Es sind bei den Stören drei solcher Knochen vorhanden, die jederseits den eigentlichen Gürtel bilden. Ein vierter Knochen erscheint in Bezug auf den Gürtel accessorisch, indem er sich nicht in die Reihe, sondern mehr nach hinten anschliesst.

Die drei Gürtelknochen zeigen ein ganz bestimmtes Verhalten zu einander. Oberer und unterer legen sich jederseits eine Strecke weit über den mittleren hinweg, und fassen ihn zwischen sich. Der obere, der die Schädelverbindung ver-

---

*) Auf der von Mettenheimer gegebenen Abbildung des Schultergürtels von Polypterus (Op. cit. Tab. I. Fig. 6.) tritt das Loch durch den Knochen. Mettenheimer hat Veranlassung in seinen Deductionen darauf Gewicht zu legen. Diesem gegenüber muss ich für das von mir untersuchte Exemplar das von mir angegebene anatomische Verhalten behaupten, trage aber kein Bedenken, eine solche Verschiedenheit als ganz innerhalb des Breitegrades des Normalen liegend anzusehen. Die Knochen, um welche es sich handelt, sind keine selbständigen Theile, sondern nur „partielle Verknöcherungen“ eines selbständigen Skelettheiles. Unter den Teleostiern sind solche Schwankungen bei Untersuchung einer grösseren Anzahl von Exemplaren derselben Species leicht nachweisbar.

mittelt, hat nur bei Accipenser eine knorpelige Unterlage, bei den übrigen Ganoïden ist er durch das Fehlen der letzteren ein freier Deckknochen geworden. Der mittlere ist weniger durch seine Grösse, als durch seine dauernde Beziehung zum Hauptstücke des Schulterknorpels der belangreichste. Er bildet den nach aussen vorspringenden Winkel, in dem der senkrechte und der horizontale Theil des Gürtels zusammentreffen. Bei den Stören hat er ventralwärts keine beträchtliche Ausdehnung, und endet entfernt von der mittleren Verbindung, die durch das dritte Knochenpaar bewerkstelligt wird. Weiter erstreckt er sich bei Polypterus, wo er die Mittellinie erreicht; endlich bei Amia und Lepidosteus bildet er allein den ventralen Abschluss, indem hier das dritte noch bei Polypterus vorhandene Stück verschwunden ist. Wenn man nur die reducirte Form des Schulterknorpels bei Polypterus im Auge hat, ist es unmöglich das dritte Knochenstück als echtes Deckstück nachzuweisen, denn mit dem Schulterknorpel oder den daraus hervorgegangenen knöchernen Theilen hat es keine unmittelbare Beziehung. Accipenser und Polyodon geben darüber Aufschluss. In beiden, mehr bei der ersteren als bei der letzteren Gattung, tritt der untere Fortsatz des Schulterknorpels über einen Theil der Innenfläche jenes dritten Knochens hinweg, ist ihm enge angelagert. Es ergibt sich hieraus zweifellos der untere Knochen gleichfalls als wahrer Deckknochen, und wir vervollständigen diese Vorstellung, wenn wir mit Berücksichtigung des Schulterknorpels der Selachier bedenken, dass auch den Stören ein ventral abgeschlossener knorpeliger Schultergürtel ursprünglich zugekommen sein muss. Bei Polypterus ist dieser untere Knochen, dessen Werth durch die ventrale Entwickelung des mittleren ohnehin bedeutend beschränkt ist, ein freier Deckknochen geworden*).

Von den drei grösseren, beim Stör einen knöchernen Gürtel bildenden Deckknochen bleibt nur der mittlere bei allen Ganoïden in seinen ursprünglichen Beziehungen erkennbar fortbestehen, er bildet den Hauptknochen, der den Schulterknorpel oder dessen knöchernes Derivat an sich ansitzen hat. Der obere besteht als Verbindungsglied mit dem Schädel gleichfalls fort, verliert aber die knorpelige Unterlage. Dem unteren endlich ist selbst bei den Stören jene Beziehung zum Knorpel grossentheils entzogen, bei Polypterus ganz aufgehoben, und bei den anderen ist der ganze Knochen verschwunden und wird durch die ventrale Verlängerung des mittleren Deckknochens ersetzt.

---

*) Nach Mettenheimer geht der zwischen dem oberen und unteren Knochen des Schulterstückes lagernde Knorpel weit nach abwärts, so dass er sich bis in die Nähe jenes dritten Deckknochen erstreckt. Ich habe das nicht gesehen. Sollte es aber vielleicht bei jüngeren Exemplaren sich so treffen, so würde damit nur eine weitere Begründung für die oben geäusserte Ansicht gewonnen sein.

Auch dieser mittlere Knochen tritt bei den Ganoïden aus seinem Verhältniss als Deckknochen, indem er bei Amia, Lepidosteus und Polypterus nicht mehr in seiner ganzen Länge dem Schulterknorpel verbunden, sondern nur an einer verhältnissmässig kleinen Fläche ihm angefügt ist. Die Verkümmerung des Schulterknorpels begleitet das Selbständigwerden des noch bei den Stören von ihm abhängigen Knochenstückes. Es tritt dieses in eine ganz andere Function, indem es, voluminöser entwickelt, als Träger des Schulterknorpels zum Hauptknochen des gesammten Schultergürtels wird. Der Schulterknorpel, der bei den Selachiern der einzige Träger der Brustflosse war, übergibt bei den Ganoïden diese Bedeutung einem auf ihm entstandenen Knochen, der sich in mächtiger Entwickelung aus einer Reihe gleichartiger ablöst, und das Schulterknorpelrudiment, scheinbar als ein blosses Verbindungsstück zur Anfügung der Brustflosse, an sich ansitzen hat.

Es ist diese Erscheinung durch ihren Ursprung in Entwickelungsvorgängen von ausserordentlicher Wichtigkeit. Indem sie die Entstehung selbständiger Skelettheile aus untergeordneten Verhältnissen nachweist und bei gleichbleibendem morphologischem Werthe der Theile den Uebertritt der physiologischen Leistung von dem einen auf den andern zeigt, tritt sie jener Methode der vergleichenden Forschung entgegen, welche die anatomische Thatsache nur nach ihrem functionellen Werthe beurtheilt und dadurch das Verständniss des Zusammenhangs der Thatsachen sich verschliesst. Aber auch dadurch ist jene Erscheinung bedeutungsvoll, dass sie ein untergeordnetes, nicht einmal ausschliesslich dem inneren Skelete angehöriges Element auf eine höhere Stufe hebt, indem sie es allmählich aus seinen Beziehungen zum Integumente heraustreten und in die Reihe der Bestandtheile des inneren Skeletes sich einfügen lässt.

Nachdem der Schultergürtel der Ganoïden in seinen einzelnen Bestandtheilen und deren gegenseitigem Verhalten gewürdigt, muss die Frage behandelt werden, in welchen Beziehungen er steht, einerseits zu dem Schultergürtel der übrigen Fische, andrerseits zu jenemder höheren Wirbelthiere. Da der letztere bereits abgehandelt, scheint es mir angemessen, die dahin gehenden Beziehungen sofort aufzusuchen.

Im Laufe der Vorführung der einzelnen Zustände des Schultergürtels habe ich darauf hingewiesen, dass die bezüglichen Skelettheile in zwei Abtheilungen zerfallen, davon eine die aus Knorpel bestehenden, oder doch daraus hervorgehenden, die andere entweder blosse knöcherne Belegstücke dieses Knorpels, oder selbständige, aber doch ohne knorpelige Präformation entstehende Knochenstücke in sich begreift. Die erste Abtheilung will ich, wie das bereits von Bruch für die Teleostier geschehen, als primären, die zweite als secundären Schultergürtel bezeichnen.

Der primäre Schultergürtel ist nur bei den Ströen von grösserem Umfange, bei den übrigen auf ein kleines Stück reducirt. Er allein trägt die Brustflosse, die an dieser Verbindungsstelle ihre grösste Beweglichkeit hat. Da wir die Ausgangspuncte für die Vergleichung mit Einrichtungen anderer entfernter stehenden Abtheilungen niemals in den von der ursprünglichen Form weit abgezweigten, durch Anpassung an die verschiedensten Lebensverhältnisse modificirten Organisationen suchen müssen, sondern gerade in den auf niederer Entwickelungsstufe stehenden und daher indifferenteren Formen, so erscheint der Schultergürtel der Ganoïdei holostei weniger als der der Störe geeignet, dem Schultergürtel anderer Wirbelthiere verglichen zu werden. Es kann da zunächst nur der Knorpel in Betracht kommen, der bei den Amphibien den Arm trägt und dessen oberer und unterer Abschnitt mit der Verknöcherung in besondere Theile sich scheidet. Auch dieser Theil stellt einen bogenförmigen, dorso-ventralwärts gelagerten Gürtel vor. Wo Theile des secundären Schultergürtels vorkommen, liegen sie stets vor dem primären. Sie stehen niemals in unmittelbarer Beziehung zur vorderen Extremität. Soweit ist die Vergleichung zwischen beiderlei Theilen zulässig. Der näheren Ausführung der Vergleichung treten aber sofort erhebliche Hindernisse entgegen, die nicht weniger in der Verschiedenheit der äusseren Gestaltung, als in dem Mangel der für Nerven bestimmten Canäle liegen, die beim Störe nachgewiesen wurden, und die in solcher Weise bei den Amphibien nicht vorhanden sind. Das Vorhandensein dieser Canäle, oder die aus ihnen hervorgegangenen Räume bei Amia und Lepidosteus, endlich ihre allgemeine Verbreitung bei den Selachiern, hat mich bestimmt, in ihnen etwas typisches zu erkennen. Sie dürfen in Anbetracht dieser Beständigkeit nicht als etwas zufälliges, oder selbst nur untergeordnetes ignorirt werden.

Da sich nun im Schultergürtel der Amphibien — ebensowenig wie bei den übrigen höheren Wirbelthieren — etwas auf derartige Canalbildungen beziehbares findet, wird kein unmittelbraer Anschluss der aufgeführten Ganoïden an die höheren Wirbelthiere herzustellen sein.

Es wird also jene Form des primären Schultergürtels den Ausgangspunct bilden dürfen, welche die Complicationen durch Nervencanäle nicht besitzt. Das ist bei Polypterus der Fall. Das primäre Schulterstück ist hier von einer einzigen Oeffnung durchbohrt, welche den für die ventralen Schultermuskeln bestimmten Nerven durchtreten lässt. Es ergibt sich dadurch ein Anschluss an Scyllium, noch mehr an Scymnus unter den Selachiern. Dieselbe Oeffnung für die gleichen Nerven findet sich im Schultergürtel der Amphibien, sie fehlt auch bei den Reptilien nicht.

Da in der vergleichenden Anatomie die Grössenverhältnisse der Theile von untergeordnetem Werthe sind, kann das reducirte Volum des primären Schulter-

stückes bei Polypterus nicht abhalten, es als das Homologon des Schulterstückes der Amphibien anzusehen, aus dem Scapula und Coracoïd nebst Procoracoïd sich herausbilden. Ob die beiden bei Polypterus vorhandenen Ossificationen schon diesen Theilen entsprechen, ist nicht sicher festzustellen; für wahrscheinlich darf es immerhin gelten. Wenn aber das primäre Schulterstück von Polypterus dem in Scapula und Coracoïd sich differenzirenden Schulterstücke der Amphibien homolog ist, so können die mit mehreren Nervencanälen ausgestatteten Schultergürtel der übrigen Ganoïden und der Selachier dieser Homologie nicht theilhaftig sein. Nicht deswegen weil sie ganz andere, fremde Bildungen wären, sondern weil sie mehr enthalten als nöthig ist, um die Vergleichung in die höheren Wirbelthiere fortzuführen. Nur wenn wir die Knorpelmassen, welche den Eintrittscanal und den davon sich abzweigenden oberen Austrittscanal bedecken, uns entfernt denken, erhalten wir eine zur Vergleichung mit dem primären Schultergürtel der Amphibien zulässige Form. Es liegen somit in dieser Beziehung die Einrichtungen der Selachier und der Ganoïden mit Ausnahme des Polypterus unterhalb des Niveau, von dem aus die Vergleichung beginnen kann. Das hindert nicht in ihnen Scapula und Coracoïd anzunehmen, sobald wir nur dabei im Auge behalten, dass noch ein anderes Element darin vorkommt, welches im Skelet der höheren Wirbelthiere keine Verwendung findet. Bei Lepidosteus und Amia kann es näher bezeichnet werden, es ist die Knorpelspange, die den Muskelcanal überbrückte. Aus dem Umstande, dass diese Spange bei Lepidosteus zum Theile ossificirt, und dadurch mit der hinteren Ossification des Schulterstückes continuirlich verbunden ist, schliesse ich, dass diesem Theile bei den Ganoïden noch keine selbständige Bedeutung zukommen kann, während es eine solche bei manchen Teleostiern sich erwirbt. Ich werde bei den Teleostiern auf dieses Element zurückkommen.

Auch nach Abzug dieses nicht weiter sich fortsetzenden Theiles scheint mir die Vergleichung der einzelnen Abschnitte des Schulterknorpels der Störe wie von Amia und Lepidosteus, mit den Theilen des Schultergürtels der Amphibien nur bedingterweise ausführbar. Wenn wir nämlich das dabei berücksichtigen, dass zwischen diesen Bildungen und jenen der übrigen Wirbelthiere eine viel grössere Kluft sich findet, als zwischen den homologen Theilen jener besteht, und dass demnach der Nachweis des Details einer Form an der anderen unmöglich ist. Diese Grenzen anerkennend, kann man auch bei den Stören den oberen Theil des Schulterknorpels einer Scapula gleichbedeutend ansehen, den unteren, aber nicht blos den von mir als unteren Fortsatz bezeichneten, wird man den Theilen entsprechend betrachten, aus denen das Coracoïd hervorgeht. Der mittlere Fortsatz bei Accipenser und Polyodon würde so dem Procoracoïd verglichen werden dürfen. Da ich das primäre Schulterstück von Lepidosteus und Amia bereits

oben aus dem der Störe ableitete, ergibt sich die Uebertragung dieser Vergleichung von selbst.

Wenn erwiesen ist, dass der primäre Schultergürtel der Ganoïden und Selachier nur dem in Scapula und Coracoïd (und Procoracoïd bei Amphibien und Reptilien) sich umbildenden der übrigen Wirbelthiere verglichen werden kann, so müssen alle jene Meinungen, welche in ihm Theile des Armskeletes erkennen wollten, irrige sein. Man kann beim Stör weder in dem oberen Abschnitte die Ulna oder den Radius finden, noch in dem unteren den einen oder den anderen ernstlich nachweisen wollen; auch der mittlere, zwischen beiden gelagerte, nach innen vorspringende Theil, der nicht bei den Ganoïden, wohl aber bei Teleostiern selbständig ossificirt, nämlich das spangenförmige Stück bei Amia und Lepidosteus, hat gar nichts mit einem Humerus gemein. Seine Ableitbarkeit aus dem gemeinsamen Knorpel, wie er bei den Selachiern und den Stören besteht, ist allein schon hinreichend die Agassiz'sche und Owen'sche Deutung dieses Theiles bei Knochenfischen, die Mettenheimer mit vielem Aufwand von Gelehrsamkeit vertritt, für unbegründet zu halten. Die Entwickelungsgeschichte, die gerade von letzterem Autor oftmals angerufen wird, hat für das Armskelet nirgends eine ursprünglich gemeinsame Anlage, und noch dazu in so wundersamer Verschränkung, wie es bei den Fischen der Fall sein müsste, nachgewiesen.

Dass der primäre Schultergürtel aus denselben Gründen auch nicht als Carpus gedeutet werden konnte, wie es durch Stannius geschah, ist einleuchtend. Es wird Niemand eine Widerlegung der Ansicht verlangen, dass der Schulterknorpel der Selachier und der Störe einem Carpus entspräche, und eine solche Annahme wäre nur die nothwendige Folge der Deutung des primären Schulterstückes der Ganoïdei holostei und der Teleostier als Carpus.

Wir werden daher auch per exclusionem auf die zuerst von Gouan gegebene Deutung des primären Schulterstücks als Omoplata (Scapula) zurückgeführt, und werden diese für die richtigere halten müssen, mit der einzigen Modification, dass wir in jenem Schulterstücke nicht blos die Scapula der höheren Wirbelthiere, sondern alle mit dieser in gemeinsamer Knorpelanlage verbundenen Theile erkennen.

Bruch war meines Wissens der erste, der nach Gouan in dem primären Schulterstücke nicht Theile des Armskelets, sondern Schultertheile suchte. Er hat das zuerst wissenschaftlich begründet, wie oben S. 94. bereits angeführt ist, und zwar wesentlich auf die gleichartige Anlage des primären Schultergürtels aller Wirbelthiere. Als nicht so richtig kann ich die Vergleichung der einzelnen Theile ansehen. Das obere Stück, welches von Bruch als Scapula oder als „angulare scapulae"*)

*) Die Wirbeltheorie des Schädels. S. 34.

bezeichnet wurde, hat bei den Stören und Selachiern sein Homologon in dem ganzen dorsalwärts tretenden Abschnitte, von der Verbindungsstelle mit der Brustflosse an. Es kann dieses Stück, welches bei den Chimären sogar in die Breite entwickelt ist, nur einer Scapula verglichen werden; das daran gefügte besondere Knorpelstück bei Accipenser dürfte daher nach Bruch ganz richtig als Suprascapulare zu bezeichnen sein. Wo dieser Theil wie bei den Ganoïdei holostei und den Teleostiern rudimentär geworden, stellt es immer noch eine Scapula vor, und zeigt selbst seine dorsale Ausdehnung durch eine an den grossen secundären Schulterknochen angelagerte Lamelle. Das Coracoïd von Bruch ist, wie bereits oben angeführt, ein in die Schulter der höheren Wirbelthiere nicht übergehender Theil, es kann daher die so bezeichnete Spange nicht als Coracoïd gedeutet werden. Da dieses Stück bei den Teleostiern noch eine Rolle spielt, will ich es als „Spangenstück" bezeichnen. Was das dritte Stück der Knochenfische angeht, welches von Bruch als Acromion gedeutet wurde, so ist das ein Stück, das bei den Teleostiern nur aus dem Theile sich hervorbildet, den ich bei den Stören als „mittleren Fortsatz" (Taf. VI. Figg. 2. 3. A. m.) bezeichnet habe. Bei den Selachiern ist dieser Fortsatz mit dem unteren Fortsatze verschmolzen und bildet ventralwärts die Vereinigung der beiden Hälften des Schultergürtels. Durch die Vergleichung der Canäle bei den Selachiern mit den weiteren Durchbrechungen im Schulterknorpel der Störe ist das festgestellt worden. Jenes sogenannte Acromion der Knochenfische geht also aus einem Theile hervor, der sich entschieden median und ventralwärts entwickelt hat und in seinem höchst ausgebildeten Zustande den Schultergürtel abschliesst. Das ist allem entgegen, was wir von der Acromialbildung der höheren Wirbelthiere, bei denen diese allein vorkommen, kennen. Es ist aber auch die Irrigkeit jener Deutung noch durch die Beziehungen des fraglichen Knochens darzuthun. Es trägt dieser Knochen einen Theil der Brustflosse, während doch das Acromion niemals Beziehungen zum Schultergelenk hat. Wie aus diesen Verhältnissen das Fehlen einer Acromialbildung hervorgeht, so dürfte auch dadurch die Annahme begründet sein, dass jenes ventrale Stück der Teleostier einem Coracoïd oder genauer dem als Procoracoïd aufgeführten Theile entspricht. Während das Acromion ein erst bei den Säugethieren sich selbständiger entwickelndes Gebilde ist, finden wir das Procoracoïd gerade in den tiefer stehenden Classen mächtig entwickelt, und dürfen daraus schliessen, dass bei den Fischen eher ein Procoracoïd vorhanden ist, als ein Acromion. Dass das Procoracoïd der Amphibien nicht als Acromion gedeutet werden könne, habe ich oben (S. 60.) dargethan. Es ist dadurch auch dem Schultergürtel der Fische, bei seiner Vergleichung mit dem der Amphibien eine bestimmte Richtung gegeben.

Am secundären Schultergürtel finden wir bei den Ganoïdei chondrostei vier

Stücke, davon drei dem Hauptknorpel anliegen; ein viertes ist bei Accipenser dem von mir als Suprascapulare benannten Knorpelstücke aufgelagert, bei Polyodon ist es ohne Beziehungen zum Knorpel, da dieser nicht mehr vorhanden ist. Stets vermittelt es die Verbindung mit dem Schädel und legt sich zugleich auf das zweite obere Knochenstück an. Man bezeichnete diese beiden sehr verbreitet vorkommenden Stücke als Scapula und Suprascapulare. Bruch hat gezeigt, dass dies unrichtig ist und dass sie viel besser ihre Bezeichnung von den Beziehungen zu den mittleren grossen Belegknochen erhalten.

Dieser letztere wird bei Accipenser und Polyodon, dann bei Polypterus noch von einem zweiten Stücke medianwärts begleitet, auf welches bei den Stören auch noch der untere Fortsatz des Knorpels sich hinerstreckt. Die beiden Stücke bei Polypterus wurden von Mettenheimer als Sternum aufgefasst, bei Accipenser bezeichnet er dasselbe Stück als Radius, während ein zwischen diese beiderseitigen Theile eingeschalteter Hautknochen das Sternum vorstellen soll. Es würde also hier das Brustbein zwischen den Radiis lagern. Zur Begründung dieser Ansicht werden viele Thatsachen über die Lageveränderung der Schulterknochen angeführt, die deshalb für uns keine Kraft besitzen, weil sie auf die bereits widerlegte Voraussetzung basiren, dass im Schultergürtel das Armskelet enthalten sei. Wagner endlich bezeichnet denselben Knochen bei Polyodon als Clavicula.

Wenn wir die Beziehungen dieses Knochens in den drei damit versehenen Ganoïden gegeneinander abwägen, so sehen wir ihn bei Accipenser und Polyodon als Belegknochen des Schulterknorpels, also noch in einem Verhältnisse zum Schultergürtel selbst. Es ist dieses Verhalten aber wie im Verschwinden begriffen, denn der Knochen erstreckt sich nur über eine kleine Fläche des Knorpels und in seiner grössten Ausdehnung ist er frei davon. Bei Polypterus ist er ein wahrer Hautknochen geworden, insofern er da gar keine Beziehungen zu den aus dem Schulterknorpel hervorgegangenen Theilen besitzt. Es ist also hier die Auflösung eines Verhältnisses vollzogen, welches ursprünglich in den Beziehungen zum Schulterknorpel gegeben war. Bei Lepidosteus und Amia fehlt der Knochen wie bei den Teleostiern.

Die Rückbildung und das Schwinden des unteren Knochen erscheint in Zusammenhang mit der Ausbildung des bis jetzt noch nicht besprochenen mittleren Belegknochen des primären Schultergürtels.

Bei Accipenser deckt dieser Knochen gerade den mittleren Theil des Knorpels. Er ist am dicksten an der Stelle, wo am Knorpel die Flosse ansitzt, und hier muss er auch zuerst aufgetreten sein, wie aus den concentrischen Schichtungen und radiären Streifungen zu ersehen. Verhältnissmässig ausgedehnter ist er bei Polyodon, wo er von Wagner als Scapula aufgefasst wurde, und in viel

umfänglicher Form endlich bei Polypterus, wo er schon eine Symphyse bildet. In demselben Maasse als der primäre Schultergürtel reducirt ist, entfaltet sich dieser Belegknochen zu einem selbständigen Skelettheile, und in diesem Zustande erscheint er auch bei Lepidosteus und Amia. Es ist derselbe Knochen, welcher auch bei den Knochenfischen den bei weitem umfangreichsten Theil des gesammten Schultergürtels bildet, und daselbst seit Gouan von Vielen als Clavicula angesehen ward.

Bei den Amphibien fanden wir einen Belegknochen des primären Schultergürtels als der Clavicula der höheren Wirbelthiere entsprechend. Bei den Ganoïden tritt genau in denselben Beziehungen zum primären Schultergürtel ein ähnliches Knochenstück in derselben Weise auf. Es ist daher wohlbegründet, diesen Belegknochen für das Homologon der Clavicula zu halten. Dass er weder als Humerus nach Cuvier, noch als Coracoïd nach Owen angesehen werden darf, rechtfertigt sich aus den früher gegebenen Erläuterungen. Gegen die erstere Deutung spricht jegliche Beziehung des Knochens, gegen die letztere, dass das Coracoïd immer mit der Scapula zugleich angelegt ist und eine Differenzirung des ventralen Theiles des knorpeligen Schultergürtels vorstellt, gegen beide zugleich spricht endlich das Auftreten des Knochens aus nicht knorpelig präformirtem Gewebe. Bei den Ganoïdei chondrostei ist es das mittelste, den Haupttheil des Schulterknorpels deckende Stück, mit dessen ventraler Ausbildung das Schwinden des ventralen Belegstückes einhergeht. Die Clavicula von Accipenser und Polyodon hat daher noch nicht den gleichen Werth, wie jene von Lepidosteus, Amia und den Teleostiern, denn sie bringt für sich noch keinen ventralen Abschluss des Gürtels zu Stande. Dazu bedarf es noch jenes anderen Knochen. Beide zusammen sind Analoga der Clavicula der übrigen Fische, jedoch nur einer ist das Homologon.

Man könnte sich der Ansicht hinneigen, dass jene beiden Knochen zusammen der Clavicula der übrigen Fische entsprächen, und dass diese durch eine Verschmelzung jener hervorging. Die Thatsachen sprechen nicht nur nicht dafür, sondern sogar dagegen, indem bei Polypterus eine Clavicularsymphyse besteht, ohne dass der ventrale Belegknochen verschwunden wäre. Das müsste aber der Fall sein, wenn die Clavicula aus der Vereinigung jener beiden Belegknochen der Störe und Spatularien hervorgehen soll.

Durch die Beziehungen zum oberen Knochen kann der untere als Infraclaviculare unterschieden werden. Auch die beiden über der Clavicula befindlichen Knochenstücke, welche bei Accipenser reine Belegknochen von Theilen des Schulterknorpels, bei Polyodon nur zum Theil in diesem Verhältnisse sich finden, und hier, wie bei den übrigen Ganoïden und fast allen Teleostiern den secundären Schultergürtel an den Schädel befestigen, treten dadurch in Beziehungen zur Clavicula, und rechtfertigen die ihnen von Bruch gegebene Bezeichnung als Supraclavicularia.

Hinter der Clavicula der Ganoïdei holostei lagern noch zwei oder drei gesonderte Knochenstücke, die keine Beziehungen zum primären Schultergürtel aufweisen. Es sind Hautknochen, die ebenso wie die Supraclavicularia keine Homologa bei den höheren Wirbelthieren besitzen. Ob man sie den Knochen vergleichen darf, die bei den Teleostiern fast regelmässig vorkommen und von Geoffroy als „Furculaire", dann von Cuvier als „Coracoïd" bezeichnet worden sind, wage ich nicht zu entscheiden. Wenn die letzteren aus zwei oder drei Stücken bestehen, so hat allerdings das oberste davon (Mettenheimer's Epicoracoïd) ein gleiches Verhalten zur Clavicula, wie die bezeichneten Sücke der Ganoïden. Schwerlich liegen in ihnen Theile vor, die für die Wirbelthiere eine gleiche typische Bedeutung besässen, wie der gesammte primäre und der zur Clavicula werdende Theil des secundären Schultergürtels.

Teleostier.

Die anatomischen Verhältnisse des Schultergürtels sind in dieser Abtheilung zum grossen Theile genau bekannt. Bei einer vergleichenden Prüfung ist daher eine vorauszuschickende Darstellung des allgemeinen Baues überflüssig. Die ausserordentlichen Schwankungen in der Erklärung und Deutung der Theile mussten schon bei den Ganoïden erwähnt werden, da diese zu den Teleostiern auch hinsichtlich des Schultergürtels nahe Beziehungen besitzen.

Je nach der reicheren oder geringeren Entwickelung haben sich am primären Schultergürtel verschiedene Zustände ergeben, die bei den Knochenfischen grössere Abtheilungen beherrschen, wo jeder sich wieder in ausserordentlicher Mannichfaltigkeit ausprägt. Gleichmässiger verhält sich der secundäre Schultergürtel, der immer in der Clavicula sein Hauptstück hat. Die Form auch dieses Knochens ist bekanntlich sehr wechselvoll, je nach dem Volumen, der Länge, der Ausprägung von Fortsätzen und Leisten zur Aufnahme von Muskelinsertionen. Die ventrale Vereinigung beider Claviculae geschieht unmittelbar; Infraclavicularstücke, wie sie die Störe, auch noch Polypterus besitzen, fehlen*). An die Stelle der Bandvereinigung

*) Die Beachtung des Verhaltens der Infraclavicularstücke bei Polyodon zum Zungenbein mit dem sie durch ein Ligament zusammenhängen, kann die Meinung entstehen lassen, dass das bei den Teleostiern als Zungenbeinkiel bekannte Stück (Episternum Geoffroy, Queue de l'os hyoïde Cuvier, Urohyal Owen) jenem entsprechen könnte. Mit der Ausbildung der Clavicula wäre an die Stelle des paarigen Infraclaviculare ein einziger Knochen getreten, der die Bedeutung des Infraclaviculare forterhält. Diese Ansicht erscheint mir jedoch nicht gut begründbar, da bei Polypterus sowohl Infraclavicularia vorkommen, als auch den Zungenbeinkiel repräsentirende Theile. Die letzteren bestehen aus einer über den Infraclavicularia senkrecht gelegenen dünnen Knochenlamelle, welche durch Bänder mit zwei zum Zungenbein tretenden Knochenstückchen verbunden ist (Vergl.

beider Claviculae tritt bei einzelnen, wie z. B. bei Siluroïden, eine Sutur; es greifen die Claviculae mit einer Zackennaht ineinander.

So innig aber auch die Verbindung beider Claviculae ist, so treten sie doch immer als getrennte Theile auf. Wenn Mettenheimer*) aus Beobachtungen an jungen Exemplaren von Cyclopterus lumpus und Cirrites punctatus nachweisen will, dass die Vereinigung der Claviculae weniger aus einem Zusammenwachsen ursprünglich getrennter Theile als aus einer Theilung anfänglich innig zusammenhängender hervorgehe, so weiss ich das nicht mit den mir bekannten Thatsachen in Zusammenhang zu bringen. Bei Cyprinen und Salmonen habe ich jede Clavicula selbständig auftreten sehen. Die beiderseitigen Anlagen finden sich da sogar in ziemlicher Entfernung von einander.

Die Entstehung erfolgt ohne alle Betheiligung von Knorpel**), aber dicht an der Anlage des knorpeligen Schulterstückes. Es stimmt das vollkommen mit dem Verhalten der Clavicula bei den Stören, ebenso wie bei den Amphibien und Reptilien. Mettenheimer leitet aus seiner Beobachtung an Cyclopterus die Uebereinstimmung der Claviculae der Knochenfische mit dem knorpeligen Schultergürtel der Selachier ab. Dass jede Vergleichung dieser Bildungen unzulässig, braucht nicht zum zweitenmale gesagt zu werden. Es besteht auch dann keine Homologie, wenn bei Cyclopterus die Clavicula wirklich unpaar entsteht und erst nachher in zwei Stücke sich scheidet. Es würde das eben nur als eine Ausnahme erscheinen, durch welche die im anderen Verhalten der übrigen Wirbelthiere gegebene Regel nicht gestört wird. Auch bei den Aalen, wo z. B. bei Muraena helena von Cuvier eine knorpelige Clavicula angegeben wird, ist sie knöchern. Die Verbindung der Clavicula mit dem Schädel durch ein oder zwei Suprascapularstücke bleibt auch

---

Joh. Müller, über den Bau und die Grenzen der Ganoïden. Abhandl. der math. phys. Cl. d. Acad. d. Wissensch. zu Berlin. 1845. S. 210. Taf. 1. Fig. 3. hc, hc'). Die dem Zungenbein verbundenen Knochenstücke nehmen Muskeln auf, die vom Schultergürtel wie von der erwähnten senkrechten Knochenlamelle entspringen.

*) Op. cit. S. 33.

**) An der Symphyse beider Claviculae findet sich zuweilen hyaliner Knorpel vor. Ich finde ihn bei Gobius und Hemitripterus. Bei ersterem erstreckt er sich sogar ins Innere der Clavicula hinein. Zur Erklärung dieses Befundes bestehen zwei Möglichkeiten; entweder gehört der Knorpel dem primären Schultergürtel an und hat sich durch die Entwickelung der Clavicula, die hier nicht blos an einer Seitenfläche, sondern an einer Stelle um den Knorpel herum, erfolgte, von der Hauptmasse abgetrennt, um fortan nur in Beziehung zur Clavicula zu bleiben; oder es ist der Knorpel eine secundäre Bildung, die nie mit dem primären Schulterstücke zusammenhängt. Die Umlagerung des Knorpels von Knochen bei Gobius scheint mir mehr für die erstere Annahme zu sprechen, so dass das ganze Verhalten ähnlich wie bei Protopterus sich herausstellt.

für die Teleostier typisch. Diese Stücke haben aber niemals Beziehungen zu knorpeligen Theilen, wie es bei Accipenser der Fall war. Die Ablösung dieser Stücke vom Schädel, wie bei den Aalen, Symbranchii und Notacanthini, bedingt nicht das völlige Schwinden der Supraclavicularia, von denen das untere fortbesteht.*)

Der secundäre Schultergürtel hat bei den Ganoïden drei verschiedene Formen erkennen lassen. Die erste war bei den Ganoïdei chondrostei gegeben. Am Schulterknorpel wurden drei Fortsätze unterschieden. Durch die Vergleichung der Hohlräume und Oeffnungen ist die Ableitung dieser Form von dem Schulterknorpel der Selachier möglich geworden.

Die zweite Form repräsentirt Amia und Lepidosteus. Es fehlt hier der untere Fortsatz des Schulterknorpels der Störe, und an der inneren Oberfläche des Knorpels ist eine schmale Spange vorhanden, welche aus einer Reduction des innern Theiles des oberen, zum Theil auch des mittleren Fortsatzes hervorging.

Die dritte Form ist bei Polypterus vorhanden. Es fehlt hier sowohl der untere Fortsatz, als auch die Spange des Schulterstückes.

Von diesem dreifachen Verhalten aus kann auch das primäre Schulterstück der Teleostier beurtheilt werden, indem die verschiedenen Formen dieses Theiles, auf die bei den Ganoïden gegebenen zurückzuführen sind.

Erste Form.

Ich finde diese bei Accipenser und Polyodon unter den Ganoïden ausgeprägte Form bei den Teleostiern nur bei den Welsen.

Sie ist hier mehrfach beschrieben worden, so von Meckel, dann von Mettenheimer. Die Erklärungsversuche des Letzteren nehmen wieder davon ihren Ausgang, dass in den einzelnen Fortsätzen dieser Gebilde Theile des Armskelets vorlägen. Eine Vergleichung mit den homologen Theilen des Schulterstückes der Ganoidei chondrostei ist nicht versucht worden.

Der gesammte primäre Schultergürtel der Welse bildet einen zusammenhängenden Knochencomplex der, wie schon Meckel anführt, sehr frühe ossificirt und dann keinerlei knorpelige Theile unterscheiden lässt. Er liegt der Innen- und Hinterfläche der sehr mächtigen, im Allgemeinen die Form eines Säugethierunterkiefers nachahmenden Clavicula an (Taf. VII. Fig. 1. A. B. cl.) und ist dieser an drei Stellen, theilweise durch Zackennaht, verbunden. Der nach hinten und aussen gerichtete Gelenktheil (Fig. 1. A. B. g.) ist in zwei Abschnitte zerfällt, ein medianer

*) Den Fischen, deren Schultergürtel mit dem Schädel keine Verbindung hat, muss auch Chauliodus beigezählt werden. Es fehlt hier das obere Supraclaviculare, das untere, mit der Clavicula verbundene, ist vorhanden, erreicht aber den Schädel nicht.

(Fig. 1. B. g.) besitzt eine längsovale Fläche, die etwas vertieft ist und auf der eines der Basalstücke der Brustflosse durch Bandmasse sich befestigt. Ein anderes Basalstück articulirt an der Innenseite dieses Stückes, ragt also medianwärts über die hintere Gelenkfläche vor. Der laterale Abschnitt des Gelenktheiles zeichnet sich durch eine horizontalgelegte Gelenkrolle aus, auf der nur der bei den Welsen so mächtige Aussenstrahl articulirt. Es hat sich der breite Gelenktheil dieses Strahls aber noch lateralwärts ausgedehnt, und auch die Clavicula in die Gelenkbildung mit eingezogen, indem diese an ihrer Innenseite eine jenem queren Condylus entsprechende längsovale Erhabenheit (Fig. 1. A. B. g′) und eine dahinter gelegene Vertiefung (Fig. 1. A. f.) besitzt, in welche ein Theil jenes Strahles einlenkt. Diese Beziehungen des Strahles zur Clavicula, deren bereits Cuvier gedenkt, hat Mettenheimer abgebildet*). Dass dieser Umstand ein durch die Eigenthümlichkeit des ersten Strahls entstandener ist, nicht durch etwaige typische Beziehungen der Clavicula zur Brustflosse, werde ich erst in einer die letztere betreffenden Abhandlung darlegen können.

Der gelenktragende Theil des primären Schulterstückes setzt sich nach vorn in eine dünnere, dreieckige, schräg nach aussen und aufwärts gerichtete Lamelle fort, deren oberes Stück, wiederum verbreitert, sich an die Clavicula anlehnt, und auf dieser sich nach aufwärts verlängert (Fig. 1. A. s.), um mit stark verdünntem, ausgezacktem Rande auszulaufen. Das vordere Stück der dreieckigen Platte ist eine Strecke weit von der Clavicula entfernt, und bildet dadurch die innere Umgrenzung einer Oeffnung, die von vorn und aussen in den unter dem Gelenktheile liegenden Raum führt. Weiter vorwärts und median läuft die Platte in einen langen, der Clavicula dicht angelagerten Fortsatz (Fig. 1. A. B. m′) aus, der bis zur Clavicularsymphyse tritt, und dort mit dem der anderen Seite ligamentös sich verbindet. Mettenheimer hat diesen Fortsatz als „processus anterior radii“ bezeichnet. Der ihn tragende Theil der Clavicula bildet eine ansehnliche, median sich stark verbreiternde Leiste.

Die Oberfläche der Platte ist leicht concav. In ihrer Mitte, doch dem Gelenkrande etwas näher, ist eine grosse rundliche Oeffnung (Fig. 1. A. u.), die zum Theile von einer Membran umschlossen wird. Durch den offenbleibenden Theil der Oeffnung gelangt ein Nerv zu den unter der Platte liegenden Muskeln. Median wird die Platte von einer senkrecht stehenden Knochenlamelle überragt (Fig. 1. A. m.), die bis zum medianen Gelenktheile noch nach hinten und aufwärts sich ausdehnt und in eine dünne Knochenspange (x) übergeht. Diese überbrückt bogenförmig den über der Platte gelegenen Raum, und legt sich mit verbreitertem

*) Op. cit. Taf. II. Fig. 10.

Ende schräg an den oberen Fortsatz, in den sie ohne deutliche Grenze übergeht. Es ist diese Spange der Humerus Owen's und Mettenheimer's.

Von derselben Stelle, an der die erwähnte Spange sich mit einer Lamelle erhebt, geht nach abwärts und hinten ein anderer Fortsatz aus, auf welchen der mediane Gelenktheil übergeht; er tritt breit, am Anfange schon von einem Loche durchsetzt, zum Hinterrande der Clavicula, mit der er durch Zackennaht sich verbindet. Mettenheimer hat ihn als horizontalen Fortsatz des Radius bezeichnet; er erwähnt auch, dass er nur den Siluroïden zukomme.

Zur Vergleichung dieser anscheinend complicirten Einrichtungen mit dem Schulterknorpel des Stör ist es nöthig, von dem Gelenktheile auszugehen. Es ist das der einzige Theil, der in beiderlei Bildungen die Homologie nicht verkennen lässt. Die Knorpellamelle, welche an ihrem hintern Ende die Brustflosse aufnimmt, entspricht der beim Welse beschriebenen dreieckigen Platte. In beiden Theilen ist eine Oeffnung, die in den unter dem Gelenktheile befindlichen Raum führt und einen Nerven dorthin gelangen lässt. Die Oeffnung entspricht dem unteren Austrittsloche der Selachier. Wenn beim Stör die laterale Wand des über dem Gelenkstücke gelegenen Raumes, mit der medialen vereinigt, sich in einen oberen Fortsatz auszieht, so ist dasselbe Verhalten beim Silurus dadurch gegeben, dass die äussere Wand der Platte sich nur am Anfange breit erhebt, dann aber spangenförmig (Fig. 1. A. B. x.) lateralwärts steigt, um in die der Clavicula angeschmiegte Knochenlamelle (s) auszulaufen. Der obere, hohe und dicke Knorpelfortsatz des Stör ist beim Welse durch eine dünne Knochenlamelle vorgestellt. Die breite mediane Knorpelwand des über der Gelenkplatte liegenden Muskelraumes ist beim Welse auf eine schmale Knochenspange reducirt. Die beim Stör theilweise von einander geschiedenen Oeffnungen — eine als vorderes Ende des Muskelcanals, die andere als Eintrittsöffnung der Nerven — sind bei Silurus in einen weiten Raum zusammengeflossen, der von vorn her unter die erwähnte Spange führt, und von da theils zur dorsalen Fläche der Brustflosse, theils, durch das in der Gelenkplatte befindliche Loch, zur ventralen Fläche.

Es ist ersichtlich, dass der längs der Clavicula medianwärts verlaufende lange Fortsatz dem mittleren Knorpelfortsatz des Stör entsprechen muss. Würde derselbe bei letzterem länger und dünner sein und die Clavicula dort in gleicher Weise medianwärts ausgezogen, so würde die Eintrittsöffnung für die Nerven nicht nur mit dem Muskelcanale völlig zusammenfliessen, sondern auch einen, wie bei Silurus, weiten Raum über der das Gelenk tragenden Platte freilassen.

Auch der untere Fortsatz von Silurus hat sein Vorbild beim Stör. Durch die Entwickelung der Clavicula zu einem beträchtlich längeren Knochen wird beim Wels eine etwas andere Richtung des Fortsatzes bedingt. Der Erkennbarkeit der

Homologie geschieht dadurch kein Eintrag. Beim Stör wie beim Wels stützt sich das Ende des untern Fortsatzes auf die Clavicula. Beim Stör läuft dieser der Clavicula angelagerte Theil lateral in eine dünne Lamelle aus. Diese fehlt bei Silurus, obgleich auch da das Clavicularende verbreitert ist (Fig. 1. A. B. i.). Durch jene dünne Knorpellamelle, der von der Unterfläche des Gelenkstücks her eine andere entgegenzukommen scheint, wird beim Stör die ursprüngliche Existenz eines unterhalb des Brustflossengelenkes vorhandenen Canals angedeutet, wie ein solcher bei Selachiern gegeben ist. Diese Einrichtung zeigt sich bei Silurus noch weiter umgebildet. Der schon beim Stör nicht mehr ganz vom Knorpel umschlossene, aussen, zum Theil wenigstens, von der Clavicula gebildete Canal (Vergl. Taf. VI. Fig. 2. B. mit Taf. VII. Fig. 1. B.) erhält beim Wels seine ganze laterale Wand von der Clavicula.

Die Verschiedenheit, die zwischen dem primären Schultergürtel des Stör und des Wels besteht, beschränkt sich somit nur auf das relative Volum der einzelnen Theile, und in allem Wesentlichen ist ein gleiches Verhalten unverkennbar.

Das für Silurus näher geschilderte Verhalten zeigt sich in allem wesentlichen bei anderen Gattungen, so bei Pimelodus und bei Synodontis. Von letzterem hat Mettenheimer eine gute Darstellung gegeben. Den Schultergürtel von Pimelodus kenne ich aus eigener Untersuchung. Die bedeutendste Eigenthümlichkeit besteht darin, dass die gelenktragende Platte eine senkrechte Stellung einnimmt und sich mit der der anderen Seite durch eine Zackennaht verbindet. So bildet sie das bei diesen Siluroïden bekannte „knöcherne Septum zwischen Brust- und Bauchhöhle". Die genannte Platte schickt noch einen breiten horizontalen Fortsatz nach vorn und medianwärts, der gleichfalls in eine Sutur zusammentritt und vorn von der viel schmaleren Clavicula begrenzt wird. Es ist der von mir als mittlerer Fortsatz bezeichnete Theil. Auch Mettenheimer sieht diese Stücke in gleicher Weise wie jene von Silurus an, indem er die senkrechte Platte als „processus verticalis", die wagerechte als „processus anterior" des Radius bezeichnet. Die senkrechte Platte ist bei Callichthys von einem schräg verlaufenden kleinen Loche durchsetzt, welches der bei Silurus weiteren Oeffnung entspricht und wohl ebenso als Durchtrittsstelle für die Nerven dient. Bei Synodontis ist diese Oeffnung nicht angegeben. Dass dieses so beständig vorkommende Loch hier wirklich fehlt, wage ich nicht zu behaupten. Die Knochenspange ist bei Synodontis ganz ähnlich wie bei Silurus; dagegen vermisse ich sie bei einer andern verwandten Gattung, und finde da, wo sie entspringen müsste, nur einen kleinen Fortsatz*).

---

*) Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie auch da vorhanden ist und an dem

Der untere Fortsatz des Schulterstücks ist bei Synodontis in gleicher Form mit Silurus. Bei jener anderen Gattung tritt ihm von der Clavicula her ein Fortsatz entgegen, durch den an das bei Accipenser angeführte Verhalten erinnert wird.

Zweite Form.

Das Vorbild dieser Form ist unter den Ganoïden bei Amia und Lepidosteus gegeben. Es sind dieselben Verhältnisse wie bei den Siluroïden, mit der Modification, dass der aus dem unteren Fortsatz der Störe hervorgegangene, gegen die Clavicula sich stützende Theil fehlt, oder nur als eine mit dem Procoracoïd verschmolzene Kante sich darstellt, die niemals die Clavicula erreicht.

Wir haben es also hier vorzüglich mit der hintern, das Schultergelenk tragenden Platte zu thun, die mehr oder minder deutlich einen obern, an die Clavicula sich anlegenden Fortsatz entwickelt, und sich immer in eine vordere Verlängerung auszieht, die eine Strecke weit der Clavicula sich anlagert. Die obere Fläche des Hauptstückes wird von einer dicht an oder über dem Gelenke für die Brustflosse entspringenden Spange überbrückt. Die Beziehung dieser Theile zu dem Schulterknorpel der Störe und Selachier ist bereits bei den Ganoïden hervorgehoben worden.

Gewöhnlich verknöchert diese Form des primären Schultergürtels vollständig, doch bleiben auch Knorpelreste bestehen, und es zeigt sich ausserdem noch das Eigenthümliche, dass die Ossification an drei verschiedenen Stellen auftritt und drei besondere Stücke liefert. Diese scheiden sich in ein hinteres, mehr lateral gelagertes, auf welchem der äussere Theil der Brustflosse einlenkt, dann ein vorderes, medianliegendes, welches den innern Theil der Brustflosse trägt, und endlich in ein Stück, welches keine Beziehung zum Gelenke besitzt und die obenerwähnte Spange vorstellt. Diese drei Knochenstücke scheinen nie vollständig unter einander zu verwachsen, sondern bleiben durch Nähte verbunden. Am beständigsten ist das „Spangenstück“ deutlich isolirt. Das Getrenntbleiben dieser Theile des Schultergürtels unterscheidet diese Form von jener der Siluroïden, es war auch die Ursache, darin drei individuelle Knochen zu suchen, die man als Armskelet ansah.

Wie oben (S. 110.) nachgewiesen, haben wir darin Skelettheile zu suchen, die bei den höheren Wirbelthieren durch Scapula, Coracoïd und Procoracoïd repräsentirt sind, ich darf daher das hintere, den lateralen Theil der Brustflosse tragende Stück

---

von mir untersuchten Skelete nur abgebrochen war. Die Beschaffenheit des erwähnten Höckerchens lässt mich das vermuthen. Nach den Angaben Mettenheimer's (Op. cit. S. 47.) bleibt dieses Stück zuweilen knorpelig (Synodontis schaal und Clarias, dann Doras niger). Die mannichfaltigen Modificationen dieses Theiles sind bei Mettenheimer nachzusehen.

(Radius Geoffroy, Cuvier; Ulna, Owen; angulare Scapulae Bruch) als Scapulare, das vordere, mehr nach innen gelagerte (Humerus Geoffroy, Ulna Cuvier, Radius Owen, Acromion Bruch) als Procoracoïd bezeichnen. Das brückenförmig gegen die Clavicula sich wölbende Stück (Humerus Owen, Coracoïd Bruch) will ich, wie oben bereits gesagt, als „Spangenstück" unterscheiden.

Es ist bemerkenswerth, dass die mit diesem Verhalten des Schultergürtels ausgezeichneten Teleostier sich nur unter den Physostomen oder Malacopterygii abdominales finden. Es sind die Familien der Cypriniden, Mormyren, Characinen, Salmonen, Scopelinen und Clupeiden. Innerhalb dieser Familien kommen wieder, wie ich zum Theile aus den Angaben Mettenheimer's ersehe, ziemliche Schwankungen vor.

Als die am meisten an die bei den Ganoïden gegebenen Verhältnisse sich anschliessende Form ist die der Cypriniden zu bezeichnen. Bei Cyprinus (C. carpio) und Abramis (A. brama) umschliesst das Spangenstück, indem es sich mit zwei Zacken gegen die Clavicula anlehnt, eine Oeffnung, durch welche der Nerv zu dem unter der Spange gelegenen Raume gelangt (Taf. VII. Fig. 2. e.). Es ist das Verhalten ganz ähnlich wie bei Amia, wo die Eintrittsöffnung gleichfalls noch gesondert fortbesteht. Bei Barbus ist die Spange einfach geendet; es ist also hier die Eintrittsöffnung mit dem Raume zusammengeflossen, der vor der Spange liegt, und schliesst sich so mehr an das bei den Stören gegebene Verhalten an. Das Scapulare ist von einer weiten Oeffnung (u) durchbohrt, in der wir die untere Austrittsöffnung der Störe und Selachier wiederfinden. Bei Abramis liegt dieses Loch dicht an dem Procoracoïd, nur durch einen schmalen, verkalkten Saum davon geschieden; weiter davon ist es bei Cyprinus carpio, und noch weiter bei Barbus entfernt. Bei allen dreien liegt es nahe an der Clavicula, von der es häufig gleichfalls nur durch verkalkten Knorpel sich abschliesst. Ich erwähne diese scheinbar unwichtigen Verhältnisse deshalb, um auf die schwankende Lagerung des Loches aufmerksam zu machen. Das Procoracoïd (m) legt sich nicht in seiner ganzen Länge an die Clavicula an, sondern setzt sich auf eine Strecke von ihr ab, um sie wieder mit dem vorderen Ende zu berühren. Es entsteht dadurch eine Oeffnung (r), die dem Canale entspricht, der bei Silurus (Fig. 1. A. B. r.) gleichfalls zwischen beiden Knochen, allein viel weiter nach hinten und aussen sich findet. Die eigenthümliche Ausdehnung des Procoracoïd (m) nach innen und nach abwärts lässt an die bei den Welsen vorkommende Bildung eines unteren Fortsatzes denken, und solches wird noch mehr dadurch bestimmt, dass diese umgebogene Lamelle mit einer scharfen Ausrandung (Fig. 2. i.) genau an derselben Stelle endigt, wo bei Silurus der untere Fortsatz seine hintere Begrenzung hat, nämlich unmittelbar unter der Erhebung des Spangenstücks. Der bei Silurus vorhandene untere Fortsatz

fehlt also hier nicht ganz, er ist aber auch nicht selbständig, sondern stellt nur einen Theil des Procoracoïd vor, mit dem er nach vorne zusammenfliesst. Wenn man sich bei Cyprinus die Clavicula an ihrem ventralen Theile als eine breitere, weiter nach hinten und abwärts entwickelte Lamelle vorstellt, so ist denkbar, dass vom medianen umgebogenen Rande des Procoracoïd aus eine Verbindung mit der Clavicula stattfinden könnte. Lässt man sich am Rande des Procoracoïd (m) noch vor der gedachten Verbindung mit der Clavicula einen Ausschnitt entstehen, so würden die Verhältnisse in allem Wesentlichen wie bei Silurus sein, indem auch ein unterer Fortsatz ganz wie dort bestände. Bei Barbus ist zudem der einem untern Fortsatze entsprechende Theil ganz ähnlich wie bei Silurus von einer Oeffnung durchsetzt. Die Verschiedenheit der Cyprinoïden und Welse liegt also darin, dass der als Coracoïd gedeutete untere Fortsatz bei den Cyprinoïden mit dem Procoracoïd zu einem Theil verbunden ist, dass er nicht nur die Clavicula nicht erreicht, sondern auch nicht einmal durch einen Ausschnitt vom Procoracoïd abgesetzt ist. Die Trennung der Schultergürtelformen der Cyprinoïden und Siluroïden ist also keine so scharfe, wie aus der ersten Vergleichung beider Theile hervorgeht.

Bei den Salmonen hat Bruch die Zusammensetzung des Schultergürtels am genauesten untersucht. Es bleiben hier nicht unbedeutende Knorpelreste, namentlich zwischen Procoracoïd und Scapulare, welches letztere nahe an der Procoracoïdgrenze durchbohrt ist. Die Spange ist undurchlöchert und erreicht nicht mehr den oberen Theil des Scapulare, sondern stützt sich wie ein Strebepfeiler an die Clavicula.

Der Schultergürtel der Mormyri ist in neuester Zeit von Marcusen*) beschrieben worden. Ich habe ihn an M. cyprinoïdes (Mormyrops labiatus J. M.) untersucht und finde ihn gänzlich verknöchert. An die oben sehr breite Clavicula legt sich der primäre Schultergürtel durch Nath an. Das Scapulare (Fig. 3. A. B. s.) von Marcusen als „Vorderarmbein" bezeichnet, ist schmal, zwischen ihm und dem Procoracoïd (m) liegt eine ansehnliche Oeffnung (u), die von jedem der beiden Knochen zur Hälfte begrenzt wird. Das vordere, sehr verschmälerte Ende des Procoracoïd (Marcusen's untere Clavicula) erreicht die mediale Spitze der Clavicula, ist aber weiter zurück durch eine schmale Spalte (r) davon getrennt. Die Spange (x) (von Marcusen als Humerus benannt) sitzt wie bei den Cyprinoïden auf einem Fortsatze des Procoracoïd, sie ist in der Mitte sehr verdünnt, reicht aber mit ihrem oberen Ende bis ans Scapulare. Eine gesonderte Eintrittsöffnung

*) Die Familie der Mormyren, eine anatomisch-zoolog. Abhandlung (Mém. de l'Academie impériale de St. Pétersbourg. VII. Série. T. VII. Nr. 4. S. 44.)

ist auch hier nicht vorhanden, so dass also das schon bei den Cyprinoïden erwähnte Verhalten herrscht. Die vom Innenrande des Procoracoïd abgehende Lamelle, deren hinteren Theil ich vorhin mit dem unteren Fortsatze des Schulterstückes der Welse verglich, ist auch bei Mormyrus da. Der Mangel eines hinteren scharfen Ausschnittes lässt die ganze Bildung noch weniger deutlich in jenen Beziehungen zu Silurus wahrnehmen, aber das Vorhandensein einer Oeffnung (Fig. 3. A. B. t.), hart an der Umbiegungsstelle lässt hier erkennen, dass mit dem mittleren Fortsatze noch ein Theil des unteren besteht. Es stellt diese Oeffnung eine nach innen vom Spangenstück liegende Längsspalte dar, deren äussere Oeffnung bei der unteren Ansicht in Fig. 3. B. t. dargestellt ist. An derselben Stelle, an der Seite der gelenktragenden Hauptplatte und des unteren Fortsatzes, liegt bei Silurus ein nur kleineres Loch (Fig. 1. A. t.), welches nach innen von der Spangenbasis gleichfalls als Spalte erscheint. Da die gleiche Lagerung beider Oeffnungen auf eine Homologie beider schliessen lässt, so wird, da das bei Silurus unterhalb der Oeffnung beginnende Knochenstück den untern Fortsatz vorstellt, der schmale, unterhalb der Spalte hinziehende Rand auch bei Mormyrus als ein dem unteren Fortsatze entsprechender Abschnitt angesehen werden müssen.

Unter den Clupeïden sind ähnliche Verhältnisse gegeben, doch besteht im einzelnen grössere Mannichfaltigkeit. Bei Heterotis (H. Ehrenbergii) ist die ganze Länge des primären Schultergürtels an die Innenfläche der Clavicula angefügt. Dieser Rand ist über die Hälfte seiner Länge knorpelig (Fig. 4.). Das Scapulare ist ossificirt, trägt aber mit knorpeligem Rande (g) die Flosse. Die Spange (x) ist verknöchert, und geht da, wo sie sich verbreitert an die Clavicula (cl) stützt, in einen abwärtssteigenden Knorpelstreif über. Das untere Austrittsloch liegt im Knorpel zwischen Scapulare und Procoracoïd. An letzterem ist der nach abwärts umgeschlagene Innenrand wie bei Mormyrus vorhanden und gleichfalls durch eine Längsspalte (t) vom Haupttheile des Procoracoïd abgegrenzt.

Aehnlich verhält sich nach Mettenheimer Osteoglossum. Die Spange ist hier viel breiter und setzt sich auch weit nach aufwärts an die Clavicula fort. Das untere Austrittsloch liegt im Scapulare (Ulna, Mettenheimer). Ob eine grosse, vom „processus posterior radii“ umschlossene Oeffnung der bei Heterotis und Mormyrus angegebenen (t) homolog ist, scheint mir zweifelhaft, vielmehr könnte sie der bei Silurus im untern Fortsatze liegenden (t′) entsprechen, in welchem Falle dann der ganze sie einschliessende Theil dem untern Fortsatz der Welse und Störe gleichkäme.

Von den bisher beschriebenen Formen weicht der Schultergürtel von Alepocephalus (A. rostratus) ab. Die nach hinten in eine breite dünne Lamelle ausgezogene Clavicula (Fig. 5. cl) trägt an der Innenfläche derselben eine

fünfeckige Knorpelplatte in schräg medianwärts geneigter Stellung. An dieser Platte, sowohl an der hintern, als an der vorderen Hälfte, ist eine dünne, oberflächliche Knochenlamelle vorhanden, die auf beide Flächen des Knorpels übergreift, ohne dass der letztere selbst eine Andeutung von Ossification aufwiese*). Das hintere Knochenstück entspricht einem Scapulare, das vordere einem Procoracoïd. Ersteres ist mit einer Oeffnung (u) durchsetzt. Vom Procoracoïd (m) gehen zwei mehr als rechtwinkelig divergirende Fortsätze ab, die in ihrem Innern knorpelig sind, und diese Beschaffenheit an den freien Enden zu Tage treten lassen. Der nach vorn und oben gerichtete umschliesst mit der Clavicula ein dreieckiges Loch (r) und lässt sich dadurch als das auch bei anderen Teleostiern eine solche Oeffnung begrenzende Vorderende des Procoracoïd betrachten. Der andere Fortsatz ist nach abwärts gerichtet und convergirt mit dem der anderen Seite. Auf der Innenfläche der Platte sitzt das bogenförmig gekrümmte Spangenstück (x), welches unten an dem zwischen Scapula und Procoracoïd befindlichen Knorpel beginnt, und mit breiterem Ende dem oberen an der Clavicula sitzenden Theil der Knorpelplatte verschmolzen ist. Die Verknöcherung dieser Spange ist gleichfalls eine oberflächliche. Wie sich diese Form des Schultergürtels durch den Besitz eines Spangenstücks den andern damit versehenen anreiht, so bietet sie wieder durch die beiden von Procoracoïd ausgehenden Fortsätze Anschluss an den Schultergürtel der Gadiden.

Unter den Scopelinen habe ich bei Chauliodus die Spange gefunden. Bei Maurolicus ist sie gleichfalls vorhanden. Bei Argyropelecus (A. hemigymnus) habe ich sie vermisst. Ebenso fehlt sie bei Aulopus (A. filamentosus; Taf. VII. Fig. 12).

Was die Characinen betrifft, so muss ich in Ermangelung eigener Untersuchungen auf die Angaben Mettenheimer's verweisen. Es geht aus diesen eine Uebereinstimmung mit den vorerwähnten Familien hervor, und ist namentlich den Angaben über Distichodus zufolge ein engerer Anschluss an die Cyprinoïden nicht zu verkennen.

---

*) Das erwähnte Verhalten des Knochens zum Knorpel findet sich auch an anderen Skelettheilen dieses Fisches, und ist namentlich für alle Schädelknochen von mir constatirt worden. Es persistirt hier das gesammte Primordialcranium fast unverändert. Die sonst aus Theilen desselben hervorgehenden Knochen sind nur im Perichondrium entstandene Deckknochen. Diese Thatsache, welche auf den morphologischen Werth der bisher streng unterschiedenen Deckknochen und der aus Knorpel hervorgehenden Knochen ein helles Licht wirft, steht jedoch nicht so isolirt, wie es scheinen möchte, sondern wird durch das Verhalten der Knochen anderer Teleostier vermittelt.

Dritte Form.

Durch das Fehlen des Spangenstücks wird eine fernere Reduction des Schultergürtels angebahnt, welche die unter den Teleostiern verbreitetste Form bildet und auch in jenen Familien der Malacopterygii abdominales sich findet, bei denen die vorige Form nicht vorhanden ist. Es besteht der primäre Schultergürtel dann nur aus zwei Stücken, dem Scapulare und Procoracoïd, die beide an der inneren und hinteren Seite der Clavicula sitzen. Je nach dem Vorhandensein dieser beiden Stücke, oder der Verkümmerung von einem derselben, lässt sich diese Form in Unterabtheilungen trennen, davon die erste als reguläre, die andere als irreguläre bezeichnet werden kann.

In dem ersten Zustande sind beide Knochen entwickelt und betheiligen sich an der Verbindung mit der Brustflosse. In der Regel bleibt zwischen beiden ein Knorpelrest bestehen. Dieser ist sehr ansehnlich bei Esox (Taf. VII. Fig. 10.), wo er das Coracoïd von der Verbindungsstelle mit der Brustflosse fern hält. Auch bei Gadus, Lepidoleprus, Balistes*), Amphacanthus habe ich Knorpelreste aufgefunden. Das Scapulare ist durchbohrt, oder die Durchbohrung findet zwischen ihm und dem Procoracoïd statt. Ersteres ist das häufigere Vorkommen. Das letztere Verhalten finde ich bei Gadus und Lepidoleprus.

Das Procoracoïd liegt entweder in seiner ganzen Länge dem Schlüsselbein an (wie z. B. bei Cepola und Balistes), oder es entfernt sich an einer Stelle von ihm, um, erst wieder mit dem Ende herantretend, eine Oeffnung zu umschliessen.

---

*) Eine eigenthümliche Deutung des Schultergürtels der Balistiden ist von Hollard gegeben worden. Vergl. Ann. des Sc. nat. 3 Sér. vol. 20. S. 106. Die Clavicula wird als Clavicula und Coracoïd angesehen, und zwar soll der letztere Knochen in dem unteren Theile der Clavicula gegeben sein, während der dorsale Abschnitt eine nach aussen umgeschlagene Leiste bildet, in dieser letzteren die Clavicula vorstelle. Das Anhangsstück der Clavicula wird als Scapulare benannt. Die Theile des primären Schultergürtels werden als Armknochen gedeutet, und zwar das ventrale Stück, mein Coracoïd, als Humerus. Das dorsale Stück dagegen wird aus zweien bestehend beschrieben und abgebildet. Das hintere, die Flosse tragende, soll der Radius, das vordere die Ulna sein. Ich finde bei Balistes capriscus an der Stelle dieser beiden nur Ein Stück, das ich als Scapulare bezeichne. Betrachtet man den Schultergürtel von der Aussenseite, so sieht man das Scapulare von einer von der Clavicula gebildeten Lamelle bis an die Oeffnung bedeckt; der Rand der Leiste theilt das Scapulare scheinbar in zwei Hälften. Nach Ablösung des primären Schultergürtels von der Clavicula, oder noch einfacher bei Untersuchung der Innenseite des ersteren ist es zweifellos, dass das Scapulare ein einziges, keine Spur einer Trennung besitzendes Stück vorstellt, dass es daher unbegründet ist, es aus zweien bestehen zu lassen. In der ganzen Form des Schultergürtels, sowie in der Stellung der Flosse zu demselben, zeigt sich die verwandtschaftliche Beziehung zu Orthagoriscus.

Der Anfang dieser Oeffnung ist bei Esox gegeben. Sehr gross ist die Oeffnung bei Belone, Umbrina, Amphacanthus, Aulopus. Bei letzterer Gattung tritt auch das Scapulare in die Umgrenzung der Oeffnung ein, indem das Procoracoïd nur mit seinem vorderen Fortsatze die Clavicula berührt (Fig. 12.). Die Vermittelung zu dieser Form liefert Gadus und Lepidoleprus (Fig. 11.). Auch die Ausbildung eines hinteren Fortsatzes des Procoracoïd bietet viele Verschiedenheiten. Bald fehlt jede Spur eines solchen (wie bei Esox), bald stellt er eine kurze, häufig durch einen Ausschnitt von der Brustflossenverbindung geschiedene Verlängerung dar, oder er ist, wie bei Fistularia, in ein langes, alle übrigen Schultertheile an Volum bei weitem überragendes Knochenstück umgewandelt, an welchem der Beckengürtel befestigt ist.

Eine besondere Modification erleidet der Schultergürtel durch engere Beziehungen zu den Basalknochen der Brustflosse (Carpus der Autoren). Diese können unbeweglich mit Scapula und Coracoïd vereinigt sein, ohne dass sie in ihrer Lagerung von jenen Zuständen abwichen, die da, wo sie beweglich sind, obwalten. Das ist z. B. bei Belone der Fall, trifft sich übrigens bei vielen andern Fischen aus verschiedenen Abtheilungen. Die Flosse articulirt hier nicht am Schultergürtel, sondern an den vier fest mit letzterem vereinigten Basalstücken. An den unteren Rand des untersten Basalstückes legt sich sogar ein Fortsatz des Procoracoïd an und bewirkt eine grössere Festigung. In ähnlicher Weise sind auch bei Pleuronectes (Pl. maximus) jene Basalstücke mit dem Schultergürtel vereinigt.

Dadurch entsteht ein Verhalten, welches bei den Cataphracten und Gobioïden eine hohe Ausbildung erreicht. Bei Peristedion (P. cataphractum) (Fig. 6.) ist der primäre Schultergürtel fast in der ganzen Länge der Clavicula ausgedehnt, der obere Theil stellt das Scapulare vor, welches von einer Oeffnung (u) quer durchsetzt ist; darauf folgt nach abwärts ein breiter Knorpel, an welchen sich das ossificirte untere Stück (m) anschliesst. Letzteres besitzt eine ansehnliche Vertiefung an seiner Innenfläche, und läuft nach hinten und unten in einen dem Beckengürtel angehefteten Fortsatz aus. Dem hinteren, fast geraden Rande dieses primären Schultergürtels sind vier platte, von oben nach abwärts an Grösse abnehmende, zum Theil noch knorpelige Basalstücke der Brustflosse angesetzt, die sowohl an einander, als auch mit dem Schultergürtel fest vereinigt sind. Daran reiht sich Trigla (Trigla hirundo) (Fig. 7.), der Knorpel zwischen Scapulare (s) und Procoracoïd ist gleichfalls noch ansehnlich, sogar noch etwas länger, und entfernt so die beiden genannten Knochen weiter von einander. Da wo das Coracoïd bei Peristedion nur eingebuchtet war, ist es bei Trigla mit einem Ausschnitte versehen, auf welchen vor dem zugespitzten Ende noch ein zweiter folgt. Anderen Triglen fehlt der letztere, ebenso eine bei Tr. hirundo vorhandene Oeffnung. Mit

einem dünnen knorpeligen Ende stossen beiderseitige Procoracoïdstücke zusammen. Der hintere Rand dieses Schultergürtels ist concav und nimmt wieder vier Basalstücke (Fig. 7. 2—5.) auf, die gleichfalls fest unter einander und mit der Schulter vereinigt sind. Es tritt also hier ein Theil der Flosse näher in den Schultergürtel ein. Bei Cottus und Hemitripterus (Fig. 8.) ist das Verhalten noch weiter gediehen. Der Knorpel zwischen Scapulare und Procoracoïd ist sehr lang gedehnt, und bildet den Grund der Ausbuchtung, in welche, oben von Scapulare, unten vom Procoracoïd umfasst, die vier sehr breiten Basalstücke der Flosse sich einfügen. Diese bilden mit dem Schultergürtel ein Ganzes, dessen freier Rand aus einem knorpeligen Wulst gebildet wird, der auch auf das Scapulare übergeht. Der Knorpel ist continuirlich. Die Grenze zwischen den einzelnen Stücken wird im Knorpel nur durch eine geänderte Stellung der Knorpelzellen angedeutet. Es ist somit hier ein ganzer Abschnitt der Brustflosse unter Verlust der Selbständigkeit seiner Theile in den Schultergürtel völlig eingetreten. Girard*) gibt bei Cottus nur drei Basalstücke der Brustflosse (als Carpalia) an, ich finde bei C. Scorpius regelmässig deren vier, so dass der Schultergürtel ausser der Clavicula sechs verknöcherte Theile aufweist. Die Formverhältnisse sind wie bei Hemitripterus.

An diesen Zustand schliesst sich Gobius an. Ich finde hier (G. guttatus) (Fig. 9.) einen langen schmalen Knorpelstreif in eine Rinne der Clavicula eingefügt, und an diesem sitzen fünf knöcherne Stücke. Das unterste (m) kann nur dem Procoracoïd der Cataphracten verglichen werden. Es zeichnet sich aber von jenem durch einen nach innen und aufwärts umgebogenen Rand aus. Auch fehlt ihm der Ausschnitt. Von vier über diesem sitzenden, sehr breiten Stücken (Fig. 9. 2—5.) lehnt sich nur das unterste theilweise an das Procoracoïd, die übrigen drei sind nur mit dem Knorpelstreif (k) in Verbindung. Wenn man die drei vorher beschriebenen Formen beachtet hat, so kann die Frage nach der Deutung dieser vier Knochenplatten nur dahin beantwortet werden, dass es die vier Basalstücke der Flosse sind. Wollte man das oberste als Scapulare nehmen, so wären nur drei Basalplatten vorhanden. Es kann deshalb das oberste nicht als Scapulare angesehen werden, wie es auch durch den Mangel der charakteristischen Durchbohrung schon angezeigt wird. Man wird sich also dahin entscheiden müssen, dass hier das Scapulare fehlt, oder nur durch einen unansehnlichen, dem obersten Basalstücke aufsitzenden Knorpelrest vertreten ist. Von den Basalstücken der Brustflosse ist also der ganze obere und mittlere Theil des primären Schultergürtels verdrängt worden, und so bildet Gobius das Ende einer Reihe von Zu-

*) Contributions to the nat. hist. of the fresh water Cottoids of North-America. Smithsonian Instit. III. III. S. 18.

ständen, deren Anfang durch eine Streckung des primären Schultergürtels angebahnt war.

Auch die Clavicula von Gobius zeigt einige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Vor ihrem medialen knorpeleinschliessenden Ende zeigt sie einen kurzen, nach hinten gerichteten Fortsatz zur Verbindung mit dem Beckengürtel. Ihr laterales Ende ist mit einer Längsspalte versehen, durch welche das vom Occipitale Basilare entspringende starke Band hindurch zum Supraclaviculare tritt. Bei den anderen, vorerwähnten Fischen tritt dieses Band durch einen Ausschnitt des oberen Claviculareudes (Vergl. Fig. 7. 8.). Mit der Clavicula selbst hat es keinen unmittelbaren Zusammenhang.

Die bei Cataphracten*) und bei Gobius geschilderte Reduction des Schultergürtels hat zugleich Veränderungen der Basalstücke der Brustflosse im Gefolge. Aus den sonst längeren, durch Interstitien von einander getrennten Knochen sind hier platte, sogar in der Mitte etwas vertiefte Stücke geworden. Von den Interstitien bleibt hin und wieder ein Rest in Form eines feinen, an der Grenze zweier Platten angebrachten Loches bestehen. Wo auch dieses fehlt, ist der ursprüngliche Charakter der Basalknochen ganz verloren gegangen.

Einen unmittelbaren Anschluss an diese Structur des Schultergürtels habe ich bei andern Fischen nicht gefunden, dagegen zeigen einige jenen Reductionen ähnliche Zustände auf.

Bei Centriscus**) sellt das Schulterstück einen breiten Knochen dar, der durch zwei von oben nach abwärts vergirende Leisten, die eine rundliche Oeffnung zwischen sich fassen, ausgezeichnet ist. Der Vorderrand des Knochens lehnt an eine Lamelle der Clavicula; am ganzen Hinterrande sitzen die Basalstücke der Brustflosse. Eine Zusammensetzung dieses Knochens aus mehreren aufzufinden, habe ich vergeblich mich bemüht.

Noch eigenthümlicher sind die Verhältnisse bei Orthagoriscus. Der primäre Schultergürtel besteht hier aus einem hinter der Clavicula gelegenen, langen, nach abwärts stark verjüngten Knochenstücke, welches bis auf seinen obersten Theil aus dem merkwürdigen, das Skelet von Orthagoriscus auszeichnenden Gewebe besteht. Am oberen breiten Ende findet sich Knorpel. Diesem ist ein queres Stück angelagert, welches aus vier von vorn nach hinten an Grösse abnehmenden Knochenstücken

*) Es sind durchaus nicht alle Glieder dieser Familie mit jenen Eigenthümlichkeiten ausgestattet. Z. B. bei Dactyloptera ist der ganze Schultergürtelapparat ganz wie bei den meisten übrigen Teleostiern gestaltet, und die vier Basalstücke der Brustflosse sind bewegliche längliche Knochen.

**) Der Schultergürtel von Centriscus scolopax ist bereits von Geoffroy untersucht worden. Derselbe hat das Stück als Humerus bezeichnet, es entspräche also dem Procoracoïd.

besteht die sowohl nach abwärts gegen das Schulterstück zu, als auch nach aufwärts gegen die Brustflosse, in eine gemeinsame Knorpelmasse übergehen. Die letztere ist aber der Quere nach gewölbt, und da sitzt, durch Bandmasse befestigt, der freie Theil der Brustflosse auf. Dadurch kommt jene Stellung der Brustflosse zu Stande, die schon von Wellenbergh*) als diesen Fisch auszeichnend beschrieben ward. Da die Brustflosse auf den vier in gemeinsamen Knorpel übergehenden Stücken beweglich ist, die letzteren aber an dem langen Stücke unbeweglich sitzen, könnte man diese vier Knochen als dem Schultergürtel angehörig ansehen. Das vorhin bei den Cataphracten nachgewiesene Verhalten zeigte uns aber aufs bestimmteste, dass Theile der Brustflosse in den Schultergürtel eintreten können, und dass dann die Gelenkstelle, anstatt zwischen Schultergürtel und den Basalstücken der Flosse zu bleiben, nach aussen von der Reihe der Basalstücke sich verlegt. Wenn wir diese Thatsache bei den Cataphracten erkannt, so wird es nicht schwer sein, in jenen vier Knochenstücken vier Basalstücke der Brustflosse zu finden, die hier in einem gemeinsamen Knorpel entstanden sind. Die ursprüngliche Selbständigkeit wird durch die Ossificationen, sowie durch die zwischen ihnen befindlichen Löcher nachgewiesen. Dadurch nimmt der ganze Abschnitt Formverhältnisse an, wie sie dem Basalabschnitte der Brustflosse anderer Fische zukommen. Abweichend bleibt aber immer ausser der Verschmelzung des Knorpels der Basalstücke, deren Anfügung an dem oberen Rand eines einzigen Knochens, sowie die Verbindung des vordersten Basalstückes mit der Clavicula. Durch letzteren Umstand wird an das zwischen Scapulare und Claviculare bestehende Verhalten erinnert, und wenn nicht die Reihe der drei anderen gleichgestalteten Stücke an das erste sich unmittelbar anschlösse, könnte man leicht in dem ersten ein Scapulare sehen.

Bezüglich der Deutung des den Basalabschnitt der Brustflosse tragenden Knochens kann nicht gut ein Zweifel bestehen; er wird dem als Coracoïd oder vielmehr Procoracoïd bezeichneten Theile der übrigen Teleostier entsprechen, und es wird anzunehmen sein, dass ein selbständiges Scapulare nicht zur Entwickelung gekommen ist. Das steht auch im Einklange mit der horizontalen Stellung der Flossenbasis, die durch den Mangel des Scapulare an den oberen, sonst vom Scapulare eingenommenen Rand des Coracoïd gerückt ist*).

*) Observationes anatomicae de Orthagorisco mola. Lugd. Batav. 1845.

**) Nach Wellenbergh ist ein meinem Scapulare entsprechendes Stück vorhanden, das er, nachdem das Coracoïd in der Cuvier'schen Deutung als Cubitus aufgeführt ist, als Radius bezeichnet. Es soll dieser Knochen an der äusseren Seite des Cubitus liegen, unterhalb des Basalknorpels der Flosse. Ich habe ebensowenig etwas von einem gesonderten Knochenstücke gesehen, als ich den von Wellenbergh als Scapula bezeichneten oberen Theil der Clavicula von dem unteren getrennt fand. Aber selbst das Vorkommen des von genanntem Autor als Radius bezeichneten

Dieser Bau des Schultergürtels von Orthagoriscus zeigt das Extrem der Schwankung einer fundamentalen Einrichtung, wie sie innerhalb der Teleostier gegeben ist.

Ergebnisse.

Die aus den mitgetheilten Untersuchungen über den Schultergürtel resultirenden Thatsachen lassen sich in Nachstehendes zusammenfassen.

Der Schultergürtel der Fische bietet einen dem der übrigen Wirbelthiere gegenüberstehenden Zustand, der mit diesen nach der gegenwärtigen Lage unserer Erkenntniss nicht unmittelbar verbunden scheint, da alle Zwischenstufen fehlen. Es sind die Theile des Schultergürtels der Fische daher nur bedingterweise mit jenen der höheren Wirbelthiere vergleichbar. Es muss, wie zuerst von Bruch geschah, in primäres, knorpelig vorgebildetes, und ein secundäres Schulterskelet unterschieden werden. Der primäre Schultergürtel besteht aus einem knorpeligen, ventral abschliessenden Bogen, der bei Selachiern und Chimären von bestimmten Canälen durchzogen wird. Diese werden von den zur Flossenmusculatur gelangenden Nerven durchsetzt. Man muss einen Canal unterscheiden, durch den der Nerv eintritt, und eine Theilung dieses Canals in zwei, durch welche Nerven zu den oberen und unteren Muskeln der Flosse geleitet werden. Die Trennung dieses Knorpelbogens in zwei Hälften leitet sich bei den Selachiern ein. Die mannichfaltigen Formen des Schulterknorpels der Haie und Rochen sind nur Modificationen derselben Grundform, und aufeinander leicht zurückführbar.

Bei den Dipnois erscheint der knorpelige Schultergürtel in drei Abschnitte getrennt, indem jederseits ein um den Knorpel entstandenes secundäres Knochenstück denselben in ein ventrales unpaares Stück und zwei laterale geschieden hat. Das wie ein Belegknochen gebildete Stück ist als Clavicula anzusehen.

Bei den Ganoïden zeigen die Störe den primären Schultergürtel zwar in zwei seitliche Theile getrennt, allein in allen Verhältnissen aus den bei Selachiern waltenden Einrichtungen ableitbar. Aus den engen Canälen sind weite Räume geworden, in welche Muskeln sich einbetten. Das ist bei den Selachiern nur angedeutet. Am Knorpel lassen sich drei grössere Fortsätze unterscheiden. Ein oberer entspricht einem Scapulare. Ein mittlerer kann als Procoracoïd bezeichnet werden; ein hinterer als Coracoïd.

Ueber dem oberen Fortsatz liegt bei Accipenser ein besonderes Knorpelstück als Suprascapulare, welches die Verbindung mit dem Schädel vermittelt.

Stückes würde nicht geeignet sein, die Deutung des primären Schultergürtels anders zu nehmen, als von mir geschah, und auf keinen Fall dürfte man ein dem Scapulare der übrigen Fische entsprechendes Stück unterhalb der Brustflossenverbindung und hinter dem Coracoïd auffinden wollen.

Bei Amia und Lepidosteus ist der Schulterknorpel bedeutend reducirt, indem nur der bei den Stören die Brustflosse tragende Theil vorhanden ist, und ein Theil des Knorpels, der den über diesem Stücke liegenden Canal von innen her überwölbt. Er stellt eine dreieckige, von einer Spange überbrückte Platte dar. Sowohl Platte als Spange sind bei Lepidosteus theilweise, aber im Zusammenhange ossificirt. Bei Polypterus fehlt die Spange, und es ist nur das der Platte entsprechende Stück vorhanden, an welchem zwei Ossificationen bestehen.

Die secundären Theile des Schultergürtels sind bei Accipenser vier Belegknochen des Knorpels, zwei obere, ein mittlerer und ein unterer. Einer der oberen und die beiden anderen liegen zugleich oberflächlich im Integumente, und sind damit auch Hautknochen im eigentlichen Sinne des Wortes. Sie bestehen auch noch bei Polyodon, aber der oberste hat keine knorpelige Unterlage mehr. Der mittlere ist als Clavicula anzusehen, die aber hier noch keine ventrale Vereinigung besitzt, da der untere Knochen als „Infraclaviculare" diesen Abschluss von jeder Seite her bewerkstelligt. Bei Polypterus sind zwar noch Infraclavicularia vorhanden, aber die Clavicula ist schon zum Hauptstücke geworden und bildet eine ventrale Symphyse. Bei Lepidosteus und Amia fehlen die Infraclavicularia. Die oberen Stücke stellen Supraclavicularia vor. Sie gehen wie die Clavicula und das Rudiment des primären Schultergürtels in das Skelet der Teleostier über.

Bei den Teleostiern bleibt die Clavicula Hauptstück des gesammten Schultergürtels, wie sie es schon bei den Ganoïdei holostei war. Wenn sie auch noch in sofern ein Deckknochen ist, als sie am primären Schultergürtel ihren Ursprung nimmt, so erstreckt sie sich doch in allen Fällen mehrseitig über denselben hinaus. Die sie mit dem Schädel verbindenden Stücke sind Deckknochen, denen nur die noch bei Accipenser vorhandene knorpelige Unterlage abgeht. — Sie werden nach Bruch richtiger als Supraclavicularia bezeichnet.

Der primäre Schultergürtel, der durch die Ganoïden aus dem der Selachier ableitbar ist, darf eben deshalb nicht mit Theilen des Armskelets der höheren Wirbelthiere verglichen werden. Er bleibt entweder nur theilweise knorpelig, oder ossificirt vollständig. Die Verhältnisse von Accipenser sind noch am deutlichsten bei den Siluroïden erkennbar. Hier ossificirt dieser ganze Skeletabschnitt im Zusammenhange.

Bei anderen erreicht der dem unteren Fortsatze der Störe entsprechende Theil nicht mehr die Clavicula, und es treten drei Ossificationen auf, davon die eine den oberen, einem Scapulare entsprechenden, die andere den unteren, einem Procoracoïd (mit einem Theile des Coracoïd) entsprechenden Theil, die dritte endlich das Spangenstück ergreift. Das letztere, bei den Ganoïden noch kein discretes Skeletstück, und wenn verknöchert — wie bei Lepidosteus im Zusammen-

hange mit dem übrigen primären Schultergürtel, wird bei den Teleostiern durch die Ossification ein gesonderter Theil. So findet es sich bei Cyprinoïden, Salmoniden, Scopelinen, Clupeïden und Characinen. Bei den übrigen Teleostiern ist das Spangenstück nicht beobachtet. Es sind da nur zwei Stücke, ein laterales und oberes, das Scapulare, und ein medianes und unteres, das Procoracoïd, vorhanden, die beide als selbständig verknöchernde Theile unterscheidbar sind.

Von den Canälen der Selachier und Störe ist mit dem Schwinden des Spangenstücks nur noch einer vorhanden. Er ist auf ein Loch reducirt, welches entweder im Scapulare, oder zwischen diesem und dem Procoracoïd liegt, und durch welches der die ventrale Musculatur der Flosse versorgende Nerv tritt.

Modificationen des primären Schultergürtels finden sich bei Cataphracten und Gobioïden. Das ossificirte Scapulare ist durch einen Knorpelrest vom Procoracoïd entfernt, und zwischen beiden schieben sich vier Basalstücke der Brustflosse ein, die in demselben Maasse als Scapulare und Procarocoïd auseinanderweichen und sich der Clavicula nähern. Bei Gobius sind sie endlich nur durch einen dünnen Knorpelstreif davon geschieden. Damit verkümmert das Scapulare und die Brustflosse tritt mit ihren Basalstücken nahe an die Clavicula.

Eine andere Modification ist bei Orthagoriscus gegeben, hier fehlt gleichfalls das Scapulare vollständig, aber die Basalstücke der Brustflosse sind dem oberen Rande des Procoracoïd angeheftet.

Von den Amphibien bis zu den Säugethieren tritt der primäre Schultergürtel in Zustände, die näher mit einander verwandt sind, als mit jenen der Fische. Die Anlage dieses Schultertheils ist auch hier jederseits eine continuirliche, und die durch die Verknöcherung entstehenden Stücke sind nie selbständig angelegt. Die Pfanne des Schultergelenks trennt den Schultergürtel jederseits in einen ventralen und dorsalen Abschnitt.

Bei den Urodelen zeigt der ventrale Abschnitt zwei platte Fortsätze, einen breiten, median und nach hinten gerichteten, das Coracoïd, und einen mit diesem an der Pfanne verbundenen schmaleren, nach vorne gerichteten, das Procoracoïd. Es entspricht dieses letztere Stück dem vorderen Fortsatze des Schulterknorpels der Störe. Die beiden Fortsätze bleiben knorpelig, nur der die Pfanne mit bildende Abschnitt ossificirt, und zwar immer von der Scapula aus. Bei den Anuren sind die beiden ventralen Fortsätze jederseits median durch eine Knorpelleiste verbunden. Sie vereinigen sich entweder durch diesen Knorpel untereinander, und mit der Verknöcherung dieses Verbindungsknorpels entsteht ein unpaares Mittelstück, oder es schieben sich die Verbindungsknorpel übereinander.

Aus dem letzteren Zustande ist der ventrale Theil des Schultergürtels der Eidechsen ableitbar. Mit Ausnahme der Chamäleonten sind Coracoïd und Pro-

coracoïd mittels eines medianen und selbständig ossificirenden Stückes vereinigt, so dass dadurch, wie bei den Urodelen, eine Oeffnung umschlossen wird. Das Coracoïd besitzt häufig gleichfalls eine Oeffnung, die mitunter nur durch eine Vertiefung angedeutet ist. Das Coracoïd ossificirt sowohl bei den ungeschwänzten Amphibien, wie bei den Eidechsen selbständig. Dasselbe ist bei den Schildkröten der Fall, wo es den hinteren Schenkel des ventralen Schulterstückes vorstellt. Das Coracoïd ist hier durch ein zum Theil knorpeliges Band mit dem medialen Ende des Procoracoïd verbunden. Diese Vereinigung ist jener gleich, die bei Eidechsen und ungeschwänzten Amphibien anfänglich durch Knorpel, später durch Knochen zu Stande kommt. Das bei Schildkröten mit der Scapula verwachsende Procoracoïd ist, wie jenes der Amphibien, irrigerweise als Acromion gedeutet worden. Schon die mediane Verbindung mit dem Coracoïd lässt es als einen zu letzterem gehörigen Theil erscheinen. Indem aber bei Eidechsen und ungeschwänzten Amphibien ein durch seine Beziehungen zum lateralen Ende der Clavicula als Andeutung eines Acromion sich darstellender Fortsatz der Scapula besteht, widerlegt sich jene Auffassung am entschiedensten.

Das Procoracoïd geht den Crocodilen ab, die nur ein Coracoïd besitzen, wie die Vögel; davon machen nur die Cursores eine Ausnahme, bei denen ein besonderer Fortsatz wenigstens zum Theil jenem Stücke entspricht.

Das Coracoïd bleibt mit der Scapula immer durch Knorpel verbunden, es ist daher niemals ein völlig selbständiges Skeletstück. Bei den Säugethieren findet sich nur das Coracoïd, niemals das Procoracoïd. Ersteres ist aber nur bei den Monotremen ein bis zum Sternum entwickelter Knochen, dem noch ein besonderes Stück, das Epicoracoïd, beweglich verbunden ist. Man hat das letztere dem das Coracoïd und Procoracoïd verbindenden gleichnamigen Theile der Eidechsen verglichen. Das trifft insofern nicht zu, als bei den Monotremen keine Beziehungen zu einem Procoracoïd bestehen. Das Epicoracoïd der Monotremen ist daher eine eigenthümliche Bildung. Bei allen übrigen Säugethieren bildet das Coracoïd nur einen Fortsatz der Scapula, der mit einem besonderen Kerne ossificirt. Nur ausnahmsweise (bei Sorex und Mus) erhalten sich auch sternale Reste des Coracoïd.

Der dorsale Abschnitt des Schultergürtels ist bei den Urodelen ohne scharfe Grenze gegen den ventralen. Erst bei den ungeschwänzten Amphibien bildet die Ossification des Coracoïd eine solche gegen die Scapula. Die Ossification des dorsalen Theiles des Schultergürtels ist niemals vollständig, sie ergreift nur den der Gelenkpfanne zunächst gelegenen Abschnitt, der knorpelige obere Theil grenzt sich nur bei den Anuren bestimmter vom unteren oder der Scapula ab, und ist gegen letztere in der Regel beweglich. Ossificationen auf der Oberfläche kommen häufig vor. Das mag rechtfertigen, dieses oft sehr ansehnliche

Stück als Suprascapulare zu unterscheiden, da dieses Stück von den Urodelen her sich als eine Abgliederung der dorsalen Hälfte des Schultergürtels erweisen lässt, so kann es mit dem Suprascapulare des Stör nicht verglichen werden, denn bei diesem ist das genannte Knorpelstück noch nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit dem übrigen Schulterknorpel erkannt.

Unter den Reptilien tritt das Suprascapulare bei den Eidechsen als ein grösserer Abschnitt auf, der aber nicht mehr mit der Scapula articulirt. Ein rundliches Knorpelstückchen ist er bei den Schildkröten, eine breitere Platte bei den Crocodilen. Vom Vorderrande der Scapula gehen bei Eidechsen 1—2 Fortsätze aus, die zur Verbindung mit der Clavicula noch keine constante Beziehung besitzen. Sie können ebensowenig als das Procoracoïd einem Acromion gleichgesetzt werden, denn sie haben häufig gar keine Beziehung zur Clavicula. Auch bei den Vögeln besteht noch kein wahres Acromion. Erst bei den Säugethieren beginnt diese Einrichtung. Die Monotremen lehren, dass es ein Fortsatz des vorderen Scapularrandes ist, der über der Gelenkpfanne sich erhebt. Indem der Vorderrand der Scapula lateral sich ausbreitet, bildet er die Spina scapulae, an deren unterem Ende das Acromion liegt. Der Beginn der Bildung einer spina scapulae ist schon bei Crocodilen erkennbar, aber ohne Acromion, unter den Monotremen bei Ornithorhynchus. Die Vergleichung dieser Zustände unter einander und mit Echidna zeigt wiederum, dass das Acromion eine nur den Säugethieren zukommende Bildung ist.

Von dem primären Schultergürtel verbindet sich nur das Coracoïd mit dem Sternum. Schon bei den Urodelen nimmt die Sternalplatte in besondere laterale Falze ihres Vorderrandes die breiten Coracoïdea auf. Bei den ungeschwänzten Amphibien zeigt die Sternalplatte häufig Reductionen ihres Volums; niemals aber lagern sternale Theile zwischen den Coracoïden. Auch wenn letztere median sich verbinden, besitzt das Sternum die gleiche Lagerung hinter dem ventralen Abschnitte des Schultergürtels. Wo die Coracoïdea unter einander beweglich sind, greifen sie in einen Falz des Sternum ein. Bei Pipa besteht dieser Falz auch mit gleichzeitiger Verbindung der Coracoïdea. Die Coracoïdea greifen auch am Sternum häufig übereinander, so dass die Falze am vorderen Sternalrande in der Mitte nicht zusammentreffen. Auch am Sternum der Eidechsen ist das zu beobachten und kommt auch bei Vögeln vor.

Der secundäre Schultergürtel, der bei den Fischen noch aus mehreren Stücken bestand, wird bei den übrigen Wirbelthieren jederseits nur aus einem einzigen gebildet: aus der am knorpeligen Schultergürtel ursprünglich als wahrer Deckknochen entstandenen Clavicula. Diese Beziehung des Knochens zum primären Schultergürtel ist noch unter den Amphibien erkennbar, indem die Clavicula der Anura

am Procoracoïd entsteht und diesem eng angeschlossen bleibt. Den Urodelen fehlt jede Andeutung einer Clavicula. Bei den Reptilien fehlt sie den Crocodilen und Schildkröten. Bei den Eidechsen entsteht sie zwar auf dieselbe Weise wie bei den Amphibien, aber nicht an demselben Orte, indem sie vom Procoracoïd entfernt ist und nur an einer beschränkten Stelle der Scapula sich anheftet.

Bei den Vögeln, wo beide Claviculae sich zur Furcula vereinigen, entsteht sie gleichfalls unabhängig vom primären Schultergürtel. Das erste Auftreten ihrer Anlage zeigt Knorpelgewebe. Indem die Clavicula der Reptilien und Vögel nicht mehr ein auf knorpeliger Unterlage entstehender Deckknochen ist, erscheint sie als ein selbständiger Skelettheil, der bei den Säugethieren in die Reihe der primären Skelettheile tritt. Das geschieht dadurch, dass die knorpelige Anlage des Schlüsselbeins in grösserem Maasse vorhanden ist, und, wie bei allen primären Skeletgebilden das Längewachsthum des Knochens von sich ausgehen lässt. Indem aber die Knorpelanlage unmittelbar verknöchert, geben sich Beziehungen zu der Abstammung des Schlüsselbeins von einem Deckknochen kund, und es entfernt sich eben dadurch die Clavicula von den übrigen knorpelig präformirten Skelettheilen. Die Clavicula der Säugethiere kann daher ebenso wenig den Deckknochen beigezählt werden, als sie sich in allen Stücken den primären Skeletgebilden anschliesst.

Die Verbindung der Claviculae mit dem Sternum geschieht mittels eines besonderen Apparates, dem Episternum. Ein solches trifft sich von den Amphibien an. Den Urodelen fehlt es mit der Clavicula. Bei den Anuren ist es ein knorpeliger Ansatz vor der Verbindung der beiden Procoracoïdstücke, und ist hier durch diese und durch die Coracoïdea vom Sternum getrennt. Bei den Reptilien liegt es der Vorderfläche der Sternalplatte auf, und kann auch damit verwachsen. Den Vögeln fehlt ein distinctes Episternum, vielmehr scheint dasselbe durch membranöse Gebilde repräsentirt zu werden (Harting). Bei den Säugethieren findet es sich vor dem Sternum, entweder als ein paariges, die Enden der Clavicula tragendes Stück, oder es ist unpaar, und dann beim Vorhandensein einer Clavicula in seitliche Fortsätze ausgezogen. In allen Fällen des Vorkommens eines Schlüsselbeins sind Episternalgebilde nachweisbar.

Zweiter Abschnitt.

Von der Brustflosse der Fische.

Der Bau der Brustflosse der Fische ist nur wenigemale Gegenstand genauerer Untersuchung gewesen. Die anscheinende Einfachheit ihrer Zusammensetzung bei den Teleostiern, die nur in vielfältiger Wiederholung gleicher Bildungen sich darstellende Complication des Flossenskelets der Selachier, endlich die eingewurzelte Vorstellung, dass man in diesen Gebilden nur ein im Vergleiche zu den übrigen Wirbelthieren mehr oder minder reiches Handskelet zu erkennen habe: diese Umstände waren es wohl, welche der Brustflosse der Fische eine grössere Beachtung abwendeten.

Eine genauere Untersuchung nicht vereinzelter Formen, sondern grösserer Reihen innerhalb der einzelnen Abtheilungen, ändert die Meinung von der Einfachheit des Baues der Flossen in das Gegentheil um, und erhebt der Vergleichung der einzelnen Theile der Flosse selbst innerhalb der Fische ansehnliche Schwierigkeiten. Es geht aber auch aus einer solchen Untersuchung hervor, dass im Baue der Flosse nichts sich findet, was die Meinung, dass hier von der ganzen Vorderextremität nur die Hand gegeben sei, bestärken könnte.

Eine Prüfung der Gründe, die jene Erklärung der Brustflosse stützen sollten, zeigt, dass sie sämmtlich unhaltbar sind, indem sie entweder auf irrigen Voraussetzungen, oder auf nicht vollständig erkannten Thatsachen beruhen. Zuerst ist es die Beschaffenheit der allgemeinen Form des Organs, die flache Ausbreitung desselben, wodurch einige Aehnlichkeit mit einer Hand gefunden werden kann. Dann fanden sich scheinbare Gründe im Baue. Die kurze und häufig auch breite Form der den ersten Abschnitt des Flossenskelets zusammensetzenden Knorpel oder Knochen liess diese mit einem Carpus vergleichen. Die darauf folgenden, in parallelen Reihen geordneten, zuweilen vielfach gegliederten Knorpelstücke bei den Selachiern, sowie die an jenen angenommenen Carpus sich anschliessenden knöchernen, gleichfalls gegliederten Strahlen der Knochenfische und Ganoïden boten wieder einige

Aehnlichkeit mit Fingern, und für die Vermehrung der Zahl dieser Finger fand sich in dem einer Hand schon näherstehenden Flossenskelcte der Enaliosaurier ein bequemes Verbindungsglied. Die Eigenthümlichkeit des Umstandes, dass nach dieser Auffassung der Brustflosse die Hand unmittelbar an der Schulter angefügt wäre, entkleidete man dadurch ihrer störenden Wirkung, dass man die bei den übrigen Wirbelthieren zwischen Hand- und Schultergürtel liegenden Abschnitte der Vorderextremität in dem Schulterskelete selbst suchte, und auch gefunden zu haben glaubte (Cuvier, Agassiz, Owen, Mettenheimer). Andere liessen das Armskelet ganz fehlen, nachdem sie das Unnatürliche der Vereinigung desselben mit der Schulter erkannt, und auch im Schulterskelete Theile gefunden hatten, die auf den Schultergürtel der höheren Wirbelthiere sich deuten liessen (Bruch).

Ob eine unmittelbare Verbindung der Hand mit dem Schultergürtel naturgemässer ist, als die Einfügung des Armes in den Schultergürtel, ist schwer zu entscheiden. Für keine von beiden Annahmen bietet die Natur sichere Anhaltspuncte, beide sind deshalb, weil sie unbegründet sind, auch unnatürlich. Vor allem kommt es hier auf die Lage der Thatsachen an, denn nur daraus lässt sich die Frage endgültig beantworten. In dieser Beziehung ist zu beachten, dass die Vergleichung der Flossenskelettheile mit einem Carpus, Metacarpus etc. durchaus nicht in strigenter Weise geführt wurde. Während es möglich ist, die Verhältnisse des Carpalskelets der übrigen Wirbelthiere auf einander zurückzuführen (wie ich im ersten Hefte dieser Untersuchungen versucht), ist vom sogenannten Carpus der Fische durchaus kein Anschluss an die höheren Wirbelthiere zu finden, und wenn auch in einzelnen Fällen einige Aehnlichkeit existirt, so wird diese durch die Vergleichung innerhalb der Fische sofort wieder aufgehoben.

Ich erinnere hier nur an den Carpus der Teleostier und Selachier. Während der Carpus der höheren Wirbelthiere in seinen niederen Zuständen immer aus mehrfachen Reihen besteht (urodele Amphibien), und die Vereinfachung, wie sie z. B. bei den Vögeln sich findet, aus einer stufenweisen Reduction innerhalb der Reptilien erkennbar ist, soll die reich entwickelte Hand die Fische nur mit einer einfachen Carpusreihe versehen sein, aus 4, 3, 2 Stücken bestehen. Wenn man erwägt, dass in allem Uebrigen des Baues bei den Fischen Anschlüsse an die Amphibien viel eher sich finden, als an höhere Wirbelthiere, so wird man gegen die Deutung der Basalstücke der Flosse als Carpus grosse Zweifel hegen müssen. Da der als Carpus angesehene Abschnitt für die Bestimmung der übrigen Theile maassgebend war, so werden die gegen ihn erhobenen Bedenken auch die Deutung der übrigen Theile ins Schwanken bringen.

Nachdem so die bestehende Vergleichung zum mindesten als gänzlich unsicher bezeichnet werden kann, wird eine andere Auffassung an ihre Stelle treten dürfen. Zur

Aufstellung einer solchen muss aber vorher die anatomische Unterlage ausführlicher, als es bisher geschehen, in's klare gesetzt werden. Es wird also vor Allem die Aufgabe sein, die Structur des Flossenskelets innerhalb der einzelnen Abtheilungen der Fische zu ermitteln. Erst daraus kann eine Vergleichung der verschiedenen Skeletbildungen unter sich erfolgen, und es kann die Beantwortung der Frage versucht werden, welche Anschlüsse im Baue des Flossenskelets der Fische an das Skelet der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere erkennbar seien.

Selachier.

Die reiche Entwickelung des Flossenskeletes dieser Abtheilung lässt als zweckmässig erscheinen, die Darstellung desselben derjenigen der Uebrigen vorauszuschicken, zumal es möglich ist, die mannichfaltigen Formen des Flossenskelets der anderen Fische aus dem der Selachier abzuleiten, und somit von da aus eine sichere Grundlage für die Vergleichung zu gewinnen.

Das gesammte Skelet der Brustflosse der Haie und Rochen besteht aus Knorpel, dessen einzelne Stücke entweder nur den auch den übrigen Skelettheilen zukommenden Beleg von verkalkten Plättchen besitzen, oder auch im Inneren verkalkt sind. Das erstere ist beständig für die breiten Stücke an oder in der Nähe der Flossenbasis der Fall, das letztere findet sich in der Regel an den längeren der Flossenperipherie zukommenden Stücken.

Die Verbindung mit dem Schultergürtel wird durch drei grössere, sehr verschieden geformte Knorpelstücke vermittelt, an denen Reihen von kürzeren oder längeren Knorpelstücken ansitzen. Diese drei Basalstücke besitzen eine verschiedengradige Ausbildung, lassen sich aber selbst in ihren Umformungen und Reductionen wiedererkennen, und nur in seltenen Fällen fehlt eines oder auch zwei derselben. Die Verbindung der drei Stücke untereinander geschieht mittels straffer Bandmassen, und ebenso sind die an diesen sitzenden peripherischen Stücke untereinander vereinigt. Nur bei einigen Haien, dann bei allen Rochen laufen die knorpeligen Radien aus, ohne seitlich straffer mit einander verbunden zu sein.

Dieses knorpelige Skelet bildet mit Ausnahme der Rochen und von Squatina keine vollständige Unterlage für die gesammte Brustflosse, bei einigen nimmt es sogar nur einen kleinen Theil der Flosse ein. Der übrige Abschnitt erhält seine Stütze bekanntlich durch jene Fasern, denen man den wenig passenden Namen der „Hornfäden" gegeben hat. Es beginnen diese bei den Rochen gänzlich fehlenden, oder nur spurweise entwickelten Hornfäden innerhalb der tiefsten Schichte des Integumentes schon an dem von Knorpel gestützten Abschnitte der Flosse, und erstrecken sich an der Dorsal- und Ventralfläche derselben in parallelem Verlaufe bis an den Flossenrand. Diese festen, elastischen, am Anfange dickeren, aber fein auslaufenden

Fäden liegen in mehreren Schichten übereinander, so dass die stärkeren nach innen, die schwachen nach aussen zu treffen sind. Von einer engeren Verbindung mit dem Knorpelskelete habe ich nichts bemerkt. Owen*) spricht von einer Insertion von je drei oder vier dieser Hornfäden an die peripherischen Knorpel der Flosse, und hält diese Fäden für die Homologa der Klauen und Nägel der höheren Wirbelthiere. Auch gegen diesen letzteren Ausspruch ist viel einzuwenden. Es spricht dagegen ihre schichtenweise Anordnung, sowie der gänzliche Mangel von Beziehungen zur Epidermis. Die Hornfäden der Haie sind völlig structurlos, insofern keine Formelemente in sie eingehen. Nur eine concentrische Streifung der Querschnittsfläche derselben (Vergl. Taf. VIII. Fig. 12. 13 h.) lässt auf eine Schichtung der sie zusammensetzenden Substanz schliessen, und deutet zugleich auf ihre Entstehung durch Abscheidung von Seite der sie umschliessenden Matrix**). Viel richtiger

*) Lectures on the comp. Anat. and Physiol. P. I. S. 128.

**) Auf der Oberfläche dieser Fäden bemerkt man eine feine Längsstreifung, die auf Querschnitten in einer feinen Zähnelung des Randes der Schnittfläche sich ausdrückt. Auch Längsspaltungen zeigen sie zuweilen (Taf. VIII. Fig. 13.) Gegen Säuren und Alkalien sind sie empfindlicher als Leydig (Lehrbuch der Histologie S. 162.) von ihnen angibt. Ich finde in dieser Beziehung das Verhalten der Fasern ganz ähnlich wie es Bruch angegeben (Zeitschr. für wiss. Zoologie Bd. XI. S. 168.), vermisste aber die Einschnürungen, die dort als wie von Spiralfasern gebildet, beschrieben worden sind. Untersucht habe ich die Fasern bei Galeus, Acanthias und Hexanchus. Leydig hält die Fasern für chitinisirtes Bindegewebe. Auch Bruch erklärt die sie zusammensetzende Substanz für Bindegewebe. Er sagt: „Sie erweisen sich demnach als eine höchst merkwürdige Art geformten Bindegewebes und entsprechen den Strahlen der Knochenfische, welche zwar knöchern, aber nie knorpelig auftreten.“ Gegen diese Auffassungen der chemischen, histiologischen und morphologischen Seite dieser Fasern ist vieles einzuwenden. Gegen Chitin spricht das Verhalten zu Alkalien und Säuren, wie es Bruch nachwies. Es könnte nur junge Chitinsubstanz, d. h. solche, die gerade den wesentlichen Charakter des Chitins noch nicht erlangt hat, damit verglichen werden. Dass ein dem Chitin nahe stehender Körper die Grundlage der Fasern abgibt, kann immerhin zugegeben werden. Was die histiologische Bedeutung angeht, so ist zu erwägen, dass keinerlei Zellgebilde oder Fortsätze von solchen innerhalb der „Hornfäden“ vorkommen, dass sie also kein Gewebe in histiologischem Sinne vorstellen, so wenig als andere abgesonderte Theile, in denen weder Zellen, noch Ausläufer von Zellen vorkommen, z. B. die Schalen von Mollusken u. s. w. Es gehören die Fasern vielmehr zu den Cuticularbildungen, die nur der Intercellularsubstanz des Bindegewebes vergleichbar sind. Insoferne die „Hornfäden“ endlich den „Flossenstrahlen der Knochenfische“ entsprechen sollen, so besteht allerdings in der Localität des Vorkommens und in der Art des ersten Auftretens jener Strahlen einige Aehnlichkeit. Der Unterschied wird aber dadurch gebildet, dass auch die stärksten jener Fäden keine sie durchsetzenden Canälchen aufweisen, und dass sie bei den Selachiern immer in mehrfachen Lagen, die stärksten zu innerst, die feineren nach aussen vorkommen (Vergl. Taf. VIII. Fig. 12. u. 13.), welche Schichtung bei den Knochenstrahlen niemals sich findet. Wenn die Hornfäden auch die Knochenstrahlen functionell ersetzende Gebilde sind, so bestehen beide Gebilde doch bis jetzt ohne alle Vermittelung, und die Hornfäden können als Vorläufer der knöchernen Radien betrachtet werden, welche schwinden, wenn

als jene von Owen gegebene Deutung ist das was Bruch in dieser Hinsicht geäussert hat, indem er sie mit den Strahlen des secundären Flossenskelets vergleicht.

Das gesammte Skelet der Brustflosse theile ich nach den drei Basalstücken in drei Abschnitte, und unterscheide ein Propterygium, Mesopterygium und Metapterygium, von denen jedes aus einem Basalstücke und den daransitzenden knorpeligen Radien besteht. Das Propterygium nimmt den vorderen äussern Abschnitt des Flossenskeletes ein, das Mesopterygium folgt darauf, und das Metapterygium bildet den hintern, inneren Abschnitt, wenn man sich die Flosse in horizontaler Lagerung denkt.

Bei den Notidaniden sind alle drei Abschnitte vorhanden, allein das Propterygium ist verkümmert, indem es nur durch ein Basalstück bei Heptanchus dargestellt wird (Taf. IX. Fig. 2. p.). Bei Hexanchus sitzt diesem noch ein besonderes Stückchen (Fig. 1. p′) an, welches als ein rudimentärer Strahl zu deuten ist. Das basale Mesopterygium (ms) ist in beiden Gattungen von ansehnlicher Breite und bildet mit den ihm angefügten Radien die Hälfte des Flossenskelets. Die Zahl der Radien beläuft sich auf elf. Sie sind je in drei bis zu sieben Stücken gegliedert, von denen einige der oberen Reihe paarweise verschmolzen sind. Bei Heptanchus zeigen die drei ersten Paare dieses Verhalten, bei Hexanchus das letzte Paar. Einzelne Folgen von Gliedern der Radien treten aus der Längsreihe in eine Anordnung von Querreihen zusammen, und zeigen so, wie Abschnitte von Längsreihen durch ungleichartige Verbreiterung zu sechsseitigen Platten die Einrichtung compliciren können. Es ist aber sowohl bei Hexanchus als Heptanchus nachweisbar (Vergl. Figg. 1. u. 2.), dass diese Platten nur modificirte Gliedstücke sind. Die beweisenden Uebergänge sind leicht zu finden, worüber die Abbildungen zu vergleichen sind. Am Metapterygium hat das Basalstück eine Gliederung in zwei Abschnitte erfahren. Ich sehe nämlich die zwei am medialen Rande der Basis vorhandenen Stücke als Theile eines einzigen an, denn bei allen übrigen Selachiern werden sie durch Ein Stück repräsentirt. Wie die Strahlen Längsgliederungen

---

die knöchernen Bildungen an ihre Stelle treten. — Bei den Teleostiern erhalten sich diese „Hornfäden“ nur in der „Fettflosse“, wo ihrer Joh. Müller (Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoïden S. 185.) als ungegliederter Fäden gedenkt, die aus zahlreichen feinen, mit einander verklebten Fasern bestehen. Ich habe sie bei Salmo und Pimelodus untersucht, und finde bei letzterm gleichfalls mehrfache Lagen derselben. Bei Behandlung mit Alkalien quellen sie rascher auf, als die Hornfäden der Selachier, mit denen sie von Leydig gewiss mit Recht zusammengestellt wurden. Das Vorkommen solcher Fäden bei Teleostiern weist auf Zustände, die mit Selachiern verwandt sind, und ist um so wichtiger, als die Fettflosse gerade in der Abtheilung der Physostomi sich findet, die auch durch die übrige Organisation am wenigsten weit von einem den Knochenfischen gemeinsamen Ausgangspuncte sich entfernt haben.

eingehen können, so scheint das hier auch für die Basalstücke sich zu treffen. Am lateralen Rande und am distalen Ende trägt das verbreiterte Basale des Metapterygium bei Hexanchus 15, bei Heptanchus 16 Strahlen, die in 2—5 Stücke gegliedert sind. Die Bildung von Platten kommt an diesem Abschnitte nicht mehr vor. Dagegen findet sich wieder die Ordnung in Querreihen und die dichotomische Theilung von Radien. Die letztere ist namentlich am medialen Abschnitte entwickelt. Ein breiteres Stück trägt immer zwei schmalere. Es kommt dabei eine Bildung zum Vorschein, die sich so ausnimmt, als ob die Beziehung des basalen Metapterygium zu den Radien durch seinem Ende angefügte Stücke (mt′) sich fortsetze. Die Vergleichung von Hexanchus mit Heptanchus ist in dieser Hinsicht sehr instructiv. Bei Heptanchus sind am Ende des Basale drei in je zwei Strahlen auslaufende Stücke vorhanden, davon das mittelste sich zwischen die beiden andern zugespitzt einschiebt. Alle drei erscheinen als Anhänge des Basale. Bei Hexanchus ist das mittlere nicht nur in diesem Zustande, sondern schiebt sich in eine Einbuchtung des medialen am Basale sitzenden Gliedes, ist also in Abhängigkeit von diesem, welches damit zu einem strahltragenden Stücke wird. Da dieses Verhalten bei andern Selachiern noch mehr ausgeprägt ist, so muss hier, wo sich die Anfänge zeigen, davon Notiz genommen werden.

Bei Acanthias*) sind wieder die drei Abschnitte der Flosse entwickelt. Das Basalstück des Mesopterygium bildet eine Pfanne für den Gelenkkopf des Schultergürtels. Das basale Propterygium ist an einer Leiste des Schulterknorpels befestigt. Das Metapterygium besitzt nur ganz geringe Beziehungen zum Schultergelenke. Am Propterygium ist nur Ein Radius vorhanden. Am Mesopterygium finden sich sechs Strahlen am Basale, wozu noch vier kommen, die an einem diesem angefügten Randstücke (Fig. 4. mt′) sitzen. Ein drittes, dem vorigen angefügtes Stück trägt wieder einige Strahlenrudimente. Die meisten Strahlen sind dreigliederig, einige zweigliederig, andere ungegliedert. Die Gliederung bildet schräge Querreihen.

In der Form der Basalia stimmt Heterodontus (Fig. 3.) mit Acanthias überein. Das Propterygium fehlt gänzlich. Meso- und Metapterygium sind ansehnliche Stücke. Das letztere nimmt keinen Theil an der Verbindung mit dem Schultergürtel. Eine Anzahl von Radien des Mesopterygium sind in breite polygonale Platten umgewandelt. Es ist ersichtlich, dass eine dieser Platten aus den Gliedern dreier Radien zusammengesetzt ist. Es kommen so diesem Abschnitte mindestens sieben Radien zu. Das Metapterygium trägt acht Radien, davon die proximalen Stücke von drei Paaren verschmolzen sind. Einige Radien sind peripherisch ge-

*) Eine Abbildung hat Owen, Lectures P. I. S. 128. gegeben; sie ist nicht ganz genau; richtiger ist die Molin von gelieferte (l. c. Tab. III. Fig. 6.).

theilt, so dass fünfzehn Endstücke dem Metapterygium zukommen, eine Zahl, die an die Verhältnisse der Notidaniden sich anfügt.

Bei Carcharias (Fig. 5.) sind die drei Basalstücke vorhanden, das dritte ist wie bei Galeus (Fig. 6.) sehr lang. In beiden Gattungen ist Pro- und Mesopterygium nur wenig entwickelt, und der grösste Theil der Strahlen sitzt am lateralen Rande des Basalstücks vom Metapterygium. Die Strahlen des Meso- und Metapterygium sind bei Carcharias (C. glaucus), wie bei Galeus, dreigliederig, bei ersterer Gattung ist das distale Glied von ausserordentlicher Länge. Aehnlich verhält sich Alopias und Carcharias Milberti nach Molin. Hier trifft sich noch eine Verbreiterung der Enden dieser Glieder. Verschmelzungen von Gliedstücken zu breiten Platten sind wie bei Heterodontus nur am Vorderrande der Flosse vorhanden. Im Metapterygium setzt sich das Basale in ein radientragendes Randstück fort (Fig. 5. 6. mt').

Die Bedeutung, welche das Metapterygium in den letzt aufgeführten Fällen gewonnen hat, findet sich auch noch bei den Scyllien. Das Metapterygium ist bei Pristiurus ähnlich wie bei Carcharias und Galeus mit einem langen Basalstücke versehen, dem sich ein zweites Randstück (Fig 7. mt') anfügt. Beide tragen Radien, die ersten sind dreigliedrig, dann folgen zweigliedrige, und ungegliederte schliessen ab. Die Radien des Propterygiums sind in Platten verschmolzen, ebenso bei Scyllium (Fig. 8. p.) und in beiden Gattungen sind auch einige der proximalen Glieder des Mesopterygiums in eine grosse, bei Scyllium noch theilweise (am distalen Rande) getrennte Platte eingegangen. Auch die peripherischen Stücke des Mesopterygiums stellen hier Platten vor.

Das Flossenskelet der Musteli ist nur wenig von dem der Scyllien verschieden.

Die Reduction des Pro- und Mesopterygium, wie sie durch geringe Grösse der betreffenden Basalia, durch Verschmelzung von Radiengliedern in Platten bei Scyllium und Pristiurus ausgedrückt war, verleiht dem Metapterygium ein Uebergewicht in der Flosse. Dadurch wird der Uebergang vermittelt zu dem Flossenskelete von Scymnus (Fig. 9.), das nur durch das Metapterygium der übrigen Haie gebildet wird. Es besteht nur Ein Basale, in Form dem des Metapterygiums der Notidaniden gleich. Es kann nicht aus einer Verschmelzung mehrerer Basalia abgeleitet werden, denn diese Erscheinung ist erstlich nirgends beobachtet, und zweitens ist dafür auch bei Scymnus keine leitende Spur vorhanden. Dies einzige Basale trägt zwölf Radien, deren proximale Glieder theilweise verschmolzen sind. Fünf Radien sind noch an einem besonderen Randstücke befestigt.

Wie bei Scymnus eine Schwankung des Baues nach einem Extrem sich macht, so trifft man einen Uebergang in ein anderes Extrem durch die Entwickelung des Pro- und Mesopterygiums bei Squatina (Fig. 10.). Pro- und Mesoptery-

gium besitzen eine grössere Anzahl von Radien an den Basalstücken. Einige Glieder der Radien des Propterygium und Mesopterygium sind in eine Platte verschmolzen, aber dennoch trägt das Basalstück des letzteren noch zwölf einzelne Radien. Das Metapterygium ist aber auch hier noch der ansehnlichste Theilder Flosse. Das lange und breite Basale setzt sich in eine Reihe von allmählich kleiner werdenden und gleichfalls Radien tragenden Stücken fort (Vergl. Fig. 10. mt'), so dass der mediale Rand dieses Abschnittes im Ganzen von 9 einzelnen Stücken eingenommen wird. Das nähere Verhalten dieses durch fortgesetzte Dichotomie der Gliedstücke ausgezeichneten Endtheiles des Metapterygium ist aus der Abbildung zu ersehen*).

Durch die Ausdehnung des Propterygiums nach vorne, sowie des Metapterygiums nach hinten, bildet Squatina eine Uebergangsform zu den Rochen. Die drei Basalstücke sind auch in der Brustflosse dieser Abtheilung nachweisbar. Das Basale des Propterygiums ist am kürzesten bei Torpedo (Fig. 12.)**); ihm folgen aber vier nicht unansehnliche, am Aussenrande gleichfalls Radien tragende Randstücke, die bei Rhinobatus, Trygon, Raja und Myliobates bei ansehnlich verlängertem Basale kürzer sind.

Das Mesopterygium bildet den unansehnlichsten Abschnitt des Flossenskeletes der Rochen. Sein Basale ist bei Torpedo schmal und schwach nach vorne gekrümmt, bei den anderen erwähnten Gattungen etwas verbreitert. Am Metapterygium, das bei Torpedo und noch mehr bei Narcine***) einen verhältnissmässig kleinen Theil der Flosse darstellt, folgt auf das Basale eine bei den einzelnen Gattungen verschiedene Anzahl von Randstücken, die immer in einen durch Dichotomie ausgezeichneten Endabschnitt übergehen. Es ist dieses Verhalten zwar auch am Ende der übrigen Radien wahrzunehmen, aber an besagter Stelle ist die Einrichtung durch das Vorkommen kürzerer Stücke ausgezeichnet, die ähnlich wie bei Squatina sich darstellen.

In dem Verhalten der Flosse zum Schultergürtel tritt bei Rhinobatus, Raja und Myliobates eine Eigenthümlichkeit auf, indem hier die Basalia nicht mehr die einzigen Verbindungsstücke darstellen. Das Basale des Meso- und Metapterygium

*) Von Molin ist dieser und auch der Vordertheil der Flosse wenig richtig dargestellt (Op. cit. Tab. IX. Fig. 1).

**) Zu vergleichen ist auch die von Mettenheimer gegebene Abbildung (Op. cit. Tab. II. Fig. 14.).

***) Nach Henle (Ueber Narcine, eine neue Gattung nicht elektrischer Rochen. Berlin, 1834. Taf. IV. Fig. 1). Die ausserordentlich geringe Entwickelung des Metapterygiums kann hier damit in Zusammenhang gebracht werden, dass der gelenktragende Theil des Schultergürtels sich sehr weit nach hinten erstreckt.

sind auseinander gerückt, und lassen so eine Anzahl von Radien direct mit dem Schultergürtel sich verbinden. Es ist nicht ganz bestimmt zu sagen, ob diese Einrichtung durch eine Verkürzung eines der diese Lücke in der Reihe der Basalia begrenzenden Stücke zu Stande kam, oder als die Folge einer Streckung der Articulationsstelle des Schultergürtels anzusehen ist. Die Vergleichung dieser Stelle aus den aufgeführten Gattungen zeigt sie beträchtlich länger als in jenen Fällen, wo nur die drei Basalia in das Schultergelenk eingehen. Das möchte für die letztere Annahme sprechen. Da die Ausdehnung der Articulationslinie nach hinten zu stattfindet, wie aus der Untersuchung des Schultergürtels hervorging, so werden die in die Basalreihe eingetretenen Radien dem Metapterygium zugehören. Das Basale des letztern ist das weiter nach hinten gerückte Stück (Vergl. Trygon Fig. 11. und Raja Fig. 13.). Bei Rhinobatus und Raja (Fig. 13.) finde ich vier bis fünf Radien zwischen dem Basale des Mesopterygium und jenem des Metapterygium vortreten. Bei Myliobates (Fig. 14.) geht aus demselben Verhalten eine Modification hervor. Nach dem Basale des Mesopterygium tritt ein Radius in die Articulationslinie vor, darauf folgt ein plattes viereckiges Knorpelstück, welches vier Radien trägt, dann ein ähnliches breiteres mit fünf bis sechs Radien, und erst an dieses schliesst sich das Basale des Metapterygium an. Es sind also hier gegen 11 Radien vorhanden, die keinem der drei typischen Basalstücke verbunden sind. Die anscheinende Vermehrung der Basalia von drei auf fünf darf nicht durch das Auftreten absolut neuer Theile erklärt werden, denn jene zwei überzähligen Stücke sind offenbar nichts anderes, als mit einander verschmolzene Gliedstücke von Radien. Bei den Haien ist die Verschmelzung von solchen Radialgliedern in der ersten Reihe keine Seltenheit, sie lässt sich in allen Stadien beobachten, wie eine Beachtung und Vergleichung der von mir gegebenen Abbildungen in den Figg. 1, 2, 3, 7, 8, 9 lehren mag. Auch bei Myliobates erkennt man noch am zweiten Stücke deutlich, dass es aus der Quere nach verbundenen Radialgliedern besteht. Es ist also das Verhalten bei Myliobates auf das von Rhinobatus und Raja zurückführbar, und eine Differenz beruht nur darauf, dass zwischen den Basalien des Meso- und Metapterygium eine grössere Anzahl von Radien zum Schultergürtel hervortritt, und dass von diesen eine Anzahl von Gliedern in zwei Platten verschmelzen. Diese Platten sind aber eben durch ihre Abstammung den Basalien fremd, und können nur functionell mit ihnen verglichen werden.

In der Thatsache, dass auch peripherische Elemente wie die Radien in die Basalreihe eintreten, und so dem Schultergürtel sich unmittelbar verbinden können, liegt das Fundament für die Erklärung der Brustflosse der Teleostier, wie von den Ganoïden aus nachgewiesen werden soll.

Chimären.

Das Knorpelskelet der Brustflosse wird gewöhnlich dem der Selachier ähnlich angegeben*). Nach Stannius**) sollen nur zwei Basalstücke vorkommen, indem dem Schultergürtel „nur zwei ossa carpi" unmittelbar eingelenkt sind. Das ist auch richtig, allein es bestehen dennoch die drei Basalien der Selachier, und zwar in einem schon bei diesen angebahnten Lagerungsverhältnisse. Das Propterygium wird nur durch das Basalstück repräsentirt (Taf. IX. Fig. 15. p.). Es bildet den grösseren Theil der Articulationsfläche gegen den Schultergürtel und legt sich so über den ganzen medialen Rand des Basale der Mesopterygiums und über einen Theil des Basale des Metapterygiums, so dass nur das letztere noch zur Gelenkverbindung gelangt. Das Basale (Fig. 15. ms.) des Mesopterygium, welches somit von dem Schultergelenke ausgeschlossen ist, trägt nur zwei Radien. Der bei weitem grösste Theil des Flossenskelets wird somit nur vom Metapterygium gebildet, dessen Basalstück sich jenem von Carcharias und Galeus ähnlich verhält (Vergl. Figg. 5. und 6.). Es trägt drei- bis fünffach gegliederte, peripherisch ähnlich wie bei den Scyllien verbreiterte Radien, deren proximale Glieder gleichfalls Verschmelzungen aufweisen. So sind die proximalen Glieder der ersten fünf Radien in Ein Stück verschmolzen, dem folgen drei Stücke, die aus je zwei Gliedern bestehen. Das Ende des Metapterygium zeigt sich gleichfalls im Anschluss an die Haie.

Nachdem der grösste Theil der Flosse nur in den für die vorliegenden Untersuchungen nicht verwerthbaren Einzelheiten der Radienfügung von jener der Haie abweicht, diese Verschiedenheiten aber nicht beträchtlicher sind, als die innerhalb der Haie selbst stattfindenden, so wird durch die Lagerung der Basalia die wichtigste Differenz gebildet. Aber auch diese gleicht sich aus durch die Beachtung des ersten Basale bei den Notidaniden. Hier (Fig. 1. u. 2.) bildet es nur einen kleinen Theil des lateralen Randes des Flossenskelets, indem es sich quer vor das Basale des Mesopterygiums hinlagert. Wenn diese Beziehung noch weiter entwickelt wäre, so würde sie unmittelbar in das Verhalten bei Chimära hinüberleiten, indem das genannte Basale das Mesopterygium von dem Schultergelenk vollständig ausschliessen würde.

Das Flossenskelet von Chimaera zeigt somit auch durch das letztberücksichtigte Verhalten viel eher eine Annäherung an den Bau der Haiflosse, als eine Ent-

---

*) Die von Rosenthal (Ichthyotomische Tafeln. 2. Auflage. Berlin, 1839. Taf. 27.) gegebene Darstellung scheint nach einem trockenen Präparate gefertigt zu sein, und entspricht sehr wenig der Natur.

**) Zootomie der Fische. S. 89.

fernung von derselben; aber als Eigenthümlichkeit muss ihm der Umstand zuerkannt werden, dass es eine Reihe von Verhältnissen in sich vereinigt, die bei den Selachiern auf verschiedene Gattungen vertheilt sind.

Dipnoï.

Durch Bischoff, Owen und Hyrtl ist die Brustflosse der Dipnoï als ein einfacher, gegliederter Knorpelfaden kund geworden, dessen erstes Glied nach Bischoff eine von den übrigen abweichende Gestalt besitzt. Eine wesentliche Erweiterung dieser Angaben lieferte Peters*) (für Rhinocryptis), indem er an dem gegliederten Knorpelfaden noch eine Längsreihe kleiner Knorpelchen nachwies, über denen noch feine Fäden, den „Hornfäden" der Haie ähnlich, vorkommen. Durch diese Anhänge des Knorpelfadens wird der von ihm ausgehende hautartige Saum gestützt.

Eine Vergleichung dieser gemeinhin als Verkümmerung der Brustflosse aufgefassten Bildung ist nur insoweit ausgesprochen worden, als man die ganze Flosse als einen einzigen Strahl ansah**). Als Flossenstrahlen sind aber die verschiedensten Theile bezeichnet worden, wie bei den Ganoïden erörtert wird. Da durch die knorpelige Beschaffenheit des Hauptfadens wie der secundären Anhänge zunächst die Vergleichung mit den knöchernen Strahlen der Ganoïden und Teleostier ausgeschlossen bleiben muss, so werden nur die „Knorpelstrahlen" der Selachier in Betracht kommen können. Diese bestehen nun zwar gleichfalls häufig aus einer grösseren Anzahl von Gliedern, zeigen aber niemals einen Besatz von secundären Knorpelstückchen, denn die besonders an den Strahlen der Rochenflosse häufige Dichotomie kann gewiss nicht hieher bezogen werden.

Indem man das Wesentliche im Flossenbaue der Dipnoï in der Aufeinanderfolge von Knorpelstücken erkennt, denen seitlich kleinere, stäbchenförmige Knorpelchen ansitzen, wird man von der Vergleichung mit den Radien der Selachierflosse absehen müssen. Man findet aber jene Einrichtung dennoch in der Selachierflosse gegeben und zwar in der Verlängerung der Basalstücke und der daran sich fügenden Randstücke des Pro- oder des Metapterygium.

Die Richtung des Knorpelfadens der Dipnoï wird auf das Metapterygium führen. Wenn man das Basale dieses Abschnittes z. B. bei Myliobates (Vergl.

---

*) Archiv f. Anatomie und Physiol. 1845. S. 2.

**) Owen, der bekanntlich den Extremitätengürtel als Homologon der unteren Bogenbildungen des Armskeletes betrachtet, findet hier die elementarste Form der typischen Anhänge (diverging appendage) jener Bogen, wobei freilich von den durch Peters entdeckten Knorpelstrahlen keine Notiz genommen wird. (On the nature of limbs. London, 1849. S. 65)

Fig. 14. mt.) in eine grössere Anzahl kleinerer Knorpelstückchen gegliedert sich vorstellt, unter Vermehrung der es nach hinten zu fortsetzenden Randstücke (mt'), so erhält man den gegliederten Knorpelfaden der Dipnoïflosse. Die von Peters aufgefundenen secundären Knorpelchen werden dann den Radien entsprechen, oder vielmehr der ersten Gliedreihe derselben, während die übrigen bei den Rochen vielfach vorhandenen Glieder hier verkümmert sind. So ist es möglich, zu einer Einsicht in den morphologischen Werth der sonst ganz unverständlichen Flossenbildung zu gelangen. Ob nur das erste Stück einem Basale entspricht, und alle folgenden aus einer Vermehrung der bei den Haien nur in geringer Anzahl, bei den Rochen schon reichlicher vorhandenen Randstücke abzuleiten sind, ist nicht zu entscheiden, denn die bei den Notidaniden vorhandene Theilung des Basale, die für erstere Annahme sprechen könnte, wird durch die gleichfalls zu beobachtende Verkürzung des Basale (bei Torpedo), dann durch das Vorkommen einer beträchtlichen Vermehrung der terminalen Randstücke (bei Myliobates) aufgewogen. Es scheint mir auch hierauf viel weniger anzukommen, als auf die Vergleichung mit dem ganzen Metapterygium, die nicht beanstandet werden kann.

Wenn man beachtet hat, wie gerade dieser Abschnitt des Flossenskelets bei Selachiern und Chimären durch eine grössere Formbeständigkeit sich auszeichnet, ferner bei der Mehrzahl der Haie und bei Chimaera den Haupttheil der Flosse bildet, bei Scymnus sogar ausschliesslich, so wird man die gegebene Deutung gewiss für begründet halten, und dem Flossenskelet der Dipnoï eine engere, und zwar ganz bestimmte Beziehung zum Skelete der Selachierflosse zugestehen. Dabei ist das Vorkommen von den „Hornfäden" der Haie ähnlichen Gebilden gleichfalls mit in Anschlag zu bringen.

Ganoïden.

Die Theile, welche in dieser Abtheilung die Brustflosse zusammensetzen, bestehen theils aus knorpeligen Stücken, welche ganz oder theilweise verknöchern, theils werden sie aus knöchernen, niemals knorpelig vorgebildeten Stücken zusammengesetzt. Die letzteren stellen die sogenannten „Strahlen" der Flosse vor. Es ist das Verdienst von Bruch*) bei der ähnlich zusammengesetzten Teleostierflosse zuerst hervorgehoben zu haben, dass beiderlei Skelettheile scharf geschieden werden müssen, indem nur die ersteren mit dem Extremitätenskelet der Wirbelthiere (nach Bruch mit dem Skelete der Hand) vergleichbar seien, während die letzteren Hautknochen vorstellten. Diese Auffassung hat auch auf die Ganoïden ihre Anwendung, und ich folge Bruch, indem ich auch hier ein primäres und secundäres Flossen-

*) Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XI.

skelet unterscheide, nicht aber in der Vergleichung der Theile, in der ich zu ganz anderen Resultaten geführt werde.

Von allen Ganoïden findet sich bei Polypterus in dem Vorhandensein aller drei Abschnitte der Selachierflosse eine engere Beziehung zu jenen. Wie durch Agassiz, Joh. Müller und Mettenheimer bekannt ist, fügt sich die Brustflosse mit zwei wie Röhrenknochen gestalteten Stücken an den Schultergürtel. Diese zwei an den Enden noch knorpeligen Knochen fassen eine dreieckige Knorpelplatte, in der eine rundliche Ossification sich findet, zwischen sich. Es sind die drei Carpusstücke der Autoren. Joh. Müller*) betrachtete sie als Mittelhandknochen, und verlegte den Carpus in den Schultergürtel. Ich vergleiche diese Stücke den Basalien der Selachier und der Chimaera, und unterscheide sie mit dem darangefügten Abschnitte von Radien als Pro-, Meso- und Metapterygium (Taf. VIII. Fig. 6.). Eine Eigenthümlichkeit ist die ansehnliche Entwickelung des Mesopterygium.

Das Basale dieses Abschnittes theilt die Ausschliessung vom Gelenke, indem das erste und dritte Basale sich vor ihm vereinigen, mit der Flosse von Chimaera. Sein breiter Rand trägt 16 Radien, die nur an den Enden knorpelig sind und sich ähnlich den Radiengliedern der Rochen gestaltet zeigen. Am distalen Ende dieser Reihe von Radiengliedern folgt eine Reihe von kleinen Knorpelchen (Taf. VIII. Fig. 6 r'), welche zahlreicher sind als die Glieder der ersten Reihe, somit, wenigstens theilweise, nach der Erscheinung der Dichotomie beurtheilt werden müssen. Diese zweite Reihe wird vom secundären Flossenskelete bedeckt und ist den früheren Untersuchern entgangen. Am Propterygium folgt auf das Basale nur ein einziges längeres Knorpelstück, und ebenso verhält sich das Metapterygium. Dagegen kommt letzterem noch ein Radius zu, der mit denen des Mesopterygium in einer Reihe liegt, und gleichfalls ein zweites Glied trägt.

Die übrigen Ganoïden schliessen sich sämmtlich enger aneinander, als an Polypterus, lassen jedoch, von den Stören her, ihr Flossenskelet gleichfalls aus dem der Selachier erklären**).

Bei Accipenser ist das primäre Flossenskelet nächst Polypterus am reichsten entwickelt. Was Mettenheimer von A. ruthenus vorgeführt hat, ist nur ein kleiner Theil von den Stücken, die ich bei A. sturio finde. Es articuliren hier fünf Knorpelstücke mit dem Schultergürtel. Das mediane Stück (Taf. VIII. Fig. 2. mt.) verbreitert sich und trägt zwei gegliederte und dichotomirte Radien. Es schliesst

*) Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoïden. S. 210.

**) Die bedeutende Differenz im Baue des Flossenskelets der Ganoïdei holostei entspricht vollständig der auch an andern Skelettheilen, wie z. B. am Schädel sich zeigenden Verschiedenheit, und bekräftigt die bereits von Joh. Müller ausgesprochene Ansicht, dass in jener Abtheilung der Ganoïden sehr weit von einander sich entfernende Formen vereinigt sind.

ab mit einem wiederum zwei gegliederte Stücke tragenden Randstücke (mt'). Im Ganzen besteht dieser Abschnitt aus 14 discreten Knorpeln. Das zweite, dritte und vierte Stück ist schmaler als das vorerwähnte. Das eine ist einmal einfach und einmal dichotomisch gegliedert, das andere (3) zweimal einfach, und das dritte (4) einmal. Das fünfte Stück (5) der Flossenbasis ist an seinem Gelenkende das breiteste, es verjüngt sich rasch in die Flosse hinein, und trägt an schräger Endfläche ein anderes Stück. Es wird vom knöchernen Randstrahl (R) der Flosse (dem fünften Finger nach Mettenheimer) umschlossen, so dass nur die knorpelige Basalfläche und die dem vierten Knorpelstücke zugekehrte Seite von Knochen frei ist. Der knöcherne Randstrahl verhält sich zu dem fünften Knorpelstücke der Flossenbasis wie ein Deckknochen, und tritt dadurch in directe Beziehung zum Schultergürtel, während die übrigen Knochenstrahlen keine solchen Verbindungen mit den Knorpeln der Flosse eingehen, und ihr Verhältniss als reine Hautknochen fortbestehen lassen.

Bei der Vergleichung des knorpeligen Theils der Flosse von Accipenser mit der Selachierflosse tritt zunächst hervor, dass eine grössere Zahl von Knorpeln, als dort die Regel ist, die Verbindung mit dem Schultergürtel vermittelt. An der Stelle der drei Basalien, die bei Selachiern und noch bei Polypterus sich finden, trifft man beim Stör fünf Stücke. Von diesen kann aber nur in Einem der Charakter eines Basale wieder erkannt werden. Es ist dieses das am Innenrand der Flosse liegende in Figur 2. mit mt bezeichnete Stück, in welchem man das dritte Basale erkennen wird. Es wird also mit dem ganzen darangefügten Abschnitt des Flossenskelets dem Metapterygium der Selachier entsprechen. Das Basale ist zwar viel kleiner als selbst bei den Haien, allein seine Verbindung mit gegliederten Radien und das nähere Verhalten dieser letzteren stellt die Vergleichung sicher. Ich verweise auf die Flosse der Notidaniden, besonders auf jene von Hexanchus (Taf. IX. Fig. 1.), an welcher das Metapterygium ein ganz ähnliches Verhalten bietet. Die geringere Ausdehnung des Basale, die sehr geminderte Zahl und Länge der Radien des Metapterygium beim Stör weisen nur auf eine Reduction im Verhältnisse zu den Selachiern, nicht aber darauf, dass etwas principiell Neues vorhanden sei. Zudem sind Zahl- und Volumverhältnisse der Einzelstücke auch in der Selachierflosse sehr mannichfaltigen Schwankungen unterworfen, ohne dass deshalb die Uebereinstimmung des Baues zu verkennen wäre. Von den folgenden drei Knorpeln ist keiner mehr einem Basalstück der Selachier vergleichbar. Sie verhalten sich vielmehr sämmtlich als Radien, und müssen den Radien verglichen werden, welche bei Rochen (Raja, Rhinobatus) unmittelbar zum Schultergelenke treten. Es combiniren sich also hier Zustände, die bei den Selachiern auf zwei verschiedene Abtheilungen vertheiltsind. Was das vom äusseren Knochenstrahl umschlossene Stück angeht.

so könnte es, ungeachtet seines grösseren Dickedurchmessers, gleichfalls als Radius erscheinen, und es würde der Störflosse demnach das ganze Pro- und Mesopterygium abgehen, da die selbständig zum Schultergürtel gelangenden Radien dem Metapterygium zugehören. Ich glaube aber dennoch, in jenem fünften Knorpel (Fig. 2. ms.) ein Basale und zwar jenes des Mesopterygium der Selachier nachweisen zu können. Das ihm ansitzende terminale Knorpelstück erscheint nämlich nicht als eine einfache Abgliederung, sondern verbindet sich schräg mit ihm. Es ist hier eine auffallende Verschiedenheit von den Verbindungen der Glieder der andern Stücke (2—4). Wenn auch dadurch der Werth dieser Theile noch zweifelhaft bleiben mag, so wird bei Polyodon die gegebene Deutung zur Gewissheit, wie weiter unten dargestellt werden soll. Bei Accipenser rhynchaeus (Fig. 3.) stimmen die Zahlenverhältnisse der in der Flossenbasis liegenden Knorpel mit A. Sturio überein. Das Metapterygium (mt.) zeigt sich in einem anderen Verhalten; das Basale trägt vier Radien, von deren Ende kleinere Knorpelchen abgegliedert sind, und endigt selbst mit vier Knorpelstücken. Im Zusammenhalte mit der bei A. Sturio nachgewiesenen Anordnung treten die Vergleichungspuncte des Metapterygium der Sturionen und Selachier noch schärfer hervor. Die folgenden drei Stücke (2—4) sind wieder Radien wie bei A. Sturio. Es sind ihren Enden nur einfache Knorpelchen abgegliedert. Das fünfte Stück (ms.) der Basalreihe ist ebenfalls von starkem Knochenstrahl umschlossen, und trägt wieder ein Radienrudiment.

Die Basalreihe von Polyodon (Fig. 4.) weist nur vier Stücke auf. Das Metapterygium ist auch hier unterscheidbar, dann folgen zwei Radien, und darauf das Basale (ms.) des Mesopterygium, das hier noch ansehnlicher ist, als bei Accipenser. Es gibt sich zugleich hier auf's deutlichste zu erkennen, dass am Mesopterygium (Fig. 4. ms.) ein Radius vorhanden ist, eben jener Knorpel (r), der bei Accipenser leicht als eine blosse Abgliederung eines Radius genommen werden könnte. Dieser fügt sich hier nicht an's Ende, sondern an den medialen Rand des genannten Basale, und zeigt bei einer Vergleichung mit Accipenser, dass die dort vorhandene schräge Verbindungsebene nicht bedeutungslos ist.

Wenn man sich das Flossenskelet der Ganoïdei chondrostei aus dem der Selachier erklärt hat, ist es nicht schwer, auch das von Amia und Lepidosteus zu verstehen. Bei Amia (Fig. 7.) besteht es aus einem, mit breiter Basalkante dem Schultergürtel angehefteten Knorpel (mt.), der zugespitzt ausläuft, und am Ende drei kleine Knorpelchen trägt, während sein lateraler Rand sich mit sechs wie Röhrenknochen gestalteten Stücken verbindet. Diese sind nur an beiden Enden noch knorpelig. Ihre Mittelstücke sind ossificirt. Jedes dieser Stücke, die um so kürzer werden, je weiter sie nach hinten an dem grösseren Knorpel (mt.) sitzen, ist am distalen Ende mit 1—2 kleinen Knorpeln verbunden. Ich erkenne in diesem, bei weitem

den grössten Theil des Flossenskelets bildenden Theile wieder das Metapterygium. Der Knorpel stellt das Basale vor, die ihm ansitzenden Knochen sind Radien. Der nächste Theil in der Basalreihe wird von Einem Radius gebildet, der denen am Basale des Metapterygium sitzenden gleichgestaltet ist, und an den sich der äussere Knochenstrahl (R) des secundären Brustflossenskelets anschliesst. Der letztere articulirt mit einer knorpeligen Oberfläche nicht nur am Schultergürtel, sondern lehnt sich auch an den freien Radius an. Der Knorpel ist auf dem Durchschnitte des Strahls noch eine Strecke weit in den Knochen verfolgbar. Da aber der knöcherne Strahl selbst als ein Hautknochengebilde anzusehen ist, dem ursprünglich kein Knorpel zukommt, wie auch die übrigen Knochenstrahlen der Flosse an ihren Basen keinen Knorpel besitzen, so wird der Knorpel des ersten Knochenstrahls dem primären Flossenskelete angehören, und das ganze Verhalten aus den bei den Stören nachgewiesenen Thatsachen zu erklären sein. Demzufolge ist hier ein aus dem primären Flossenskelete hervorgegangenes Stück mit einem Hautstrahle verschmolzen, und dadurch wird letzterer mit dem Schultergürtel in unmittelbare Verbindung gebracht. Es dürfte hier die Frage entstehen, ob jener Knorpel wie bei den Stören, oder noch bestimmter bei Polyodon, dem Basale des Mesopterygium gleichzusetzen sei, oder ob er nur einen einfachen Radius vorstelle. Da hier zwischen jenem Stücke und dem basalen Knochenstrahle nur Ein Radius liegt, so erhält die letztere Ansicht grösseres Gewicht. Das wird aber dadurch aufgehoben, dass aus der Vergleichung von Acipenser mit Polyodon hervorgeht, wie die beiden Randstücke der Flossenbasis — das Basale des Meso- und Metapterygium — das constante, die dazwischen gelagerten, zum Schultergürtel tretenden Radien dagegen das schwankende in der Gesammteinrichtung vorstellen. Bei Accipenser treten drei, bei Polyodon nur zwei Radien in die Flossenbasis ein. Es wird also, indem auch hier bei Amia das Veränderliche in der Zahl der in die Basis gelangenden primären Radien vorausgesetzt werden darf, das vom Knochenstrahl absorbirte Stück dem von Acipenser und Polyodon entsprechen, und somit mit dem Basalstücke des Mesopterygium vergleichbar sein.

Im Flossenskelete von Lepidosteus (Fig. 5.) sind die sämmtlichen grösseren Stücke ossificirt und nur an ihren Enden knorpelig. Es lassen sich die einzelnen Theile genau auf die bei den Stören gefundenen Verhältnisse zurückführen, indem wieder fünf Stücke in der Flossenbasis zu finden sind. Das am Innenrande der Flosse liegende entspricht wieder dem Metapterygium, indem einem dem Basale homologen Stücke zwei Radien angefügt sind. Einer davon ist sogar mit ihm verwachsen. Sowohl das Basale (Fig. 5. mt.) des Metapterygium, als die beiden ihm zugehörigen Radii, tragen an ihren distalen Enden kleine Knorpelchen, und ebenso verhalten sich drei in die Flossenbasis eingetretene Radienstücke (2, 3, 4.).

Der laterale Theil der Flossenbasis wird wieder von einem starken Knochenstrahl gebildet, der ein Knorpelstück in sich aufgenommen hat und mit diesem einen starken Gelenkkopf bildet. Indem an dem medialen Rande dieses mit dem Hautstrahle (R) verbundenen Knorpels, ganz ähnlich wie bei Polyodon (Vergl. Fig. 4. r.), ein zweites Knorpelstück sich findet, verlangt dieses Verhältniss die gleiche Beurtheilung wie dort, und muss also wieder auf das Rudiment eines Mesopterygium gedeutet werden. Der in den Knochenstrahl aufgenommene Knorpel repräsentirt das Basale, der zweite Knorpel einen Radius des Mesopterygium.

Das Skelet der Brustflosse der Ganoïden tritt dem Geschilderten zufolge in zwei Hauptmodificationen auf, die sich beide aus der Selachierflosse ableiten.

1) Es bestehen die drei bei den Selachiern unterschiedenen Abschnitte mit drei Basalien, von denen aber nur zwei ins Schultergelenk treten. Der Haupttheil des Flossenskeletes wird vom Mesopterygium gebildet. Polypterus.

2) Es fehlt das ganze Propterygium. Vom Mesopterygium besteht nur das rudimentär gewordene Basale, nebst einem (bei Amia fehlenden) Radienrudimente. Den Haupttheil des Flossenskeletes bildet das Metapterygium. Dessen Basale, 1—3 freie Radien und das Rudiment des Basale vom Mesopterygium gehen ins Schultergelenk ein; Polyodon, Accipenser, Amia, Lepidosteus. Der den Aussenrand der Flosse bildende Knochenstrahl verbindet sich mit dem Basale des Mesopterygium, und dadurch gelangt er zur Articulation mit dem Schultergürtel, wovon die übrigen secundären Strahlen ausgeschlossen sind. Accipenser, Amia, Lepidosteus.

In den basalen Abschnitt des Brustflossenskelets treten bei der zweiten Abtheilung der Ganoïden Theile sehr verschiedenen Werthes ein. Nur zwei Stücke von der bis auf fünf sich erhebenden Anzahl sind ursprüngliche Basalia (bei den Selachiern), — 1 bis 3 zwischen diese eingeschaltete sind nur frei gewordene Radien des Metapterygium, Radien, die bei den Haien nie mit dem Schultergürtel articuliren, dagegen bei den Rochen zwischen dem Basale des Meso- und Metapterygium hervortreten. Endlich kommt noch ein Element des secundären Flossenskelets hinzu, durch die erwähnte Verbindung des Knochenstrahls mit einem knorpeligen Basale.

Die Verschiedenartigkeit dieser Theile gibt sich noch bei den Stören durch die Formverhältnisse und die Art der Gliederfügung zu erkennen. Auch bei Amia besteht noch eine Differenz der Form und der Lagerung wie der Textur bei den genetisch verschieden gewertheten Theilen, indem das Basale des Metapterygium knorpelig bleibt, indess die ihm ansitzenden Radien verknöchern. Bei Lepidosteus dagegen ist dies Verhalten aufgehoben und das Basale des Metapterygium ist ebenso ossificirt und geformt wie die aus blossen Radien hervorgegangenen Stücke. Es spricht sich dadurch eine allmähliche Assimilirung der heterogenen Theile aus,

welche die Flossenbasis zusammensetzen, und damit wird vorbereitet, was bei den Teleostiern zum vollständigen Ausdruck kommt.

Teleostier.

Das Skelet der Brustflosse besteht hier aus zwei bis vier einzelnen, in verschiedener Beziehung gleichartig sich darstellenden Knochenstücken, die man wieder als Homologa des Carpus ansah. Nur Stannius bezeichnet sie als Metacarpus. Diese Stücke sind entweder wie Röhrenknochen gestaltet, oder sie sind an einem Ende verbreitert, oder stellen flache Platten vor, die mannichfaltigsten untergeordneten Formverhältnisse bietend. Ueber das Eintreten dieser Stücke in den Schultergürtel bei Cataphracten und bei Gobius habe ich bereits in dem ersten Abschnitte dieses Heftes berichtet (S. 126.). Ihre Zahl scheint nicht höher als vier zu gehen. Man hielt sie lange für die einzigen primären Theile des Flossenskelets, bis Bruch*) bei Salmo salar und Cyprinus carpio hinter jenen noch eine Reihe von Knorpelchen nachwies, die beim Karpfen sogar kleine Knochenkerne enthielten. Er hat diese Knorpelstückchen mit der Mittelhand der höheren Wirbelthiere verglichen, lässt jedoch auch die Möglichkeit offen, dass sie zum Carpus gehören könnten. Ich habe diese Knorpelstücke bei einer grösseren Anzahl von Teleostiern constatirt**). Bald liegen sie frei im Bindegewebe, welches die secundären Knochenstrahlen der Flosse mit der basalen Knochenreihe verbindet, bald lagern sie dicht an der Basalreihe an und stehen in gegenseitiger Berührung. Von sehr beträchtlichem Volumen finde ich sie, zwölf an der Zahl, bei Orthagoriscus (Taf. VIII. Fig. 1. r.), wo sie weit in die Brustflosse sich hinein erstrecken und auf der gewölbten Oberfläche des den vier Basalstücken gemeinsamen Knorpels unmittelbar articuliren. Die Bewegung der Flosse geschieht zwischen dem quergelagerten grossen Basalknorpel, der dem Schultergürtel anhaftet, und der Reihe jener in die Flosse sich erstreckender Knorpelstücke.

Eine Anordnung dieser Knorpelstücke in zwei Reihen habe ich bei Siluroïden gefunden. Bei Silurus (Taf. VIII. Fig. 8.) articuliren am Schultergelenke drei Knochenstücke, zu äusserst liegt der mächtige Knochenstrahl (R), der bei vielen Siluroïden am Rande gezähnelt ist, bei manchen Gattungen auch nur den einzig entwickelten Theil der Brustflosse bildet. Er articulirt bekanntlich nicht blos mit

*) Zeitschr. f. wiss. Zoologie. XI. S. 165.

**) Die besagten Knorpelstückchen finde ich bei Barbus fluviatilis (Taf. VIII. Fig. 10.), Esox lucius (Taf. VIII. Fig. 6. k.), bei Alepocephalus rostratus (8 an der Zahl), Chauliodus setinotus, Heterotis Ehrenbergi (4), Lepidoleprus trachyrhynchus (3—4). Cepola rubescens (16), Centriscus scolopax (10—12), Gobius punctatus (16—19), Cottus scorpius (8), Balistes capriscus (14), Orthagoriscus mola (12).

dem primären Schultergürtel, sondern auch mittels besonderer Fortsätze an der Clavicula. Er steht auch in Articulation mit dem folgenden in der Basalreihe liegenden Stücke (3), welches er zugleich von der Verbindung mit dem Schultergürtel ausschliesst, indem er sich über es medianwärts hinweglagert. Nach innen folgen dann zwei an einander geschmiegte Stücke (2. 1.), von denen das innerste sich gegen das distale Ende schaufelförmig verbreitert. Diese drei, mit dem grossen Knochenstrahle vier Stücke, liegen in der Basalreihe, die also, nach Abrechnung des zum secundären Flossenskelete gehörigen Strahls aus drei eigentlichen Basalstücken besteht, von denen aber nur zwei ins Schultergelenk treten. An diese drei Basalstücke fügt sich nun gleichfalls eine Reihe von Knorpelchen, die gegen die mediane Seite der Flosse zu an Grösse abnehmen. Während die am zweiten und dritten (2. 3.) Basalstücke befindlichen sich mit ihren Rändern sowohl an letztere, als auch unter sich eng verbinden, sind die dem ersten Basalstücke entsprechenden fünf bis sechs Knorpelchen rings von Bindegewebe umgeben. Eins der an das zweite Basale angefügten Knorpelstücke zeigt eine Quertheilung, und dadurch ist der Ansatz zu einer doppelten Reihenbildung gegeben.

Eine solche ist noch deutlicher bei Pimelodus (P. atrarius) (Fig. 9.) vorhanden, wo die drei Basalstücke im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie bei Silurus aufweisen. Das dritte Basalstück ist knorpelig. Die an diese drei Stücke sich anschliessenden vier Knorpelchen sind von einer zweiten Reihe gefolgt, die aus drei kleinen Knorpelstücken besteht (Vergl. die Abbildung). Eine Dichotomie ist in der Anordnung dieser Knorpel nicht zu verkennen, und darin ergeben sich Anschlüsse an das Flossenskelet der Störe und Selachier.

Ehe ich diese Beziehungen durch näheres Eingehen auf die Vergleichung weiter verfolge, ist es nöthig, die anatomische Unterlage etwas fester zu begründen, und dadurch vor allem den Werth der die Flossenbasis darstellenden, mit dem Schultergürtel articulirenden Stücke zu ermitteln. Wenn wir auch die in der Regel vorhandenen vier Stücke (Carpus der Autoren) wegen ihres im Wesentlichen gleichartigen Verhaltens auch als genetisch gleichartige ansehen, so tritt doch in den basalen Abschnitt der Flosse etwas Ungleichartiges ein, indem ein offenbar dem secundären Flossenskelet angehöriger Strahl sich mit dem Schultergürtel verbindet. Dieser Strahl ist gewöhnlich der stärkste der Brustflosse, er besitzt ein eigenes, meist sattelförmig construirtes Gelenk an dem als Scapulare bezeichneten Knochenstück des Schultergürtels. Es ist dies die einzige wahre Gelenkverbindung eines secundären Strahles, denn alle übrigen sind nur durch Bandmasse mit den vier Basalstücken oder den diesen angefügten Knorpeln in Verbindung. Jene Beziehung zum Schultergürtel unterscheidet den Randstrahl von allen übrigen, sowie er wiederum durch

seine Ausdehnung in die Reihe der übrigen secundären Strahlen von den vier Basalstücken verschieden ist.

Diese Eigenthümlichkeit klärt sich auf, sobald wir die Entwickelung des Flossenskelets näher betrachten. Bei Salmo bestehen im ausgebildeten Zustande vier längliche, an beiden Enden knorpelige Basalstücke, an welche sich lateral der starke Randstrahl schliesst. Bei Embryen von Salmo salar finde ich fünf knorpelige Stücke in der Flossenbasis, die von innen nach aussen an Länge ab, aber an Dicke zunehmen. Man erkennt nun durch Vergleichung späterer Stadien, wie mit der Entwickelung des secundären Flossenskelets durch die Bildung des Randstrahls das fünfte und kürzeste Knorpelstück der basalen Reihe umwachsen wird, und wie es allmählich in den Randstrahl selbst übergeht, dessen Gelenktheil es vorstellt. Es wird also hier ein dem primären Flossenskelet angehöriges Stück von dem secundären sich angeeignet. Es tritt ein Basalstück in einen Strahl des secundären Skelets über. Bei Salmo ist dieses Verhalten auch noch beim ausgewachsenen Thiere zu erkennen. Ich finde bei S. salvelinus nicht blos an der Articulationsfläche des Randstrahls noch reichlichen Knorpel, sondern es schickt auch der basale Abschnitt dieses Strahls noch einen besondern Fortsatz (Fig. 11. s') ab, der gleichfalls knorpelig in der Reihe der unteren Enden der übrigen Basalstücke, aber mit seiner Endfläche schräg gegen die Seite eines der kleinen Knorpelchen gerichtet ist. Es repräsentirt dieser Knorpelfortsatz gewiss das untere Ende des in den Randstrahl aufgenommenen Basalstückes, sowie der gegen den Schultergürtel articulirende Knorpeltheil dem oberen Ende entspricht. Bei anderen Telcostiern habe ich dieses Verhalten nicht wieder aufgefunden, dagegen ist bei ihnen wenigstens die Gelenkfläche des Randstrahles knorpelig (Fig. 10.). Bei den Siluroïden ist nur der Theil des massiven Randstrahles knorpelig, der mit dem primären Schultergürtel articulirt, woraus man schliessen kann, dass der in Gelenkverbindung mit der Clavicula tretende Fortsatz vom secundären Theile des Knochenstrahles gebildet wird. Es wird dadurch auch der secundäre Werth dieser Verbindung bestätigt.

Der Basalabschnitt des Brustflossenskeletes der Teleostier wird also im höchsten Falle aus fünf Knochenstücken gebildet, davon eines in einen Strahl des secundären Skelets aufgenommen wird, und diesem dadurch die unmittelbare Verbindung mit dem Schultergürtel gestattet. Auf diese Basalstücke folgt sehr häufig eine Reihe von kleinen Knorpeln, deren Zahl grösser ist als die der Basalstücke, und dieser Reihe schliesst sich zuweilen (bei den Siluroïden) eine theilweise vorhandene zweite Reihe an.

Die Vergleichung dieser Einrichtung mit den bei anderen Abtheilungen der Fische gesehenen Zuständen wird uns zu den Ganoïden führen. Es werden von

diesen jene, die gleichfalls fünf Stücke in der Basalreihe der Flosse zeigen, zuerst in Betracht zu ziehen sein: Accipenser, Lepidosteus,

Dass die gleiche Zahl von Basalstücken in zwei sonst so verschiedenen Abtheilungen der Ganoïden sich findet, deren Repräsentanten die Störe und Knochenhechte sind, lässt uns etwas fundamentales in jenem Zahlenverhältniss erkennen, wenn es auch aus ganz anderen Zuständen von den Selachiern her ableitbar ist. Die Uebereinstimmung der fünf Basalstücke der Teleostier mit jenen der genannten Ganoïden äussert sich zunächst in der gleichartigen Längenabnahme vom Innenrande nach aussen zu, dann in den Beziehungen des fünften Basale zum secundären Flossenskelete, endlich in der Verbindung mit kleineren Knorpelstücken gegen die Flosse zu.

Was den ersten Punct angeht, so ist es Lepidosteus, der hier sich eng an die Teleostier anschliesst, wenn man von den zwei Radien absieht, die noch dem ersten Basale (Fig. 5. mt) sich anfügen. Auch für Accipenser (A. rhynchaeus) erhebt sich keine Schwierigkeit. Hinsichtlich des zweiten Punctes bieten die Ganoïden das interessante Verhältniss dar, dass das bei den Teleostiern während der Entwickelung des Individuums sich vollziehende Verschmelzen des Randstrahles der Flosse mit dem fünften Basalstücke in seinen einzelnen Stadien im bleibenden Zustande nachgewiesen werden kann. Die Stadien der Entwickelungsfolge im Individuum sind hier auf verschiedene Gattungen übertragen, und die Entwickelungsreihe ist durch diese repräsentirt. So sahen wir, dass bei Polyodon das fünfte Basalstück noch keine Beziehungen zu einem knöchernen Randstrahl besass, während es bei Accipenser in einem solchen aufgenommen ist. Dabei ist es aber noch unverändert in der Form, und nur an seiner Aussenseite vom Knochenstrahle umschlossen. Bei Lepidosteus und Amia endlich war es bedeutender reducirt und nur noch am Knorpelgewebe unterscheidbar. Insofern bei den Teleostiern der Knorpelrest des Basalstücks nur noch an der Gelenkfläche des Knochenstrahles sich erhält, ist der genannte Verbindungsprocess sogar noch weiter fortgesetzt, als bei den Ganoïden, und die Selbständigkeit des fünften Basalstücks ist gründlicher vernichtet.

Hinsichtlich der bei vielen Teleostiern auf die Basalreihe folgenden Reihe kleiner Knorpel bieten die Ganoïden gleichfalls die überzeugendsten Anschlüsse dar. Es kommen diese Knorpel allen Ganoïden zu, mehrfache Reihen finden sich bei den Stören. Bei den letztern können sie als rudimentäre Gliedstücke von Strahlen des primären Flossenskelets erkannt werden.

Die Uebereinstimmung des Flossenskelets bei Ganoïden und Teleostiern lässt das der letztern in gleicher Weise wie jenes der Ganoïden deuten. Es erscheint demnach völlig gerechtfertigt, auch der Basalreihe bei den Knochenfischen das erste

Stück*) dem Basale des Metapterygium der Selachier gleichzuhalten. Dass dieses auch für die Flosse der Siluroïden Geltung hat, erschliesse ich aus dem Umstande, dass dort dem ersten Basale eine grössere Anzahl von kleinen Knorpeln (6) folgt. Die drei folgenden Basalia der Teleostier entsprechen den mittleren Basalstücken der Stör- und Lepidosteusflosse, und sind dadurch jenen Radien homolog, die bei den Selachiern (Rochen) zwischen dem Basale des Meso- und Metapterygium zum Schultergürtel treten. Endlich ist das fünfte Basale, wiederum mit Bezugnahme auf die Ganoïden, dem Basale des Mesopterygium der Selachier gleich.

Es ist also auch das Flossenskelet der Teleostier auf das der Selachier zurückführbar, aber nicht unmittelbar, denn nur die Kenntniss des Flossenskelets der Ganoïden eröffnet den Einblick in jenen Zusammenhang. Wie wir das der Ganoïden als eine Reduction von jenem der Selachier erklären mussten, so ist das Brustflossenskelet der Teleostier eine Reduction von jenem der Ganoïden. Das Basale des Metapterygiums trägt bei letzteren immer noch Strahlen. Diese sind bei Teleostiern in jenem Verhalten nicht mehr erkennbar. Es bleibt nur jenes Basale als erstes Basalstück fortbestehen, und als Strahlenrudimente finden sich nur kleine Knorpelstücke, die auch an den drei folgenden, aus Radien hervorgegangenen Basalstücken vorhanden sind.

Mit der allgemeinen Reduction des Flossenskelets verknüpft sich noch eine andere wichtige Erscheinung. Während nämlich bei den Ganoïden, am bestimmtesten bei Accipenser und Polyodon, der ungleichartige Werth der in die Flossenbasis eingetretenen Theile sich in den ungleichen Formverhältnissen der primitiv verschiedenen Theile aussprach, so dass es von da ausgehend möglich war, zwei Stücke als Basalien der Selachier gleich zu halten und drei Stücke (bei Accipenser) als in die Flossenbasis eingetretene Radien festzustellen: so sind bei den meisten Teleostiern jene Verschiedenheiten verwischt, und alle Basalstücke treten als gleichartige Theile auf, an denen die Zeichen der Abstammung verloren gingen. Dass Grösse- wie Formdifferenzen mannichfaltiger Art hiebei nicht in Betracht

*) Bei den Lagerungsbezeichnungen der das Flossenskelet zusammensetzenden Theile reducire ich die Stellung der Flosse der Teleostier auf die bei den Selachiern bestehende. Die nicht unbedeutende Verschiedenheit in der Stellung bei den Teleostiern lässt dies Verfahren rechtfertigen, da andernfalls immer erst eine umständliche Beschreibung zu geben wäre. Ich stelle mir also die Brustflosse in horizontaler Lagerung vor, den Vorderrand zugleich als Aussenrand nehmend, den entgegengesetzten als medianen oder Innenrand. Die Basalstücke zähle ich von hinten (innen) nach vorne (aussen), so dass der ungegliederte Randstrahl das letzte Stück der Flossenbasis bildet. Das ward nothwendig durch die bei Ganoïden nachgewiesene Beständigkeit des aus dem Basale des Metapterygium hervorgegangenen Basalstückes, und durch die schwankenden Verhältnisse, welche der weiter nach aussen liegende Theil des Flossenskelets nachweist.

kommen, ist selbstverständlich. Das gilt auch für die auf die basale Knochenreihe folgenden Knorpelchen. Die dem ersten Basalstücke angefügten Knorpelchen müssen aus ersten Gliedern von Radien, die den folgenden, drei Basalstücken zugehörigen aus zweiten Gliedstücken hervorgegangen sein. Alle aber erscheinen meist gleichartig, und lassen wenig oder gar nichts mehr erkennen, aus dem man ihre ursprünglichen Beziehungen nachweisen könnte. Indem also die genetisch ungleichartigen Theile des Brustflossenskelets ihre trennenden Merkmale aufgeben und zu gleichartigen Bildungen werden, schaffen sie eine neue Combination, an der die an der Selachier- und Ganoïdenflosse nothwendigen Unterscheidungen nicht mehr durchführbar sind.

Die bisher gegebenen Erläuterungen betreffen jene Flossenskelete, an denen fünf Basalstücke vorkommen, die sich durch die Aufnahme des äussersten in den knöchernen Randstrahl des secundären Flossenskelets auf vier reduciren. Es gibt aber noch Skeletformen, die nur vier oder noch weniger Basalstücke besitzen. Man kann diese in solche theilen, bei denen ein ungegliederter Strahl mit dem Schulterskelete articulirt, und in solche, bei denen er fehlt. Beide Zustände müssen verschieden beurtheilt werden.

Für die erste Form liefern die Siluroïden Beispiele (Taf. VIII. Figg. 8. 9.). Die Vergleichung des Flossenskelets dieser Abtheilung mit jenem der vorhin abgehandelten Teleostier weist vor Allem nach, dass die Verminderung der Basalia nicht durch eine Reduction der Flosse am Aussenrande stattgefunden haben kann. Der mit einem Basale verbundene Knochenstrahl bildet eine unversehrte Grenze. Es wird also der Ausfall entweder am medialen Rande, oder in der Mitte der Basalreihe anzunehmen sein. Für die erstere Annahme ist der Umstand ungünstig, dass bei Silurus (Fig. 8.) mit dem ersten Basalstücke sechs Knorpelchen verbunden sind. Diese Mehrzahl weist uns darauf, dieses Basalstück dem ersten Basalstück der Ganoïdenflosse (Taf. VIII. Figg. 2, 3, 4, 5, 7 mt.) gleich zu erachten. Es wäre also demnach der Ausfall eines Stückes in der Mitte der Basalreihe anzunehmen. Das begründet sich aber nicht blos auf den bei Silurus gefundenen Fingerzeig, sondern auf eine viel sicherer leitende Erscheinung: wo nämlich bei den Ganoïden eine Minderung der an den Schultergürtel tretenden Stücke unter die Fünfzahl besteht, ist diese aus einer Minderung der zwischen dem äusseren und inneren Basalstücke liegenden, aus Radien hervorgegangenen Stücke nachweisbar (Amia, Polyodon). Jene beiden Basalstücke sind bei den Ganoïden stabile Gebilde. Das Verhalten an der Siluroïdenflosse kann also aus der bei Ganoïden sich ergebenden Erscheinung erklärt werden. Wie aber dort die Minderung der Basalien weniger als ein Ausfall, als ein Verschwinden früher etwa vorhandener Stücke anzusehen war, sondern vielmehr aus einer Verminderung der eintretenden Radien sich dar-

stellte, so wird auch für die Siluroïden bei der Uebereinstimmung des übrigen Verhaltens die gleiche Auffassung Geltung haben dürfen.

Wenn dadurch die Siluroïdenflosse aus der Reihe der Flossen anderer Teleostier sich auffallend entfernt, so ist noch an eine andere Erklärungsweise zu denken, welche gleichfalls auf der vorhin begründeten Voraussetzung der Stabilität des Innen- wie des Aussenstückes beruht. Es kann die Reduction der Zahl der Basalien auch durch Verschmelzung zweier in Eines entstanden sein. Das erste oder das zweite Basalstück aus zwei ursprünglich getrennten Basalien anzunehmen, dazu ist in dem Verhalten dieser Stücke kein Grund gegeben. Anders verhält es sich mit dem dritten Basalstück (Figg. 8. 9. 3.), welches bei Pimelodus knorpelig bleibt. Es trägt dieses kurze und auffallend breite Stück einen lateral und nach vorne gerichteten Fortsatz, welcher in eine Vertiefung des grossen Randstrahles eingepasst ist, so dass letzterer auf jenem wie auf einem Gelenkkopfe articulirt. In der Abbildung wird dieser Fortsatz vom Randstrahl bedeckt, ist daher nicht sichtbar. Da der Knorpelüberzug dieses seitlichen Fortsatzes mit dem am oberen Ende desselben Stückes befindlichen Knorpel keinen Zusammenhang hat, so kann in dem seitlichen Fortsatze das Rudiment eines vierten Basalstückes erkannt werden, welches mit seinem distalen Ende mit dem dritten zu Einem Stücke sich vereinigte. Vielleicht lässt die Untersuchung eines reicheren Materials, als mir zu Gebote stand, diese Frage zur Entscheidung kommen. Nach den mir vorliegenden Thatsachen ist solches unthunlich, und ich kann darauf hin die Annahme einer Verschmelzung von Basalien mit der Ableitung von den bei Ganoïden vorhandenen Zuständen vorläufig nur als gleichberechtigt hinstellen.

Das Aufgehen eines Basalstückes in einem dem secundären Flossenskelet zugehörigen Radius kann zur Beurtheilung jener Fälle, wo sowohl das bezügliche Basalstück, wie auch der Knochenstrahl fehlt, eine Unterlage abgeben, insofern nämlich durch die genannte Verbindung der Basalreihe ein Stück entzogen wird. Es ist anzunehmen, dass durch allmähliche Rückbildung des äusseren Strahles und des damit vereinigten Basale jene Veränderung des Basalskelets eingetreten ist. Das Fehlen des einen Theiles bedingt somit auch das Fehlen des anderen. Die hierdurch eingeleitete neue Reduction findet sich vorzüglich verbreitet in jenen Abtheilungen, welche auch durch zahlreiche andere Wandelungen der Organisation sich von dem den Ganoïden am nächsten stehenden Stamme der Malacopterygii abdominales oder Physostomi weiter entfernt haben. Dieses Verhältniss ist auch dann immer mit in Betracht zu ziehen, wenn es sich um weiter ausgebildete Reductionen oder Modificationen handelt, wie sie bei den Teleostiern so zahlreich sind.

Ergebnisse und Vergleichung.

In dem Vorhergehenden habe ich nach Darlegung des Baues des primären Flossenskeletes der Fische nur die Vergleichung der verschiedenen Organisationszustände unter sich im Auge gehabt, weil es mir nöthig schien, bei diesen nach solchen Gesichtspuncten zu suchen, die bei einer Vergleichung des Flossenskelets mit der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere mit Erfolg benützt werden könnten.

Als allgemeine Resultate der mitgetheilten Untersuchung sind folgende Puncte aufzuführen.

1. Die Flossenskelete der Fische zeigen in allen ihren vielfältigen Modificationen deutliche verwandtschaftliche Beziehungen untereinander. Als Grundform kann die bei den Selachiern vorhandene gelten, denn von ihr aus lassen sich alle übrigen erklären.

Diese Grundform besteht darin, dass drei grössere Knorpelstücke, an der Basis der Flosse gelagert und die Verbindung mit dem Schultergürtel bildend mit zahlreichen, schwächeren, mehr oder minder reich gegliederten Knorpelstücken besetzt sind, die in den Flossenkörper auslaufen. Indem jedem Basale eine nach den Familien und Gattungen wechselnde Zahl solcher als Strahlen oder Radien bezeichneten gegliederten Knorpelstücke angefügt ist, werden drei bestimmte Abschnitte an dem Flossenskelet unterscheidbar, die ich als Pro-, Meso- und Metapterygium benenne. Jeder Abschnitt besteht aus einem Basale und den ansitzenden Radien. Bei den Rochen sind alle drei Abschnitte entwickelt, bei den Haien das Pro- und Mesopterygium nur wenig. Es kann sogar ganz fehlen. Das Metapterygium bildet den Haupttheil des Flossenskelets.

So ist es auch bei den Chimaeren, wo vom Pro- und Mesopterygium nur die Basalien vorhanden sind.

Bei den Dipnoïs besteht das ganze Flossenskelet nur aus dem Metapterygium.

Die Ganoïden besitzen nur noch Theile des Meso- und Metapterygium, mit einziger Ausnahme von Polypterus, bei dem das Propterygium durch das Basale und ein zweites Stück vertreten ist. Den grössten Theil der Flosse bildet hier das Mesopterygium. Bei den übrigen Ganoïden ist das Basale des Metapterygium mit Strahlen besetzt. Das Basale des Mesopterygium trägt höchstens einen und noch dazu rudimentären Strahl. Zwischen den beiden genannten Basalien gelangen noch 1—3 Strahlen in die Articulation mit dem Schultergürtel, was unter den Selachiern nur bei einigen Rochen der Fall war. So entstehen aus den ersten Gliedern dieser Strahlen neue Basalstücke, und es erhebt sich die Summe der Basalstücke bei den Ganoïden bis zu fünf.

Das aus dem Basale des Mesopterygium hervorgegangene fünfte Basalstück wird bei den Stören in den lateralen Knochenstrahl des secundären Flossenskelets eingebettet, bei Amia und Lepidosteus völlig von diesem Knochenstrahle aufgenommen.

Die Strahlen der ursprünglichen Basalia, sowie die zweiten und dritten Gliedstücke der in die Basis eingetretenen Strahlen reduciren sich an Zahl und Umfang. Dadurch werden die Einrichtungen bei den Teleostiern vorbereitet.

Fünf Basalstücke bilden auch bei den Teleostiern die Verbindung mit dem Schultergürtel. Davon sind die drei mittelsten aus Strahlen, die beiden seitlichen aus den ursprünglichen Basalien abzuleiten. Das äussere Basale verliert seine Selbständigkeit, indem es vom Randstrahle des secundären Flossenskelets umwachsen wird. Dadurch erklärt sich die Einlenkung dieses Strahls an den Schultergürtel. Somit blieben nur vier Basalstücke frei, die sich auf die verschiedenste Weise unter sich und mit dem Schultergürtel verbinden können, und durch Formveränderung vielfache Modification bedingen. Die ursprüngliche Verschiedenheit ist an ihnen verschwunden, sie sind gleichartige Stücke geworden. Fernere Reductionen in der Zahl dieser Basalia sind aus dem Verschwinden einzelner abzuleiten. Auf die basale Reihe folgt bei vielen Teleostiern aus verschiedenen Ordnungen eine meist einfache, selten, wie bei Siluroïden, mehrfache Reihe von Knorpelstücken, die infolge des bei den Ganoïden getroffenen Befundes als Rudimente einer Strahlengliederung zu betrachten sind.

2. Die Veränderung des primären Flossenskelets von den Selachiern zu den Ganoïden, und von diesen zu den Teleostiern geschieht hauptsächlich durch Reduction.

Im primären Flossenskelet der Teleostier treten keine neuen Theile auf. Alles vorhandene ist bereits bei den Ganoïden da, sowie das bei diesen gefundene schon bei den Selachiern besteht. Aber sowohl Zahl als Volum der Theile hat sich geändert; die Zahl beschränkt sich, das Volum vermindert sich. Von einem ganzen Abschnitte der Selachierflosse, dem Propterygium, erhält sich nur bei Polypterus einiges, bei allen übrigen Ganoïden und den Teleostiern nichts. Die ausgebildete Gliederfolge in der Fortsetzung des Basale des Metapterygium der Selachier, die reiche Gliederung der Strahlen der Basalia schwindet zugleich bei den Teleostiern, oder beschränkt sich auf einige Knorpelchen, die nur dadurch Bedeutung haben, dass sie die secundären Flossenstrahlen stützen. Auch diesen Knorpelchen geht die ursprüngliche Verschiedenheit ihres Werthes verloren, und sie treten als gleichartige Gebilde auf. Der Reduction untergeordnet ist das Eintreten von Radien in den basalen Abschnitt, und die Umformung aller selbständig bleibenden Basalia zu mehr oder minder gleichartigen Gebilden.

Wenden wir uns zu der Vergleichung des Brustflossenskelets mit dem Skelete der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere, so haben wir zunächst die bisher gültige Meinung von der Gleichbedeutung der Flosse mit einer Hand zurückzuweisen, und zwar aus den Gründen, die bereits am Eingange dieser Abhandlung dargelegt wurden, und welche durch die im Verlaufe der Schilderung des Flossenbaues vorgeführten Thatsachen nur bestärkt werden konnten.

Da es sich bei der vorliegenden Aufgabe darum handelt, eine höhere Form mit einer niederen in Zusammenhang zu bringen, und damit die Einrichtungen der höheren Form in der niederen nachzuweisen, so werden wir bei der Verschiedenartigkeit der innerhalb der niederen Form gegebenen Zustände, aus diesen selbst zunächst jene aufzusuchen haben, welche jenen Anschluss bieten können. Aber auch das Vergleichungsobject der höheren Form ist vorher näher zu bestimmen. Für die Vorderextremität der höheren Wirbelthiere ist es die der Amphibien, und zwar der Salamandrinen, Derotremen und Peremibranchiaten, welche nach der Einrichtung ihres carpalen Abschnittes die übrigen Formen in sich birgt, und zugleich die einfachsten Zustände bietet. (Man vergleiche darüber das erste Heft dieser Untersuchungen. Leipzig, 1864). Es wird also diese auch zur Vergleichung mit den niederen Formen das günstigere Object sein.

Auf der anderen Seite stellt sich das Brustflossenskelet der Selachier als jenes dar, welches den indifferentesten Zustand bietet, insofern die der übrigen Fische von ihm ableitbar sind, und als Umbildungen von jenem gedacht werden können. Da aber die Flossenskelete von Chimaera, von Lepidosiren, der Ganoïden und Teleostier, sämmtlich nur Theile des Flossenskelets der Selachier besitzen, und dieselben nicht als Weiterbildung in der bei den Selachiern ausgesprochenen Richtung erscheinen lassen, sondern vielmehr als eine Rückbildung, so wird das Flossenskelet der Selachier damit zugleich als das vollständigere erscheinen; damit rechtfertigt sich von neuem, hier den Maassstab der Vergleichung anzusetzen, und nicht an die bereits reducirten Zustände des Flossenskelets der Ganoïden oder der Teleostier. Denn wenn eine Vergleichung der Extremität der höheren Wirbelthiere mit jener der Fische ausführbar ist, so wird sie bei den Selachiern sich finden müssen, und selbst, wenn sie in einer der anderen Abtheilungen noch möglich wäre, so wird sie bei den nachgewiesenen Beziehungen doch immer wieder auf die Selachier hinzuleiten sein.

Für die Vergleichung selbst gibt es zwei Methoden, die hier in Anwendung kommen können. Die eine, specielle, sucht Theil für Theil des einen Formzustandes in einem anderen nachzuweisen. Sie schliesst aus dem Vorhandensein der einzelnen Theile auf das Vorhandensein des Ganzen. Da wir im Extremitätenskelet der höheren Wirbelthiere das bestimmte, in dem der Selachier das zu bestimmende Object haben,

so wird nach dieser Methode zuerst der Humerus, dann Radius und Ulna, dann der Carpus in seinen Elementen u. s. w. bei den Selachiern aufzusuchen sein. Es ist dies die am meisten in Anwendung kommende, aber auch bei alleinigem Gebrauche vielfach irreführende Methode, denn sie setzt in dem zu bestimmenden Theile das gleiche Verhalten mit dem bestimmten auch in der einzelnen Ausführung bereits voraus. Es darf diese specielle Methode nur da in Anwendung kommen, wo bereits sichere Anhaltspuncte für die Erkenntniss des Vorkommens gleichartiger Einrichtungen gegeben sind. So bieten sich diese zum Beispiel in der vordern Extremität der höheren Wirbelthiere durch die Gleichartigkeit der Anordnung einer sich in distaler Richtung vermehrenden Reihenfolge von Skelettheilen. Da hier überall ein Stück die Verbindung mit der Schulter eingeht, und überall zwei Stücke entfernt an sich angeschlossen hat, und diese Einrichtung sich aus vielfachen Modificationen immer herausfinden lässt, so ist hier der Boden für die Anwendung der speciellen Methode geebnet. Gerade diese Vorbereitung ist aber durch die Anwendung einer anderen, der generellen Methode, geschehen. Da die allgemeine Uebereinstimmung jener Theile der Vorderextremität eine sofort einleuchtende ist, bedarf hier die generelle Methode keiner besonderen Entfaltung und kommt nur implicite in Anwendung. Sie wird aber in vollen Gebrauch kommen müssen, wo nicht die Gleichartigkeit, sondern die Verschiedenartigkeit der Theile das dem Untersucher zuerst Entgegentretende ist, wie bei der Vergleichung der Selachierflosse und der Extremität eines Amphibium. Ehe die einzelnen Theile zu bestimmen sind, wird nachzuweisen sein, ob das homologe Organ gegeben, ob die allgemeine Einrichtung der Vorderextremität des Amphibium in jener der Brustflosse der Selachier erkennbar sei. Wir haben also zunächst das Allgemeine der Organisation im bestimmten, wie im zu bestimmenden Objecte aufzusuchen.

Für das zu bestimmende Object stellt sich Folgendes heraus: Drei Skeletstücke von wechselnder Form und Grösse vermitteln die Verbindung mit dem Schultergürtel. Jedes dieser drei Stücke trägt verschieden reich gegliederte Knorpelstrahlen, und das vordere wie das hintere der drei Basalstücke hat eine Folge von kleinen Stücken an sich gefügt, die wieder mit Strahlen besetzt sein können, wie die Basalien selbst. Die Glieder der Strahlen können an einzelnen Abschnitten polygonale Platten darstellen, die mosaikartig aneinander gefügt sind. Gegen das Ende der Strahlen zu wird die Gliederung häufig dichotomisch. Von dieser bei den Rochen und bei Squatina vorhandenen Einrichtung ist bei den Haien nur der hintere, oben als Metapterygium bezeichnete Abschnitt durchgehends ausgebildet. Seltener findet sich noch das Mesopterygium (Heterodontus, Notidaniden, Acanthias) entwickelt. In allen aber sind vom Propterygium nur Rudimente vorhanden. Diese Verkümmerung der vordern Abschnitte der Brustflosse lenkt die Aufmerksamkeit auf das

Metapterygium; dieses ergibt sich als der constanteste Theil. Zu beachten bleibt hiebei, dass es auch bei Chimaera den wichtigsten, bei Protopterus den einzigen Theil des Brustflossenskeletes bildet. Auch bei den Ganoïden und Knochenfischen wird fast das ganze primäre Flossenskelet aus Theilen des Metapterygiums der Selachier zusammengesetzt.

Wenn hieraus die hohe Wichtigkeit des Metapterygiums erhellt, so wird es gerechtfertigt sein, es näher in's Auge zu fassen. Wir finden an ihm ein nach hinten gerichtetes Basalstück (Taf. IX. Figg. 1—15. mt.) von verschiedener Länge, welches den medialen Rand der Flosse bildet. Längs dieses Randes der Flosse setzt sich vom Basale aus eine Reihe verschieden grosser Stücke (ich habe sie in der Beschreibung als Randstücke bezeichnet) fort, die sämmtlich mit lateral gerichteten Strahlen besetzt sind. Letztere sind wieder gegliedert und bilden durch Plattenbildung ihrer Gliedstücke und durch verschiedengradig entwickelte Dichotomie ausserordentlich mannichfache Modificationen. Aus diesen wechselnden Verhältnissen hebt sich die Anfügung lateraler Strahlen an die Reihe der Randstücke als das Constante hervor. Wir haben also dieses von den inconstanten Grösse-, Form- und Zahlenverhältnissen zu trennen.

Sehen wir nun, wie solche Verhältnisse auch in der Extremität der Amphibien gegeben sind. Wir haben hier zunächst das Handskelet nach dem fünffingerigen Typus zu vervollständigen, so dass es jenem Zustande gleichkommt, der an dem Fusse der geschwänzten Amphibien sich findet. Der bei ungeschwänzten Amphibien als Rudiment vorhandene innere Finger (Daumen) ist sammt dem ihm zugehörigen Carpale dem Handskelete zuzufügen.

Es ergeben sich somit für das Skelet der vollständigen Vorderextremität folgende Stücke in der Reihenfolge: Humerus; Radius und Ulna; Radiale carpi, Intermedium und Ulnare carpi; darauf ein Centrale, und an dieses, wie an Radiale und Ulnare angeschlossen fünf Carpalstücke der zweiten Reihe, denen eben so viele Metacarpalstücke mit den Phalangen folgen.

Nachdem hiemit Theile des Flossenskelets der Selachier verglichen werden sollen, muss der Versuch gemacht werden, diese Anordnung nach dem Befunde bei den Selachiern zu beurtheilen. Es war bei diesen ein ungegliedertes Hauptstück mit gegliederten secundären Strahlen, als das Typische getroffen worden. Es ergibt sich nun für die höheren Wirbelthiere eine Reihe, welche vom Humerus abwärts an der Innenseite der Extremität liegt und sich durch folgende Knochen hindurch verfolgen lässt: Humerus, Radius, Radiale Carpi, Carpale[1] Metacarpale[1], erster Finger. Ich will diese Reihe als Stammreihe bezeichnen. Dieser Reihe vergleiche ich die vom Basale des Metapterygiums aus längs des Flossenrandes hinziehende Folge von Stücken, welche den Stamm bilden, an dem die Radien lateral

angefügt sind. Von solchen Radien lassen sich drei oder vier nachweisen. Der erste beginnt am Humerus. Sein oberstes Gliedstück ist die Ulna, darauf folgt das Ulnare carpi, das Carpale[5] und darauf mit dem Metacarpale[5] der fünfte Finger. Ein zweiter Radius inserirt am zweiten Knochen der Stammreihe am „Radius" des Vorderarmes. Das erste Glied wird vom Intermedium gebildet, darauf folgt das Centrale, dann das Carpale[4], Metacarpale[4] und der vierte Finger. Eine dritte Reihe geht von der Stammreihe am Radiale carpi ab. Das erste Glied würde hier wieder vom Centrale gebildet. Es scheint dieses also zwei solchen Reihen angehören zu müssen. Man kann diese Thatsache als eine Störung der ganzen Reihenanordnung betrachten und als ein Argument gegen die Richtigkeit dieser Deutung verwenden. Ich habe hiegegen anzuführen, dass noch keineswegs erwiesen ist, dass das Centrale carpi der Amphibien in der That ein auch in niederen Formen einfaches Carpuselement sei, dass vielmehr die Möglichkeit, dass es aus zwei verschmolzenen Stücken sich bildet, zugelassen werden muss. Ich habe aber nicht blos die Möglichkeit, sondern die Wahrscheinlichkeit für mich. Das nach meinen früheren Untersuchungen dem Centrale carpi völlig homologe Centrale tarsi wird wirklich (bei Cryptobranchus japonicus) durch zwei nebeneinander gelagerte Stücke vertreten*). Es wird sonach meine Annahme als begründet zu betrachten sein. Das laterale Centrale wird so der zweiten Reihe, das mediale der dritten Reihe zugehören.

Eine vierte Reihe beginnt an dem Gliede der Stammreihe, welches dem Carpale[1] entspricht. Sie beginnt mit dem Carpale[2], und führt in den zweiten Finger, während der erste das Ende der Stammreihe vorstellt. Es ist übrigens einzuräumen, dass auch die Dichotomie eine Rolle spielen kann, so dass dadurch zwei, vielleicht auch drei Finger mit ihrem Carpalabschnitte aus dichotomischer Gliederung eines einzigen Strahles hervorgehen. Jedenfalls wird dadurch die Auffassung der Vorderextremität als aus der Stammreihe und den Radien des Metapterygium entstanden, in keiner Weise beeinträchtigt.

Es ist bemerkenswerth, dass auch an dem Flossenskelete der Enaliosaurier dieselbe Anordnung von gegliederten Radien nachgewiesen werden kann, und dass hier bei Ichthyosaurus wirklich ein doppeltes Centrale sich findet, wie es vorhin vom Tarsalskelet her für die Amphibien supponirt werden musste. Wenn dafür

*) Aus der von Schmidt, Goddard und van der Hoeven herausgegebenen Abbildung des Fussskeletes von Cryptobranchus glaubte ich schon zwei Centralia unterscheiden zu können, war jedoch, da die Abbildung (Aanteckenigen voor de Anatomie von den Cryptobranchus japonicus. Haarlem, 1862. Pl. II. Fig. IV.) undeutlich, meiner Sache nicht sicher. In der jüngst von Hyrtl veröffentlichen Monographie (Schediasma anatomicum. Vindobonae, 1865) finde ich eine genauere bildliche Darstellung (Taf. VI. Fig. 2.) gegeben, und erkenne, dass in der That hier ein doppeltes Centrale carpi vorhanden ist.

in der zweiten Reihe der Carpalstücke zwei dieser Knochen (der für den dritten und der für den vierten Finger) durch ein einziges Stück dargestellt werden, so kann man daraus nur eine grosse Veränderlichkeit in der Zahl der Stücke ersehen, wie sie schon innerhalb der Selachier, durch Verschmelzung einzelner Gliedstücke, ausgebreitet vorkam. Auch an der Handwurzel der Amphibien und Reptilien habe ich das früher nachgewiesen.

Am Skelet der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere lässt sich also im Wesentlichen die gleiche Einrichtung wie am Metapterygium der Brustflosse der Selachier erkennen*). Eine Folge von Skeletstücken von denen die proximalen stärker sind als die distalen, bildet die Stammreihe, an welcher seitlich gegliederte Radien sitzen. Bei den Selachiern sind diese zahlreicher. Die oberen Glieder der Stammreihe, vor allem das Basale, tragen viele Radien. Bei den Amphibien tritt von jedem Gliede der Stammreihe, auch von dem aus dem Basale des Metapterygium hervorgegangenen „Humerus", nur Ein Strahl ab, der wieder gegliedert ist, und wie die folgenden Strahlen einige seiner Glieder in plattenförmige Stücke umgewandelt zeigt, die zusammen einen besondern Abschnitt bilden, den Carpus, von dem die Enden der Strahlen als Metacarpus und Phalangen hervorgehen.

Wie an der Flosse das Basalstück des Metapterygium das constanteste ist, so sind auch am Armskelete die proximalen Stücke die beständigsten. Carpus, Metacarpus und Fingerglieder sind die wechselnden, durch vielfältige Anpassungszustände in Zahl, Gestalt und Verbindungsweise abändernd. Selbst die Differenzirung in jene einzelnen Abschnitte, wie sie das Handskelet zeigt, ist eine innerhalb weiter Grenzen sich bewegende Erscheinung, wie die Flosse der Enaliosaurier lehrt. Bei Ichthyosaurus sind alle Theile, bis auf den Humerus, noch gleichartige, plattenförmige Knochen, die man nur durch ihre Reihenfolge auf homologe Theile

*) Für die Hinterextremität, die ich gleichfalls in Bereich der Untersuchung gezogen, gilt dasselbe. Das Metapterygium, dem nur ein Theil des Mesopterygium ansitzt, bildet bei Selachiern die Skeletgrundlage der Bauchflosse. Bei Protopterus und Chimaera ist es das Metapterygium allein, und bei Ganoïden und Teleostiern lassen sich wieder die gleichen Homologien wie an der Brustflosse nachweisen. Es kommt also dem von mir als Metapterygium unterschiedenen Theile des Flossenskelets für die gesammte Extremitätenbildung eine grosse Bedeutung zu, und wenn man, die Homologie der Vorder- und Hinterextremität der höheren Wirbelthiere im Auge behaltend, die Hinterextremität der letztern von jener der Fische abzuleiten versucht, so wird man für die bisherige Anschauung, nach, der der Tarsus am Beckengürtel sitzen müsste, wie der Carpus am Schultergürtel, auch nicht die mindeste Stütze finden können. Die Ganoïden zeigen auch für das Bauchflossenskelet den Uebergang zu den Teleostiern, und lassen erkennen, dass Strahlen des Metapterygium neben dem Basale in eine Reihe treten können.

der Amphibien deuten kann. Bei Plesiosaurus ist eine Differenzirung eingetreten. Der Carpus ist vom Vorderarm, wie vom Metacarpus verschieden, es ist aber nicht mit Gewissheit zu sagen, ob diese Differenzirung direct auf jene der Amphibien zu beziehen sei. Vielmehr ist es wahrscheinlich, dass Skelettheile, die bei den Amphibien, und von da an bei den höheren Wirbelthieren, im Carpus liegen, hier nicht dem Carpus angeschlossen sind. Aus der Vergleichung mit der Ichthyosaurushand auf der einen, mit der Hand der Amphibien auf der anderen Seite lässt sich erschliessen, dass bei Plesiosaurus vier Carpalia die Gestalt von Metacarpalien besitzen, und demzufolge auch dem Metacarpus zugerechnet wurden. Uebergangsformen fehlen unter den fossilen Sauriern keineswegs. Wie also im einen Falle Mittelhand- und Fingerglieder in der Form von Carpalien auftreten, so können im anderen Falle Carpusstücke in der Form der Metacarpalien oder Phalangenglieder erscheinen. Damit setzen sich die bei Selachiern vorhandenen Verhältnisse nur noch weiter fort, denn auch bei diesen sind lange Stücke durch kurze, plattenförmige, und umgekehrt, vielfach vertreten.

Indem die Selachier den Ausgangspunct bilden, von dem sowohl das Flossenskelet der übrigen Fische, als auch das Armskelet der höheren Wirbelthiere sich ableiten lässt, können sie wohl im Allgemeinen als indifferentere Formen bezeichnet werden. Die von ihnen ableitbaren Differenzirungen stellen sich in einer doppelten, sehr verschiedenen Weise dar. Bei den Ganoïden und Teleostiern erhalten sich nämlich ganz andere Theile vom Flossenskelete der Selachier, als bei den höheren Thieren. Bei den ersteren ist ausser dem Basale des Metapterygium und des Mesopterygium noch eine Anzahl zwischen beiden zur Schulter tretender Strahlen da; bei den letzteren bleibt nur das Basale des Metapterygium, mit einem Theile der bei den Selachiern diesem angefügten Stücke. Es hat also bei den Teleostiern nur Ein Knochen der basalen Reihe sein Homologon bei den höheren Wirbelthieren. Das aus dem Basale des Metapterygiums hervorgegangene Stück ist gleich dem Humerus. Die jenem Basale ansitzenden Knorpelchen werden demgemäss auch als Homologa der dem Humerus angefügten Skelettheile sein, sie sind jedoch nicht im einzelnen sicher bestimmbar.

Wenn man in der basalen Reihe ein Stück als dem Humerus entsprechend nachgewiesen, so ist es gerechtfertigt, in Anbetracht der Gleichartigkeit, welche die ursprünglich zwar heterogenen übrigen Stücke der Basalreihe mit diesem Humerusaequivalent sich erworben, die ganze Reihe als „humerale“ zu bezeichnen. Das Flossenskelet der Teleostier ist in dieser Beziehung als vielarmiges, nicht als ein vielfingeriges anzusehen*).

Die Reduction des Flossenskelets der Selachier zu dem der Teleostier und in geringerem Grade auch der Ganoïden, betrifft vorwiegend die peripherischen

*) Vergl. meinen Aufsatz in der Jenaischen Zeitschrift. Bd. II. Heft 2.

Theile des Meso- und Metapterygium. Man kann sich also die Umwandlung als eine von dem ganzen Umkreise des primitiven Flossenskelets gegen die Basis hin vorsichgehende Verkümmerung vorstellen.

Für das Armskelet der höheren Wirbelthiere muss der Vorgang ganz anders gedacht werden. Gerade die in der Länge sich aneinander fügenden Theile eines bestimmten Flossenabschnittes (des Metapterygium) erhalten sich hier, indess alles Andere verschwindet.

Daher bieten die Ganoïden und Teleostier Zustände des Flossenskelets, die als seitliche Abzweigungen der bei den Selachiern vorhandenen Organisation zu betrachten sind, und damit als Endpuncte einer als Rückbildung auftretenden Entwickelungsrichtung erscheinen. Die bei den Teleostiern und Ganoïden fehlenden Anschlüsse an die höheren Wirbelthiere sind dagegen bei den Selachiern vorhanden, und in dieser Beziehung stellen sich die Selachier über die Ganoïden und Teleostier*).

---

*) Zu ganz ähnlichen Schlüssen wurde ich bereits durch Beurtheilung der Wirbelsäule der Selachier geführt (Unters. zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule. Leipzig, 1862. S. 61.). In dem knorpeligen Zustande derselben erkannte ich „einen niederen Entwickelungszustand der Wirbelsäule der höheren Vertebratenclassen, nicht jener der Wirbelthiere überhaupt, oder jener der Fische insbesondere. Materiell erhebt sie sich über die Wirbelsäule der Teleostier, mit der sie nur in der Form der Wirbelsegmente Gemeinsames besitzt. Indem ich also die Wirbelsäule der Selachier nicht obgleich, sondern weil sie aus Knorpel besteht, höher stelle, als jene der Teleostier, glaube ich dadurch einen Widerspruch zu lösen, der durch die bisherige Auffassung des Skelets dieser Thiere und die Vergleichung desselben mit der übrigen Organisation entstehen musste.“ Ich glaubte hiedurch deutlich genug ausgedrückt zu haben, dass ich hier auf den knorpeligen Zustand deshalb Werth legte, weil er dem embryonalen Zustande der Wirbelsäule der höheren Wirbelthiere entspricht, dass sich somit hier ein Anschluss fände, während er bei den niemals knorpeligen, oder nur mit minimalen Knorpeltheilen ausgestatteten Wirbelsäulen der Knochenfische nicht in diesem Grade zu erkennen ist. Die Wirbelsäule der Teleostier entspricht nicht dem embryonalen Zustande jener der höheren Wirbelthiere, eben weil der Knorpel entweder gar keine, oder nur eine untergeordnete Rolle spielt. Gegen diese Auffassung hat Kölliker (Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier. Frankfurt, 1864. S. 47.) Bedenken erhoben, weil der knorpelige Zustand doch nur ein primordiales Stadium sei. Er sagt: „Eben so wenig als ein knorpeliges Cranium, und wenn es auch noch so ausgebildet ist, höher steht, als ein knöcherner Schädel, scheint mir eine knorpelige Wirbelsäule ausgebildeter genannt werden zu dürfen, als eine, die aus Knochen besteht.“ Ich nehme hievon Act nicht sowohl wegen der offenliegenden Verwechselung der Begriffe „höher stehen“ und „ausgebildet sein“, als wegen des Schlusses jener Excursion, in welchem mir zugegeben wird, „dass die knorpelige Wirbelsäule der Selachier in ihren entwickelten Formen bei weitem die vollkommenste der primordialen Wirbelsäulen ist und Bildungen erreicht, die unbedingt höher stehen, als die einfacheren Formen der höheren Entwickelungsreihe der knöchernen Wirbelsäulen.“ Da sich vom Kölliker'schen Standpuncte gegen diese seine eigene Auffassung dasselbe einwenden lässt, wie gegen die meinige, von der jene im Grunde nur eine Paraphrase ist, so muss es scheinen, als ob der genannte Autor jene Einwände gar unüberlegt erhoben habe.

Es ist also das Extremitätenskelet der höheren Wirbelthiere nur in seinen allgemeinsten Einrichtungen mit jenem der Selachier, und damit auch der übrigen Fische vergleichbar, und so bestimmt es aus den im Laufe dieser Abhandlung hervorgehobenen Thatsachen hervorgeht, dass das Metapterygium der auch in das Skelet der Vorderextremität der höheren Thiere übergehende Abschnitt der Brustflosse der Fische ist, so wenig begründbar ist eine Ausführung der Vergleichung der einzelnen Stücke mit einander. Wir haben selbst bei den Selachiern solche bedeutende Verschiedenheit im Flossenbaue gefunden, dass nur wenige Stücke in allen gleichmässig nachgewiesen werden konnten, die bei weitem grössere Mehrzahl dagegen keine Vergleiche zuliessen. Das Armskelet der höheren Wirbelthiere verhält sich nicht anders zum Flossenskelete der Selachier etc., als die Flossenskelete der Selachier etc. unter sich. Auch bei diesen fand die Vergleichung nur eine Homologie der Einrichtung des Ganzen, nicht der einzelnen Theile. Es fehlen also die Nachweise der speciellen Homologien, weil die Uebergangsformen uns abgehen, nicht nur die von den Fischen zu den höheren Wirbelthieren, sondern auch jene, welche unter den Selachiern einen unmittelbaren Zusammenhang herstellen könnten.

Wo die Reihen vollständig sind ist es ein Leichtes den Zusammenhang zu erkennen; er entgeht da auch dem Laien nicht. Aufgabe der Wissenschaft ist es aber, ihn da aufzudecken, wo er verborgen ist. Wenn nun auch weder die Untersuchung, noch die darauf gegründete Vergleichung die Kluft auszufüllen vermag, die zwischen den niederen und höheren Wirbelthieren besteht, so baut uns doch die Erkenntniss jenes Zusammenhanges eine Brücke, auf der selbst auf entferntere Strecken der Anschluss nicht zu verkennen ist.

Erklärung der Abbildungen.

Erste Tafel.

Zur Entwickelung der Clavicula des Menschen.

Fig. 1. Senkrechter Querschnitt durch die Mitte der Clavicula eines 18 Mm. langen Embryo.
- *p* Peripherische Zellschichte.
- *c* Knorpelhöhlen.
- *k* Knochenhöhlen.

Fig. 2. Theil des Querschnittes durch die Mitte der Clavicula eines wenig grösseren Embryo.
- *p* Peripherische Zellschichte.
- *a* Höhlungen ohne Ausläufer.
- *k* Höhlungen mit radialen Ausläufern und concentrischer Streifung der Wandung

Fig. 3. Querschnittsegment der Clavicula eines 18 Mm. langen Embryo, ein Dritttheil der Gesammtlänge der Clavicula von der Mitte entfernt.
- *p* Peripherische Zellschichte.
- *c* Knorpelzellen.

Fig. 4. Theil eines Querschnittes etwas näher gegen die Mitte (von demselben Embryo).

Fig. 5. Längsschnitt durch die sternale Hälfte der Clavicula eines 37 Mm. langen Embryo.
- *CC* Continuirliche Knorpelanlage in der ganzen Länge der Clavicula.
- *m* Markraum im Knorpel.
- *o* Ossificirte Rindenschichte des Knorpels.
- *K* Periostale Knochenschichte.
- *m'* Haversische Canäle in derselben.

Fig. 6. Querschnitt durch die acromiale Hälfte derselben Clavicula, in der Nähe des Endes (etwas mehr als Fig. 5 vergrössert).
- *p* Periostschichte.
- *C* Grosszelliges Knorpelgewebe.
- *K* Corticale Knochenschichte.
- *m* Markraum im Innern des Knorpels.

Fig. 7. Querschnitt durch die acromiale Hälfte der Clavicula desselben Embryo, dicht an der Mitte.
- *p* Periostschichte.
- *C* Ossificirter Knorpel.
- *K* Periostales Knochengewebe.
- *m* Haversische Canäle der periostalen Knochen.

Fig. 8. Ein Stück des in Fig. 5. dargestellten Längsschnittes nahe an der Mitte.
- *C* Knorpel.
- *K* Knochen.
- *o* Einige Zellen der Osteoblastschichte.
- *o'* Eine sich bildende Knochenhöhle.

Zweite Tafel.

Schultergürtel von Säugethieren, Vögeln und Reptilien.

Fig. 1. Rechte Hälfte des Schultergürtels von Echidna setosa.
Fig. 2. Dieselbe von Ornithorhynchus paradoxus.
Fig. 3. „ „ Aquila leucocephala (schräg von oben und aussen).
Fig. 4. „ „ Dromaeus novae Hollandiae (wie die vorige Fig.). *cl.* clavicula.
Fig. 5. „ „ Alligator Lucius.

Für die Figuren 1—5 gültige Bezeichnung:

s Scapula.
ss Suprascapularknorpel.
sp Spina scapulae.
a Acromion.
g Schultergelenkpfanne.
co Coracoïd.
ec Epicoracoïd.
f Loch im Coracoïd.

Fig. 6. Episternum von Dasyurus Maugei.
Fig. 7. „ „ Dasyurus ursinus (nach einem trockenen Skelete).
Fig. 8. „ „ Choloepus didactylus (desgl.).
Fig. 9. „ „ Cercolabes sp.

Bezeichnung der Figuren 6—9:

m Mittelstück des Episternum.
l Seitenstück desselben.
s Sternum.
c^1 Erste, c^2 zweite Rippe.
cl Schlüsselbein.

Fig. 10. Schultergürtel und Sternum von Lacerta agilis (juv.).

s Scapula.
ss Suprascapulare.
ch Knorpel zwischen beiden, der sich bei * in einen die Clavicula tragenden Fortsatz auszieht.
g Gelenkpfanne der Schulter.
co Coracoïd.
a Vorderer Schenkel desselben (Procoracoïd).
p Hinterer Schenkel.
ec Verbindungsstück dieser beiden.
cl Clavicula.
ep Episternum.
st Sternum.
c $^{1—5}$ Sternale Enden der Rippen.

Fig. 11. Sternum und Schultergürtel von Grammatophora barbata, ventrale Ansicht.
Fig. 12. Schulterknochen der rechten Seite von demselben Thiere.
Fig. 13. Sternum und Schultergürtel von Trachysaurus rugosus.
Fig. 14. Schulterknochen der rechten Seite von demselben.
Fig. 15. Sternum und Schultergürtel von Iguana.
Fig. 16. Schulterknochen der linken Seite von demselben.
Fig. 17. Sternum und Schultergürtel von Plestiodon Aldrovandi.
Fig. 18. Schulterknochen der rechten Seite von demselben.
Fig. 19. Sternum und Schultergürtel von Hemidactylus Oualensis.
Fig. 20. Schulterknochen der rechten Seite von demselben.
Fig. 21. Schultergürtel von Chamaeleo vulgaris.
* ligamentöser Strang.
Fig. 22. Schulterknochen der linken Seite von demselben.

Bezeichnung der Figuren 11—22.

s Scapula.
ss Suprascapularknorpel.
g Schultergelenkpfanne.
co Coracoïd.
pc Procoracoïd.
1 Fenster zwischen Coracoïd und Procoracoïd.
2 Fenster im Coracoïd.
3 Unteres } Fenster der Scapula.
4 Oberes }
st Brustbeinplatte.
st' Hinterer Theil des Sternum.
ep Episternum.
cl Schlüsselbein.
l Ligamentöser Strang.

Dritte Tafel.

Schultergürtel von Reptilien und Amphibien.

Fig. 1. Rechte Hälfte des Schultergürtels von Anguis fragilis etwa 10 mal vergrössert.
Fig. 2. Desgleichen von Testudo geometrica. nat. Gr.
Fig. 3. Linke Hälfte des Schultergürtels von Chelydra serpentina.
Fig. 4. Frontaler Durchschnitt durch die ventrale Verbindung des Schultergürtels von Rana temporaria juv.
Fig. 5. Ventraler Theil des Schultergürtels von Polypedetes quadrivittatus.
Fig. 6. Ventraler Theil des Schultergürtels von Hyla adelaidensis. Ein und ein halb mal vergrössert.
Fig. 7. Derselbe Theil von Phyllomedusa bicolor. * Sagittaldurchschnitt durch die Sternalplatte.
Fig. 8. Derselbe von Pelobates fuscus zweimal vergrössert.
Fig. 9. Derselbe von Bufo Leschenaulti.
Fig. 10. Derselbe von Bombinator igneus.
Fig. 11. Rechte Hälfte des Schultergürtels von Bombinator igneus.
Fig. 12. Ventraler Theil des Schultergürtels von Pipa americana.
Fig. 13. Rechte Hälfte des Schultergürtels von Pipa americana.
Fig. 14. Derselbe Theil von Menobranchus lateralis.
Fig. 15. Derselbe Theil von Proteus anguineus.
Fig. 16. Derselbe Theil von Menopoma.
Fig. 17. Derselbe Theil von Siredon.
Fig. 18. Derselbe Theil von Salamandra maculosa.
Fig. 19. Senkrechte Querschnitte durch die ventrale Vereinigung des Schultergürtels von Salamandra maculosa

Für alle Figuren dieser Tafel gültige Bezeichnung:

s Scapula.
ss Suprascapulare.
g Pfanne des Schultergelenks.
pc Procoracoïd.
co Coracoïd.
ec Epicoracoïd.
a Acromionartiger Fortsatz.
cl Clavicula.
st Sternum.
ep Episternum.

Vierte Tafel.

Schultergürtel der Selachier (Haie).

In allen Figuren ist die rechte Hälfte des Schultergürtels dargrstellt.

Fig. 1. Heptanchus cinereus. *A* von innen, *B* von hinten und aussen.
Fig. 2. Hexanchus griseus. *A*, *B* wie in Fig. 1.
Fig. 3. Heterodontus Philippi. *A* und *B* wie in Fig. 1. *c* von vorne.
Fig. 4. Galeus canis. *A*, *B* wie in Fig. 1.
Fig. 5. Pristiurus melanostomus. *A* von innen, *B* von hinten.
Fig. 6. Carcharias glaucus. *A* von innen, *B* von hinten und aussen.
Fig. 7. Scyllium Canicula. *A* von innen und hinten, *B* von vorne.
Fig. 8. Squatina vulgaris. *A* von hinten und aussen, *B* von vorne.
Fig. 9. Acanthias vulgaris. *A* von innen und hinten, *B* von aussen.

Für alle Figuren dieser Tafel gültige Bezeichnung.

s Verbindungsstelle mit der linken Schultergürtelhälfte.
g Anfügestelle der Brustflosse.
e Eintrittsöffnung
o Oberes } Austrittsloch } des Flossennerven.
u Unteres
v Vordere } Oeffnung eines accessorischen Canals.
h Hintere
k Verbindungsstelle mit dem Visceralskelet.

Fünfte Tafel.

Schultergürtel der Selachier (Rochen) und Chimaera.

In allen Figuren ist die rechte Hälfte des Schultergürtels dargestellt.

Fig. 1. Rhinobatus laevis. *A* von aussen und vorne, *B* von innen.
Fig. 2. Myliobates aquila. *A*, *B* wie Fig. 1.
Fig. 3. Trygon pastinaca. *A* von aussen, *B* von innen und hinten.
Fig. 4. Raja batis. *A* von aussen, *B* von innen und vorne, *C* von oben.
Fig. 5. Torpedo marmorata. *A* von vorne, *B* von hinten.
Fig. 6. Chimaera monstrosa. *A* von vorne, *B* seitlich, *C* von hinten.

Für alle Figuren dieser Tafel gültige Bezeichnung:

s Verbindungsstelle mit der linken Hälfte des Schultergürtels.
d Dorsales Ende des Schultergürtels.
g Anfügestelle der Brustflosse.
v Vorderer } Gelenkhöcker.
m Mittlerer
h Hinterer
e Eintrittsöffnung
o Oberes } Austrittsloch } des Flossennerven.
u Unteres
e' Accessorisches Eintrittsloch.
o' Oberes } accessorisches Austrittsloch.
u Unteres

Sechste Tafel.

Schultergürtel des Protopterus und der Ganoïden.

In allen Figuren ist die rechte Hälfte des Schultergürtels dargestellt. Der Knorpel ist bläulich, die aus knorpeliger Anlage entstandenen Knochentheile sind rothbräunlich, die nicht knorpelig präformirten Knochen gelbbräunlich colorirt.

Fig. 1. Protopterus annectens. *A* von aussen, *B* von innen.
Fig. 2. Accipenser sturio. *A* von innen, *B* von hinten, *C* Schulterknorpel von vorne und aussen nach Entfernung der Deckknochen.
Fig. 3. Polyodon folium. *A* von innen und hinten, *B* von aussen und vorne, *C* von hinten.
Fig. 4. Amia calva. *A* von innen, *B* von hinten.
Fig. 5. Lepidosteus platyrhynchus. *A* von innen, *B* von unten.
Fig. 6. Polypterus bichir. *A* von innen, *B* von aussen, *C* von hinten.

Für alle Figuren dieser Tafel gültige Bezeichnung:

cl Clavicula.
cl' Accessorisches Clavicularstück.
scl Supraclaviculare.
q Innere Leiste der Clavicula.
g Gelenkstelle der Brustflosse am primären Schulterknorpel.
v Verbindungsstelle des beiderseitigen Schulterknorpels.
s Oberer, *m m'* Mittlerer, *i i'* Unterer } Fortsatz des Schulterknorpels.
e Eintrittsloch des Nerven.
o Oberes, *u* Unteres } Austrittsloch.

Siebente Tafel.

Schultergürtel der Teleostier.

In allen Figuren ist die rechte Hälfte des Schultergürtels dargestellt. Das Colorit der einzelnen Theile entspricht der für Taf. VI. gegebenen Erklärung.

Fig. 1. Silurus glanis. *A* von innen und hinten, *B* von hinten und aussen.
Fig. 2. Cyprinus carpio.
Fig. 3. Mormyrus cyprinoides. *A* von innen, *B* von unten.
Fig. 4. Heterotis Ehrenbergii.
Fig. 5. Alepocephalus rostratus.
Fig. 6. Peristedion cataphractum.
Fig. 7. Trigla hirundo.
Fig. 8. Hemitripterus acadianus. *ch* Knorpel an der Schlüsselbein-Symphyse.
Fig. 9. Gobius guttatus. *k* Knorpelstreif, *ch* Knorpel an der Schlüsselbein-Symphyse.
Fig. 10. Esox lucius von oben.
Fig. 11. Lepidoleprus coelorhynchus.
Fig. 12. Aulopus filamentosus.

Für alle Figuren dieser Tafel gültige Bezeichnung:

cl Clavicula.
s Oberes Stück (Scapulare)
m Vorderes Stück (Procoracoïd)
x Spangenstück
i Unterer Fortsatz } des primären Schultergürtels.
g Verbindungsstelle mit der Brustflosse.

e Eintrittsöffnung
o Obere } Austrittsöffnung } des Flossennerven.
u Untere
t t' Oeffnungen.
r Lücke zwischen Clavicula und dem Procoracoïd.
1, 2, 3, 4, 5 Basalstücke der Brustflosse.
ch Knorpel an der Clavicular-Symphyse.

Achte Tafel.

Brustflosse der Fische. Ganoïden und Teleostier.

Knorpel bläulich, die aus Knorpel entstandenen Knochen rothbräunlich, die secundären Knochen gelbbräunlich colorirt.

Fig. 1. Rechter Schultergürtel und Brustflosse von Orthagoriscus.
cl Clavicula.
m Vorderes Stück des primären Schultergürtels.
1—4 Basalstücke der Brustflosse.
r Reihe von Knorpelstrahlen.

Fig. 2—9. stellen Skelete der rechten Brustflosse von der Unterseite dar.

Fig. 2. Accipenser sturio.
Fig. 3. Accipenser rhynchaeus.
Fig. 4. Polyodon folium.
Fig. 5. Lepidosteus platyrhynchus.
Fig. 6. Polypterus bichir.
Fig. 7. Amia calva.
Fig. 8. Silurus glanis.
Fig. 9. Pimelodus atrarius.
Fig. 10. Durchschnitt durch das primäre Flossenskelet von Barbus fluviatilis, } vergrössert.
Fig. 11. „ „ „ „ „ „ Salmo salvelinus, }

Bezeichnung für Fig. 2—11:
p Propterygium.
ms Mesopterygium.
mt Metapterygium.
1, 2, 3, 4, 5 Basalstücke der Brustflosse.
rr' Radien und Radienrudimente des primären Flossenskelets.
R Randstrahl des secundären Flossenskelets.

Fig. 12. Senkrechter Durchschnitt des Integuments der Brustflosse von Galeus canis, vergrössert.
hh Durchschnitte der „Hornfäden", die concentrische Schichtung zeigend.
i Interstitielles Gewebe (Bindegewebe).

Fig. 13. Querdurchschnitt durch die zweite Rückenflosse eines Embryo von Acanthias vulgaris, dicht über den Enden der Knorpelstrahlen.
hh Durchschnitte der „Hornfäden".
ss Schuppen des Integuments.

Neunte Tafel.

Brustflossenskelet der Selachier und Chimaera.

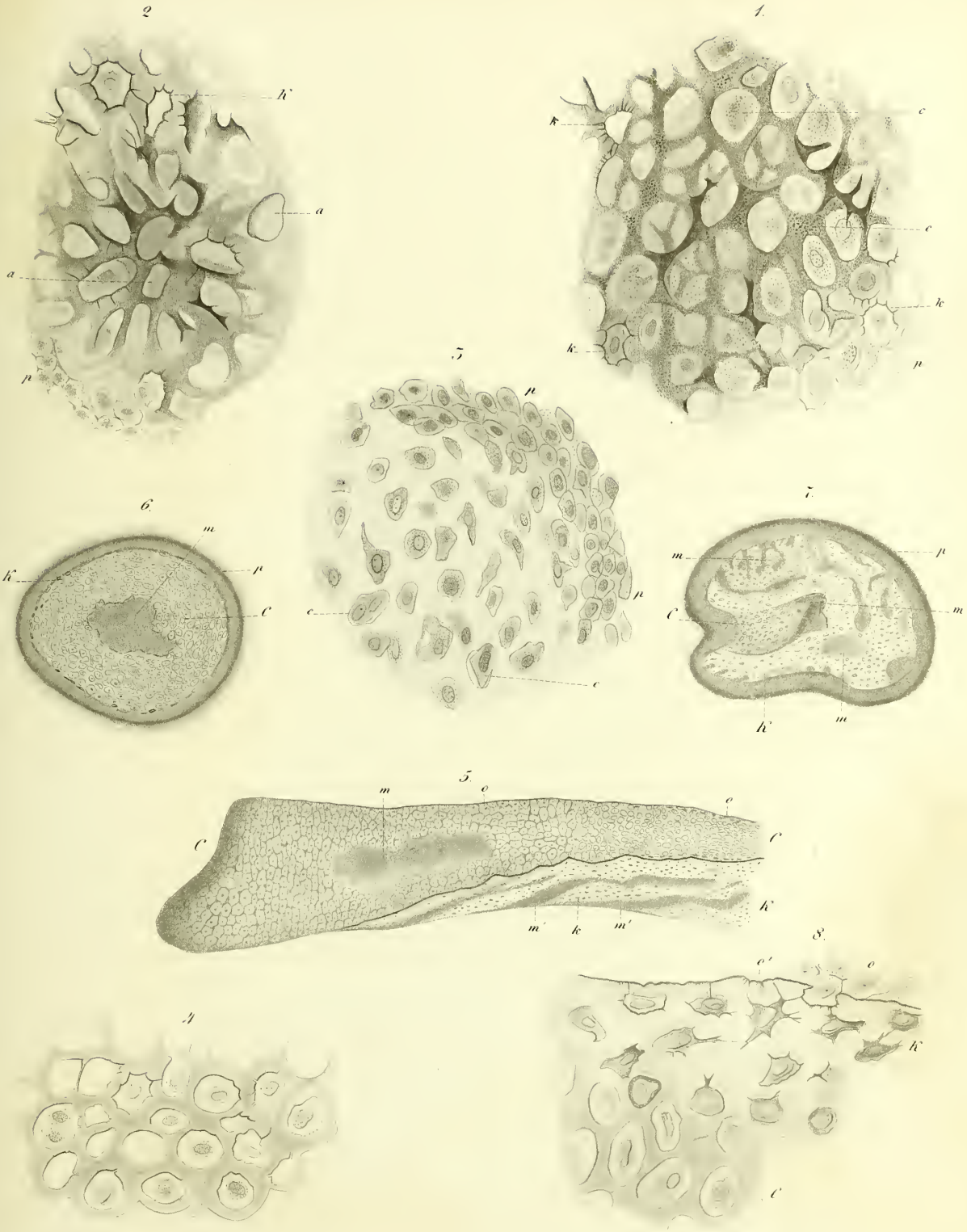
In allen Figuren ist die rechte Brustflosse von der Unterseite dargestellt. Bei Figg. 10, 11, 13, 14 wurde nur die Basis des Flossenskelets, sowie der hintere Theil desselben, vollständig gegeben.

Fig. 1. Hexanchus griseus.
Fig. 2. Heptanchus cinereus.

Fig. 3. Heterodontus Philippi.
Fig. 4. Acanthias vulgaris.
Fig. 5. Carcharias glaucus.
Fig. 6. Galeus canis.
Fig. 7. Pristiurus melanostomus.
Fig. 8. Scyllium canicula.
Fig. 9. Scymnus lichia.
Fig. 10. Squatina vulgaris.
Fig. 11. Trygon pastinaca.
Fig. 12. Torpedo marmorata.
Fig. 13. Raja spec?
Fig. 14. Myliobates aquila.
Fig. 15. Chimaera monstrosa.

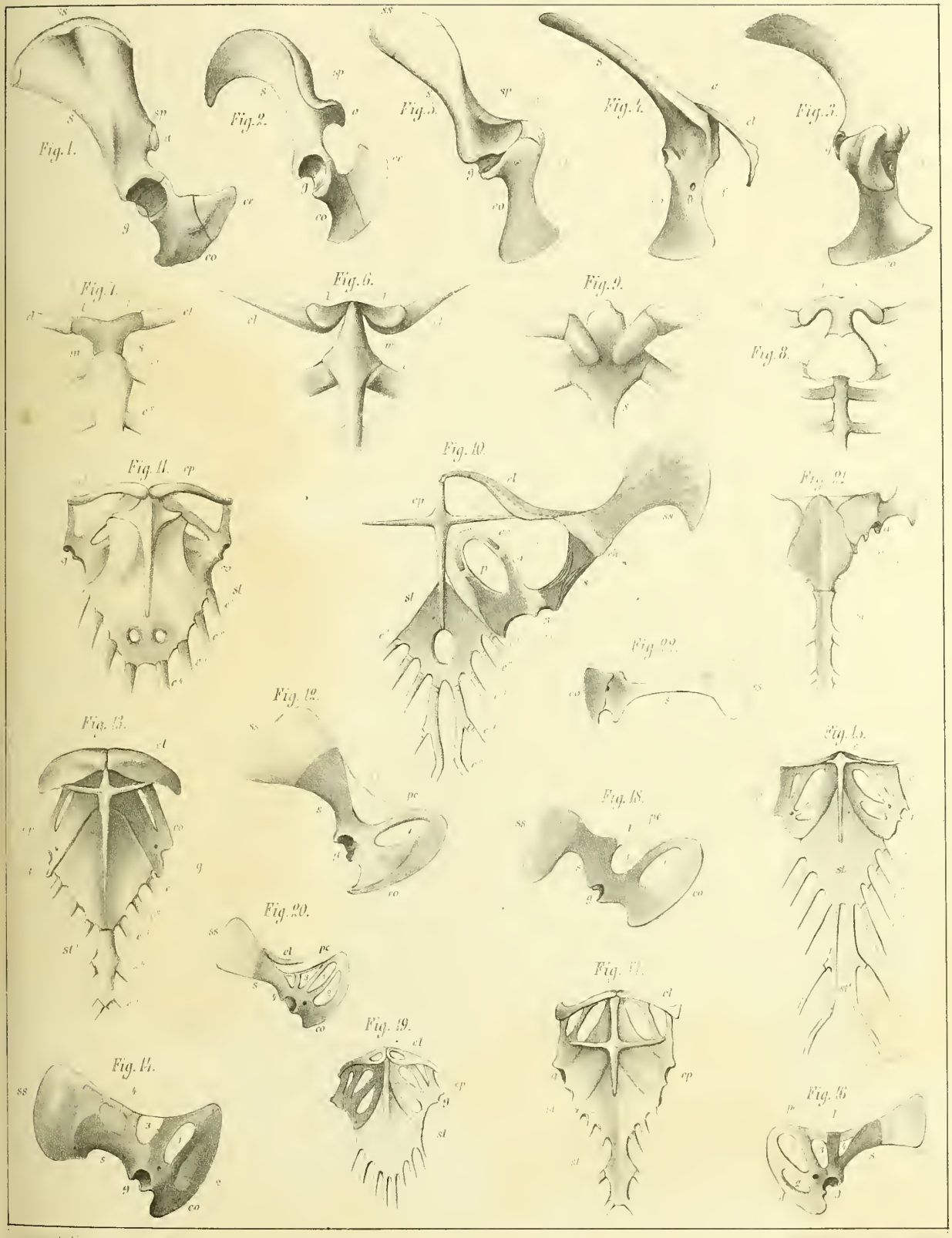
Für alle Figuren dieser Tafel gültige Bezeichnung:

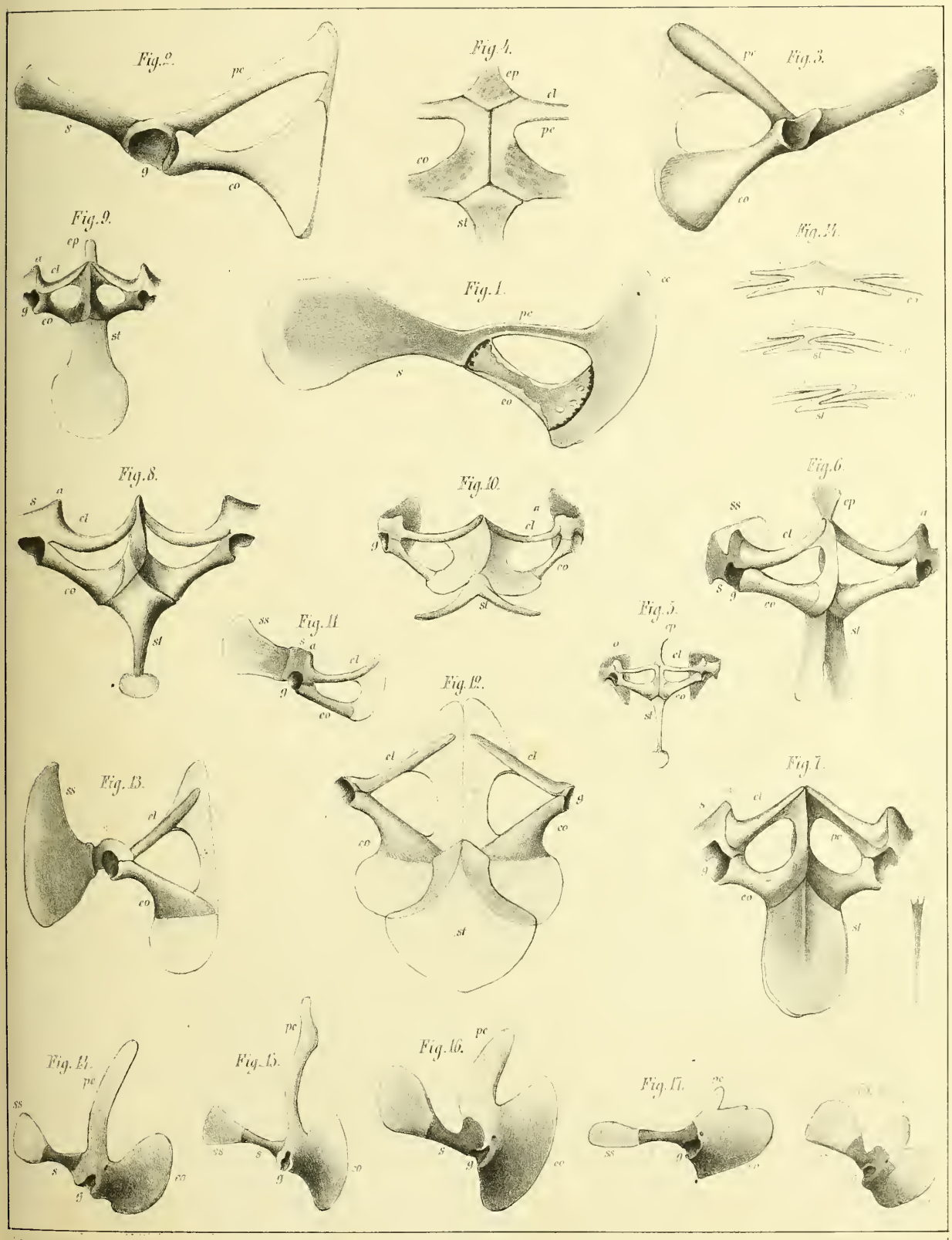
p, *p'* — Propterygium.
ms, *ms'* — Mesopterygium.
mt, *mt'*, *mt''* — Metapterygium.

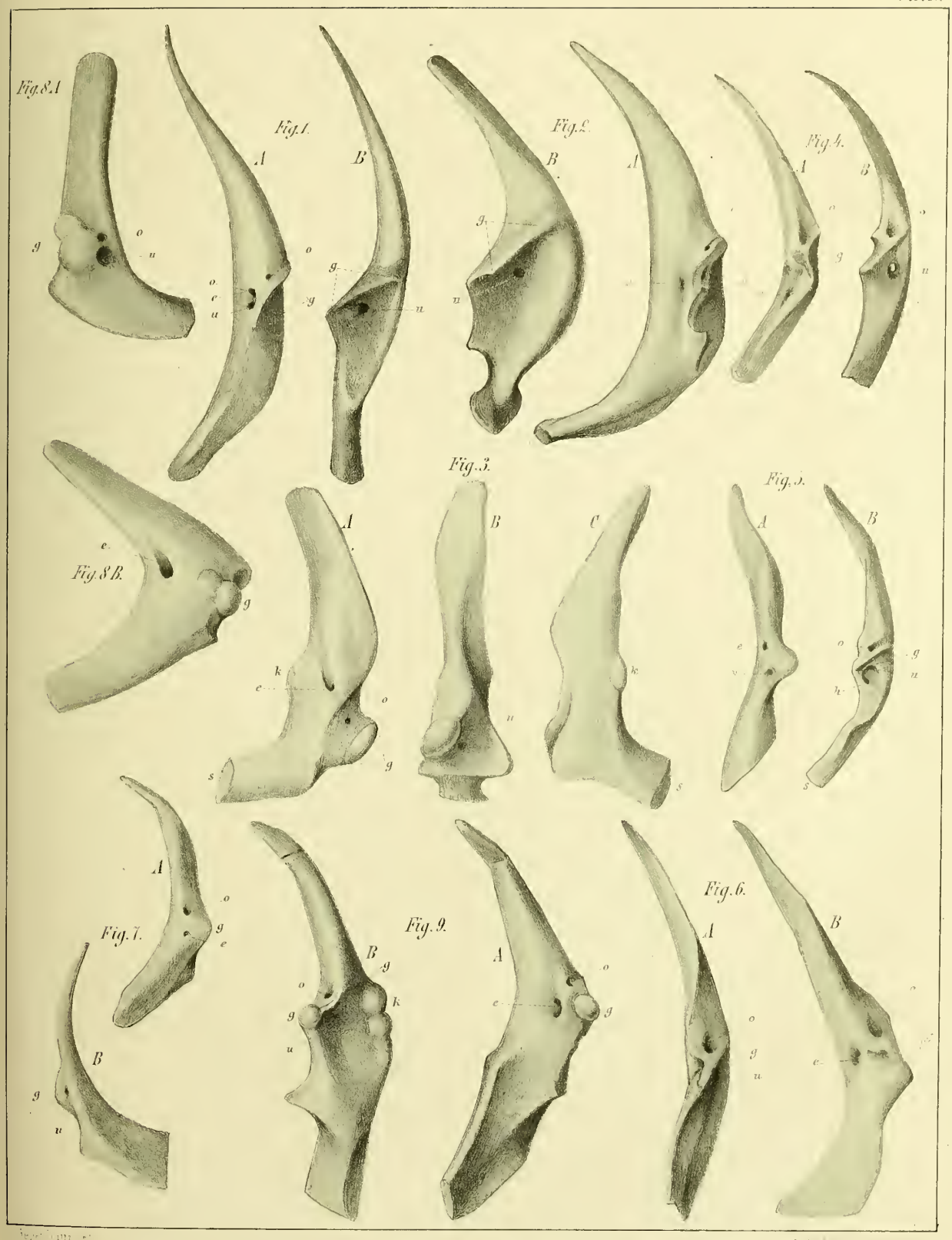


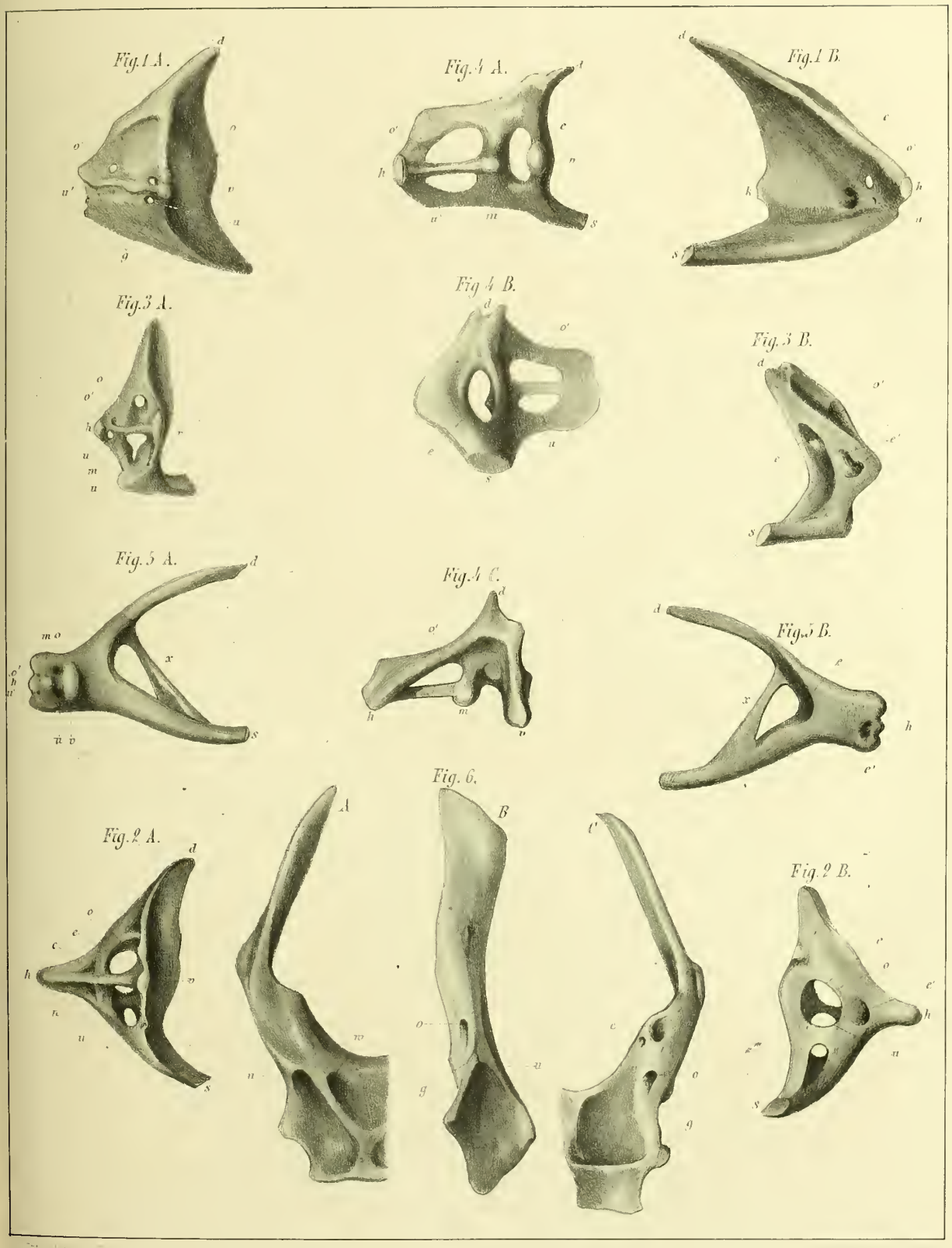
Gegenbaur del.

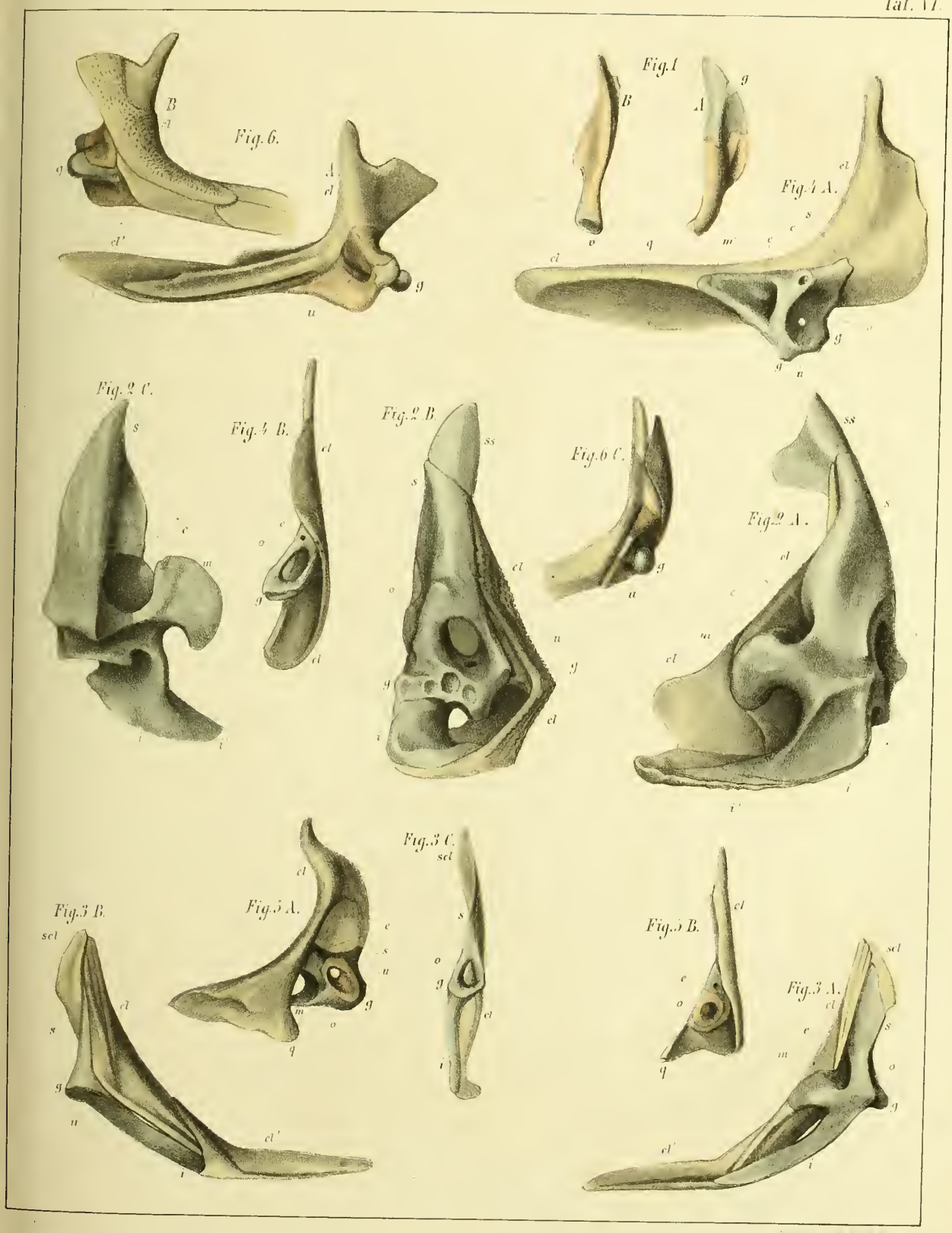
Wasenschieber sc.

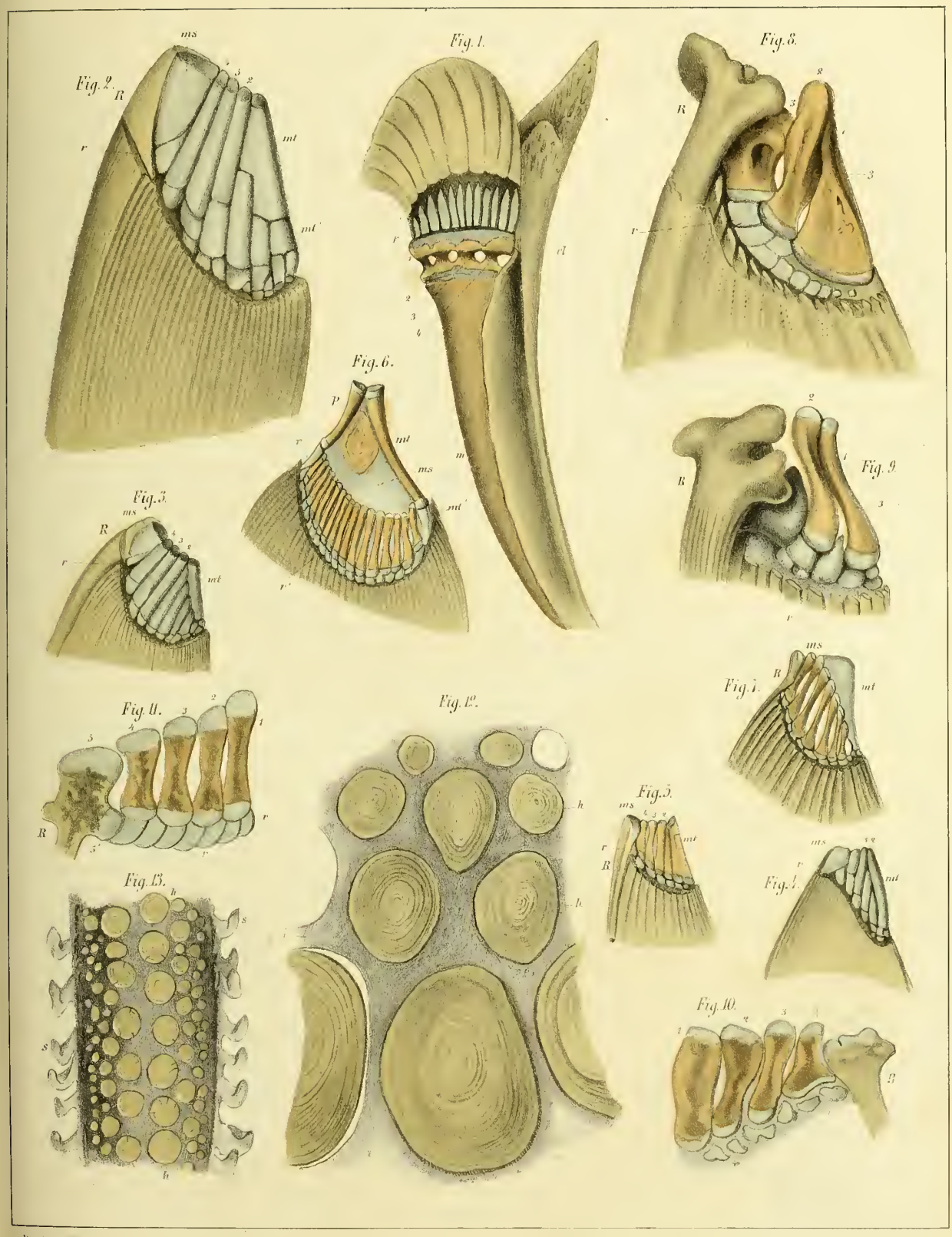


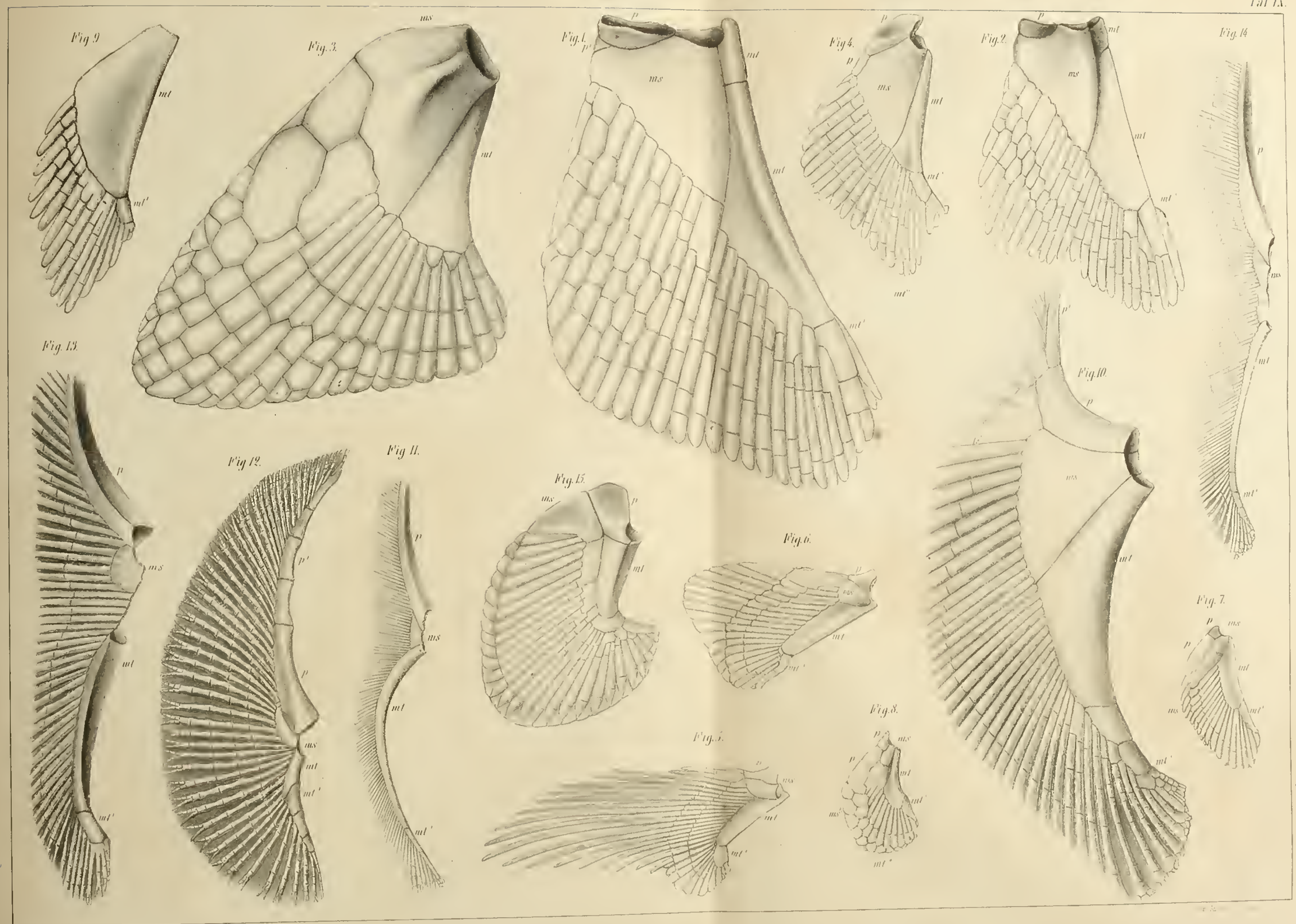












UNTERSUCHUNGEN

ZUR

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELTHIERE

VON

Dr. CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR DER ANATOMIE IN JENA.

DRITTES HEFT.

DAS KOPFSKELET DER SELACHIER, EIN BEITRAG ZUR ERKENNTNISS DER GENESE DES KOPFSKELETES DER WIRBELTHIERE.

MIT ZWEIUNDZWANZIG TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1872.

SEINEM THEUREN FREUNDE

ERNST HÄCKEL

WIDMET DIESE SCHRIFT

DER VERFASSER.

Vorwort.

Nach längerer Pause füge ich meinen früher veröffentlichten »Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie« eine neue grössere Arbeit an. Sie hat zum Zweck, durch die genauere Kenntniss des Kopfskeletes der Selachier zur Erkenntniss des Kopfskeletes der Wirbelthiere beizutragen. Diess konnte auf doppelte Weise geschehen. Erstlich lieferte der primordiale Zustand jenes Skeletes für die Vergleichung mit den differenzirteren, höher stehenden Abtheilungen der Wirbelthiere eine sicherere Grundlage als irgend eine andere Abtheilung niederer Wirbelthiere, selbst die Cyclostomen mit inbegriffen. Zweitens konnten aus der Durchforschung sowohl des Primordialcraniums als des primordialen Visceralskeletes feste Anhaltepunkte gewonnen werden für die Genese des Kopfskeletes. Im Zusammenfassen zahlreicher an den verschiedensten Theilen des gesammten Kopfskeletes wahrgenommener Thatsachen, die auf die Entstehung aus einem viel niederer stehenden, einfacheren Zustande folgern liessen, ergab sich die Begründung einer Auffassung, welche das wichtigste bezüglich des Kopfskeletes der Wirbelthiere bestehende Problem seiner Lösung entgegen führen kann. Diess möchte ich für das Hauptergebniss meiner Untersuchung gehalten wissen.

In dieser Beurtheilung und Verwerthung anatomischer Thatsachen weiss ich mich wenig in Uebereinstimmung mit vielen anderen zeitgenössischen Strebungen, denen nicht nur die Häufung zusammenhangsloser Einzelerfahrungen als wissenschaftliche Aufgabe, sondern auch jeder synthetische Denkprocess als eine Verirrung gilt.

»Die Vorsichtigen verlangen daher, man solle nur sammeln und es der Nachwelt überlassen, aus dem Gesammelten ein wissenschaftliches Gebäude aufzuführen, nur dadurch könne man der Schmach entgehen, dass erweiterte Kenntnisse Lehrsätze, die man für wahr gehalten, widerlegten. Wenn nicht schon das Widersinnige dieser Forderung daraus erhellte, dass die vergleichende Anatomie wie jede andere Wissenschaft eine unendliche ist, und also die Endlosigkeit der Materialiensammlung den Menschen nie zur Ernte auf diesem Felde

gelangen lassen würde, wenn er jener Forderung consequent nachkäme, so würde die Geschichte uns hinlänglich belehren, dass kein Zeitalter, in welchem wissenschaftliche Bestrebungen rege waren, sich so verläugnen konnte, dass es das Ziel seiner Forschungen nur in die Zukunft setzend, nicht für sich selbst die Resultate aus dem grösseren oder geringeren Schatze der Beobachtungen zu ziehen und die Lücken durch Hypothesen auszufüllen sich bemüht hätte.« »In der That wäre es auch eine Massregel der Verzweiflung, wenn man, um Nichts aus seinem Besitze zu verlieren, gar keinen Besitz erwerben wollte.«

So urtheilte C. E. v. Baer (Berichte von der königl. anatom. Anstalt zu Königsberg, zweiter Bericht. 1819, S. 13).

Bezüglich der Ausführung meiner Untersuchung bemerke ich, dass es sich dabei nicht ausschliesslich um Skeletgebilde handeln konnte. Da das Einzelne nie für sich, sondern nur aus dem Zusammenhange wirklich verstanden werden kann, waren auch die dem Skelet angefügten Weichtheile, vor Allem die Nerven, zu berücksichtigen. Die Arbeit hat sich dadurch in hohem Grade complicirt, aber es ward ihr daraus wesentlicher Gewinn, indem durch jene Untersuchungsmethode die Erklärung zahlreicher Skeletgestaltungen aus Anpassungen an andere ausserhalb des Skeletes befindliche Einrichtungen möglich ward. Nach dieser Seite hin hätten weitere Ausführungen sich verfolgen lassen. Vielleicht knüpft ein Anderer an das von mir Gebotene an. Bleibt doch auch sonst noch so Vieles, dessen ich nur in der Kürze gedenken konnte, oder wozu neue Untersuchungen nöthig sind.

Die Ausdehnung meiner Arbeit über eine grössere Anzahl verschiedener Selachierformen — 20 Gattungen — verzögerte den Abschluss der seit längerer Zeit geplanten, vor sieben Jahren begonnenen Untersuchung. Dabei waren in der Beschaffung des Materials auch manche äussere Schwierigkeiten zu überwinden.

Die Neuheit der meisten Objecte und ihre Bedeutung für die mir gestellte Aufgabe hat die Beifügung einer grösseren Anzahl von Tafeln nöthig gemacht, für deren liberale Gestattung ich dem Herrn Verleger grossen Dank weiss. Dass die Ausführung mancher Tafeln sowohl meinen Wünschen wie auch den bezüglichen Originalzeichnungen nicht ganz entspricht, wird, so hoffe ich, wenigstens den Zweck der Arbeit nicht beeinträchtigen.

Jena, im Mai 1872.

C. Gegenbaur.

Inhalt.

EINLEITUNG.

Die Geschichte des Kopfes der Wirbelthiere steht seit Langem zuvorderst in der Reihe der Probleme der vergleichenden Anatomie. Jede Epoche der Wissenschaft hat sich daran versucht, mit mannichfaltigen Methoden, mit verschiedenem Erfolge.

Die Fragen, »wie ist der Kopf der Wirbelthiere entstanden? welche Umformungen haben seine Gebilde in den einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere erlitten?« mussten sich naturgemäss vor Allem dem festen Gerüste zuwenden, das, wenn auch von den anderen, um- und eingelagerten Theilen beherrscht, doch am meisten das Ganze des Kopfes vorstellt. So begann man mit dem Kopfskelete, dem Schädel, und ist auch dabei stehen geblieben, denn selbst nur hiefür ist ein befriedigender Abschluss noch nicht erreicht, und gerade das Wesentlichste harrt noch der Lösung.

Da vom Kopfskelete die knöchernen Theile als die festeren ihrer Bedeutung als Stützorgane am vollkommensten zu entsprechen scheinen, sind es die als »Knochen des Kopfes« bezeichneten Gebilde, welche zuerst die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich ziehen. Diese Bevorzugung der festen Theile gegen die sonst noch dem Kopfskelet zugehörigen, nicht ossificirten Theile ist auch desshalb naturgemäss, weil der analytischen Untersuchung in jenen Gebilden die einzigen schärfer abgegrenzten Theile entgegentreten. Man lernte so die Theile des Kopfskeletes in den Knochen kennen und unterschied sie durch Benennung der einzelnen. Die Beziehung, die ein solcher Knochen durch seine Gestaltung und Verbindung zu anderen Organen bietet, war lange Zeit das Bedeutendste, das die Untersuchung liefern konnte, und vielfach verweilt die Anatomie heute noch auf dieser primitiven Stufe.

Das praktische Bedürfniss führte zuerst zur Kenntniss des menschlichen Kopfskeletes. Daran schlossen sich die mit diesem am meisten verwandten Ge-

bilde, die Schädel der Säugethiere. Man beschrieb deren Eigenthümlichkeiten, suchte nach den Verschiedenheiten. Ferner stehende Abtheilungen der Wirbelthiere wurden allmählich herbeigezogen; man lernte das Knochengerüste des Kopfes der Vögel, der Amphibien, der Fische kennen und belegte die Theile mit Namen. Daraus erwuchs allmählich eine vergleichende Betrachtung, welche die Verschiedenheiten der einzelnen Bildungen aufdeckte, dort Theile nachwies, welche hier fehlten, und hier Veränderungen erkannte, welche dort nicht bestanden. Das früher nur getrennt Betrachtete verband sich dadurch zu einem Ganzen. Ein solches von einheitlichem Rahmen umschlossenes Bild des Kopfskeletes gab zuerst Cuvier.

Wie unvollständig auch die einzelnen Abschnitte dieser Darstellung waren, da für einen grossen Theil der oft sehr tiefgreifenden Verschiedenheiten in den einzelnen Abtheilungen keine innere Verbindung bestand, so stellt sich jener erste Versuch schon durch seine Umfassung aller Wirbelthierclassen weit über andere der Vorgänger, die nur engere Grenzen sich gesteckt hatten. Das Gemeinsame im Baue des Kopfskeletes aller Wirbelthiere war damit wenn auch nur im Einzelnen erkannt. Durch den Nachweis vieler Verschiedenheiten, z. B. einer Anzahl von Knochen, die den Fischen zukommen und den höheren Classen fehlten, ward jenes Gemeinsame nicht aufgehoben, es stellte sich in dieser Verbindung mit Neuem und Fremdem gerade recht scharf heraus, als etwas dem Organismus Eingeprägtes, Typisches. Viele der von Cuvier als verschieden aufgeführten Theile des Kopfskeletes wurden von Anderen als gleichartig nachzuweisen versucht, und wenn Et. Geoffroy St. Hilaire und Andere in dem Kiemendeckelapparat der Teleostier Knochen erkennen wollten, welche die Säugethiere in Verbindung mit dem Gehörorgan besitzen, so sprach sich in diesem Irrthum viel eher ein Fortschritt als eine Verirrung aus. Der Fortschritt lag in der Erkenntniss einer gewissen Unterordnung der jeweiligen Function, in der Erkenntniss der Veränderlichkeit, der Biegsamkeit der Organes, welches in der einen Abtheilung zu dieser, in einer anderen Abtheilung zu jener Verrichtung Verwendung findet.

Die Fortbildung der Vergleichung der einzelnen Theile des knöchernen Kopfskeletes führte nicht bloss zu einer genaueren Kenntniss, sondern auch allmählich zum Verständniss des Zusammenhanges der einzelnen Formzustände unter einander. Eine reiche Literatur gibt ebenso Zeugniss von den ernsten Bestrebungen vieler Forscher, wie die Verschiedenheit der Meinungen die Schwierigkeit der Aufgabe beweist. J. F. Meckel, Köstlin, vor Allen aber der unter bescheidenem Titel eine ideenreiche Arbeit liefernde Hallmann, sowie endlich J. Müller begegnen uns auf diesem Wege.

Bei der nach dieser Richtung fortschreitenden Forschung wurde das Kopfskelet als solches zwar einem tieferen Verständnisse näher gerückt, aber es musste ein Complex für sich bleiben, etwas Eigenartiges, anderen Theilen des Skeletes Fremdes, so lange in ihm nicht Eigenschaften erkannt waren, welche es auf andere Skelettheile beziehen lassen konnten.

Solches geschah durch die Erkenntniss in der Zusammensetzung des Craniums verborgener Wirbel. Von Göthe und Oken ward durch die Idee, dass im Schädel Wirbel unter einander verbunden seien, eine neue Epoche angebahnt. War etwas jener Auffassung Aehnliches auch schon früher hin und wieder ausgesprochen worden, so war es doch nie in bestimmterer Form geschehen. Auch war es mehr der Schädel als Ganzes, den man einem Wirbel verglichen hatte. Es könnte darüber gestritten werden, welchem von beiden Männern für jene Entdeckung das grössere Verdienst zukomme. Das mag unberührt bleiben. Göthe war es, der unzweifelhaft zuerst jenen Gedanken fasste, aber dieser blieb doch mehr in der blossen Anschauung und gewann selbst in der späten Publication keine concrete Gestalt. Drei Wirbel kommen auf den Stirntheil des Schädels, drei auf den Antlitztheil. — Viel bestimmter tritt Oken auf. In bilderreicher, nichts weniger als klarer Darstellung vergleicht er die Wirbel des Schädels und ihre Theile mit jenen des Rückgrates. Jeder einzelne Kopfknochen erhält seinen Platz, als Körper, Bogen- oder Schlussstück eines Wirbels. Was von Knochen dem sich nicht fügen will, wird für Sinnesorgane beansprucht, auf welche auch die Wirbel bezogen werden, und das Ganze vervollständigt sich durch die Aufführung von rippenartigen Theilen, Kopfrippen, zu einem dem Rumpfe gleichartig zusammengesetzten Gebilde. Man erkennt in der Oken'schen Darstellung das Gewaltsame der Deutung, sowie weises Maasshalten in dem, was von Göthe geäussert ward. Gebührt Letzterem dafür der Preis, dass er nicht weiter ging, als die unmittelbare Beobachtung ihn geführt hatte, so darf bei Oken nicht übersehen werden, dass er die Anschauung zu einer Theorie weiter zu bilden versucht hat. Sollte der Schädel aus einem Complexe von Wirbeln gebildet erklärt werden, so mussten daran nicht bloss die Wirbel mit ihren Theilen sich finden, sondern ebenso die zu den Wirbeln gehörigen Gliedmassen, oder, wie Andere es auffassten, Rippen. Was an all' diesen Gebilden von dem Befunde an der Wirbelsäule abweicht, erklärt sich aus den neuen Beziehungen, welche hier die Wirbel zu anderen am Rumpfe fehlenden Einrichtungen erlangt haben.

Durch diese als »Wirbeltheorie« bezeichnete Hypothese verlor das Kopfskelet seine singuläre Stellung und das Unverständliche seines Baues, es ward ein modificirter, in vielen Punkten weiter entwickelter Abschnitt der Wirbel-

säule. In der ferneren Ausbildung dieser Lehre durch Bojanus, Spix, Blainville, Et. Geoffroy St. Hilaire, C. G. Carus u. A. sonderten sich wieder mancherlei Wege ab, und bald war es die Zahl der Wirbel, bald die einzelnen auf Wirbel bezogenen Knochenstücke, worin wir die Meinungen aus einander gehen sehen. Aber es ward durch jene Forscher das zuerst am Säugethierschädel erkannte Verhältniss auch an den Cranien anderer Wirbelthiere nachzuweisen versucht und dadurch der ganzen Lehre eine breitere Basis gegeben.

Die vollständigste Durchbildung erfuhr die Göthe-Oken'sche Lehre durch Owen's System der Osteologie. Durch die Aufstellung eines »Urtypus« des gesammten Skeletes ward das, was die Cuvier'sche Schule für die Vergleichung innerhalb engerer Abtheilungen geschaffen hatte, zu einem harmonischen Ganzen verbunden. Die Wirbeltheorie fand dabei eine gleichmässige Ausdehnung über »alle (4) Wirbelthierclassen«, an deren Kopfskelet vier Wirbel mit Zubehör in vielfachen Modificationen ihrer Theile nachgewiesen werden konnten.

Wie die Wirbeltheorie für die Auffassung des Kopfskeletes neugestaltend wirkte, so knüpft sich an eine andere Entdeckung eine ebenso bedeutende Umgestaltung. Aus Untersuchungen des Kopfskeletes von Fischen und embryonalen Cranien von Säugethieren war seit Langem bekannt, dass auch knorpelige Theile in die Zusammensetzung des Kopfskeletes eingehen, dass ganze Strecken des Craniums aus Knorpel gebildet werden. Diese Thatsache blieb ebenso unverwerthet, wie die gleichfalls länger bekannte, dass bei einer grossen Abtheilung der Fische das gesammte Skelet, somit auch der Schädel, nur in knorpeligem Zustande vorkommt.

Den Weg zum Verständniss dieser Thatsachen eröffnete die Embryologie, indem sie nachwies, dass ein knorpeliges Cranium den Vorläufer des knöchernen Kopfskeletes bilde. C. E. v. Baer war wohl der erste, der die Beziehungen des knöchernen zum knorpeligen Cranium am Schädel von Fischen hervorhob und zugleich die Verschiedenheit in der Genese der Schädelknochen würdigte, während später durch Dugès bei Amphibien das Maass der Betheiligung des Knorpelcraniums (*cartilage craniofacial*) an der Verknöcherung genauer festgestellt ward. Ebenso wurde die von Baer nur angedeutete Thatsache, dass ein Theil der Schädelknochen ausser Beziehung zur knorpeligen Grundlage steht, in bestimmter Weise nachgewiesen.

Von da an finden wir die embryologische Forschung nach drei verschiedenen Richtungen die Erkenntniss des Kopfskeletes fördernd, und auf jedem dieser Wege wichtige Ergebnisse erzielend. Erstlich sind es die frühesten Zustände des Craniums, denen die Beobachtung sich zuwendet. Dass der knorpelige Zustand in einem weichen, indifferenten, oder wie man das genannt hat, häutigen Zustand

einen Vorläufer hat, ähnlich wie ihn der knöcherne im knorpeligen besitzt, dass ferner das Verhalten des knorpeligen Craniums in seiner ersten Form in den einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere ein gemeinsames ist, lieferte für die Vergleichung der Cranien das erste sichere Fundament. Durch Rathke, Vogt und Agassiz ward zuerst dieser Weg beschritten, und mit der genaueren Durchforschung des knorpeligen Zustandes des Säugethiercraniums durch Jacobson erwuchs allmählich die Lehre vom Urschädel oder Primordial-Cranium. Die an diesem auftretende Sonderung von knöchernen Theilen liess die schon von Dugès erkannte Verschiedenartigkeit der Entstehung dieser Knochen weiter verfolgen, und vornehmlich durch Reichert, A. Bidder, Kölliker u. A. wird die Scheidung der Kopfknochen in solche, die aus dem Primordialcranium entstehen, und andere, die von aussen her in weicher Grundlage auftretend hinzukommen, vollzogen. Hat auch die Lehre von den »primären« und »secundären« Knochen die fundamentalen Fragen minder gefördert, ja vielmehr selbst eine neue Frage aufgeworfen, so hat sie doch die Vergleichung der einzelnen Theile wesentlich gefördert, da sie aus der Genese für die Bestimmung der Homologieen ein Kriterium schuf.

Während die Erforschung der ersten Zustände des Craniums, wie die Untersuchungen der Osteogenese das Kopfskelet an sich und nicht als etwas auf andere Gebilde Beziehbares im Auge hatten, ward ziemlich gleichzeitig nach einer dritten Richtung Bahn gebrochen, durch den Nachweis der Beziehungen des sogenannten Visceralskeletes zum Cranium. Reichert's überaus wichtige Entdeckung der Metamorphose des den Schlund umziehenden Bogensystems bei den höheren Wirbelthieren eröffnete nicht bloss einen Einblick in einen für die einzelnen Abtheilungen höchst verschiedenen Differenzirungsvorgang, sondern lieferte auch den Nachweis der Abstammung zahlreicher Knochen des Kopfskeletes aus ursprünglich dem Cranium fremden Bildungen. Damit erschloss sich zugleich zum ersten Male das Verständniss des Zusammenhanges einer ganzen Kategorie von Skelettheilen in den niederen und höheren Classen der Wirbelthiere; nämlich jene des Kiefer-Gaumenapparates. Wie bereits früher durch Meckel, Huschke u. A. für diese Richtung der Forschung der Grund gelegt ward, so wird sie durch Rathke und Bischoff in deren embryologischen Monographieen weiter geführt.

Durch die Lehre vom Primordial-Cranium und die daran geknüpften embryologischen Forschungen bezüglich des Visceralskeletes war ein wesentlicher Fortschritt in der Erkenntniss des Kopfskeletes besonders damit gegeben, dass nunmehr die ganz oder theilweise knorpelig bleibenden Zustände des Craniums niederer Wirbelthiere mit dem knöchernen Schädel der höheren Wirbelthiere

sich verbinden liessen. Der Knorpelzustand schliesst nicht mit den niederen ab, diese dadurch von den höheren Formen scheidend, sondern vererbt sich bis zu den höchsten Abtheilungen, wo er, auf frühe Entwickelungsstadien beschränkt, zur Entstehung eines Theiles des knöchernen Schädels die Grundlage abgibt.

Ebenso wichtig ward die Erkenntniss, dass nicht alle Theile des Kopfskeletes aus dem Primordialcranium hervorgehen, dass eine Anzahl derselben der knorpeligen Grundlage entbehrend, entweder durch Hautknochen vorgestellt sind, oder, in anderer Auffassung, nach Art derselben entstehen.

Während diese allmählig auf die feineren Verhältnisse der Genese des knöchernen Craniums sich lenkenden Untersuchungen in immer ausgedehnterem Maasse feststellten, dass auch die Chorda dorsalis in einen Abschnitt der Schädelbasis sich fortsetzt, konnte darin eine Beziehung des Craniums zur Wirbelsäule gesehen werden. Als Vorläufer des gesammten Axenskeletes erschien die Chorda dorsalis zu dem im Wirbel sich gliedernden Theile jenes Skeletes in demselben Verhältnisse, wie zu dem anderen Abschnitte, der als Primordial-Cranium nicht in knorpelige Segmente zerlegt ward. Wenn man aus der Existenz der Chorda im Cranium auf die Wirbelnatur desselben schloss, so musste man wieder jene Auffassung nur auf denjenigen Theil des Craniums beschränken, der in seiner Basis von der Chorda durchsetzt wurde. Dadurch erfuhr die Göthe-Oken'sche Hypothese eine bedeutende Modification, indem eine Anzahl von Knochen weder auf Wirbel bezogen, noch vom Visceralskelet abgeleitet werden konnte. Auch in anderer Weise geschah jener Hypothese bedeutender Eintrag durch die Embryologie, denn anstatt dass die neuen Thatsachen bezüglich der Urform des Craniums sich zu Gunsten der Wirbel-Hypothese verwerthen liessen, sprachen sie gerade gegen dieselbe, da sie sowohl das »membranöse« wie das knorpelige Cranium niemals aus Wirbelsegmenten sich aufbauend, sondern stets als ein Continuum erwiesen. Nur durch gänzliches Ignoriren der Embryologie konnte an dem starren Wirbelsystem, wie dies durch Owen geschah, festgehalten werden, und wenn auch andere mit den entwickelungsgeschichtlichen Ergebnissen Vertraute jener Hypothese in modificirter Form das Wort redeten, so entsprang dies mehr aus dem Drange nach einer Lösung des Schädelproblems, als aus der Prüfung der embryologischen Thatsachen.

Bei dieser Sachlage musste das ablehnende Verhalten Cuvier's gegen die Wirbel-Hypothese Nachfolge finden, und selbst bei den meisten Anhängern derselben übte sich die Kritik mehr in Beschränkung als in Weiterbildung. Man schien eine Anschauung nicht sofort aufgeben zu können, die, wenn auch nirgends realen Boden gewinnend und deshalb unhaltbar, doch einmal in ihrem Wesen als ideales Ziel der Wissenschaft vorgeschwebt hatte. Anstatt der drei

von den meisten Anatomen zugelassenen Schädelwirbel halten manche, wie C. Vogt, nur das Occipitalsegment des Craniums einem Wirbel vergleichbar, und ähnlich spricht sich auch Agassiz aus. Andere treten noch mehr auf die Cuvier'sche Seite.

Unzweifelhaft der bestgewappnete Gegner erstand der Wirbel-Hypothese in Huxley. Seine zuerst in einer »*Croonian lecture*«, später in den »*Elements*« entwickelten Gründe stützen sich auf die Thatsachen der Embryologie. Die erste Anlage des gesammten Axenskeletes ist eine gleichartige, sondert sich aber in zwei Abschnitte, welche beide die Chorda umfassen, der hintere differenzirt sich zur Wirbelsäule, der vordere ist niemals gegliedert, er wird zur Anlage des Craniums. Dieselbe geht eigenthümliche Veränderungen ein, ebenso wie die Wirbelsäule in ihrer Differenzirung ihren eigenen Weg einschlägt. »Der Schädel ist nicht mehr eine modificirte Wirbelsäule, als die Wirbelsäule ein modificirter Schädel; aber beide sind wesentlich gesonderte und verschiedene Modificationen einer und derselben Bildung.«

Nach meinem Dafürhalten hat Huxley den Angelpunkt der ganzen Wirbelfrage getroffen, denn alle Begründungen aus der Anordnung der Ossification des Craniums oder der sonst getrennten Knochen des Kopfes werden hinfällig, sobald feststeht, dass am Knorpel-Cranium keine Spur von Wirbelsegmenten besteht. Schon der Nachweis, dass ein nicht geringer Theil der auf Stücke von Wirbeln bezogenen Knochen, wie z. B. die sämmtlichen Knochen des Schädeldaches, gar nicht knorpelig präformirt ist, musste die »Wirbeltheorie« erschüttern, nicht minder die Thatsache, dass in den unteren Abtheilungen, bei Fischen und Amphibien, die Beziehung der vor dem Occipitalsegmente liegenden Abschnitte des Craniums auf Wirbel am schwierigsten ist. Und gerade in jenen Abtheilungen müssten sich doch die Reste ursprünglicher Wirbel am vollständigsten erhalten haben. Somit ist weder von Seite der Embryologie, noch durch die Vergleichung der ossificirten Bestandtheile des Craniums jene Auffassung begründbar. Sie wird daher als vor der Kritik nicht bestehbar aufgegeben werden müssen.

Ich sehe also mit Huxley in den sogenannten Wirbeln des Schädels, in welcher Zahl man sie auch annehmen mochte, keine von Wirbeln ableitbaren Bildungen. Die einzelnen jene Segmente zusammensetzenden Skelettheile sind niemals Theile von Wirbeln gewesen, können also auch keine solchen vorstellen, wenn sie verknöchert sind. Soweit sie aus dem Primordial-Cranium hervorgehen, sind sie discrete Ossificationen eines stets continuirlichen Knorpelstückes, angepasst an die Form jenes Knorpel-Craniums und den Verhältnissen seines Wachsthumes entsprechend sich ver-

grössernd. Soweit sie nicht aus dem Knorpelcranium entstehen, sind sie theils an ihm gebildete Belegknochen, die ursprünglich dem Integumente entstammen, theils Ossificationen, die in oder an Theilen des Visceralskeletes auftreten, und von daher dem Cranium zukommen.

Ist nun damit für das Einzelne ein Verständniss gewonnen, so bleibt das Ganze des Kopfskeletes doch unerklärt und erscheint unverständlich, so lange es, wie nach dieser Auffassung, als ein dem übrigen Axenskelet völlig fremder Theil betrachtet werden muss. Daran wird nichts geändert durch die Vollständigkeit, in der die Homologieen der einzelnen Knochen durch die Wirbelthierreihe nachweisbar sein mögen.

Liegt also im Kopfskelet noch ein Problem vor, so wird man bei jener Vergleichung der knöchernen Bestandtheile desselben nicht stehen bleiben dürfen. Man wird vielmehr zu einer neuen Prüfung der Thatsachen schreiten müssen, auf deren Grund die ehedem hergestellte Vergleichung des Craniums mit der Wirbelsäule sich unhaltbar erwies. Von diesen Thatsachen ist die bei weitem wichtigste, dass am Primordial-Cranium keine Spur einer Gliederung im Wirbel besteht. Ist diese Thatsache nach allen Seiten erwiesen, so ist das Problem für jetzt unlösbar. Ist sie dagegen noch keineswegs so feststehend, wie es scheinen möchte, so wird eine neue Untersuchung geboten sein.

Prüfen wir die Grundlagen, so ergibt sich, dass ein Nachweis einer mangelnden Gliederung des Knorpel-Craniums bei solchen Wirbelthieren geliefert wurde, deren Knorpel-Cranium vergänglich ist, insofern aus und an ihm ein knöcherner Schädel sich aufbaut. Embryonen von Säugethieren, Vögeln, Amphibien, Knochenfischen dienten als Objecte. Es wird nicht bezweifelt werden können, dass das Knorpel-Cranium dieser Thiere eine gemeinsam ererbte Bildung sei, und ich glaube, auch darüber herrscht keine Divergenz der Meinungen, dass ein Zustand als der ursprüngliche angenommen werden muss, in welchem das Knorpel-Cranium ohne Ossificationen bestand. Wir werden diesen Zustand als den niederen bezeichnen dürfen, da er dem Auftreten von Ossificationen vorhergeht. Findet sich nun dieses Knorpel-Cranium in einer Abtheilung der Wirbelthiere vollständig und ohne Ossification persistirend, so wird man diese Form allen anderen, ein mehr oder minder vollständig knöchernes Cranium besitzenden gegenüber als die niedere anzusehen haben, wenn auch zunächst nur in Beziehung auf das Cranium. Eine solche Abtheilung bilden die Selachier — Haie und Rochen. — So lange an dem knorpeligen Cranium dieser Thiere nicht gleichfalls das Fehlen jeder auf eine ursprüngliche, Wirbeln entsprechende Segmentirung deutenden Spur nachgewiesen ist, erscheint eine auf die nur kurze Zeit bestehenden Knorpel-Cranien der Teleostier wie der höheren

Wirbelthiere gestützte Beweisführung unvollständig. Die Cranien der Selachier sind aber noch nicht in den Kreis jener Forschung gezogen worden, wie sie denn bis jetzt nur in höchst unvollkommener Weise bekannt sind. Letzteres wird aus meiner Untersuchung hervorgehen, die ich vornehmlich auf Grund der überaus wichtigen, wenn auch bis jetzt noch wenig gewürdigten Thatsache, dass in der genannten Abtheilung das in den anderen Abtheilungen vergängliche Primordial-Cranium sich unverändert forterhält, unternommen habe.

Wenn wir schliessen dürfen, dass da, wo die Urform des Craniums fortbesteht, auch andere Theile des gesammten Kopfskeletes sich minder verändert zeigen werden, so werden die Selachier zu einer Untersuchung des letzteren gleichfalls die geeignetsten Organismen sein. Sie werden die Grundlage bieten, auf der die vergleichende Anatomie des Kopfskeletes der Wirbelthiere sich sicherer erheben kann, als von bereits differenzirteren Formen, wie es die knöchernen Cranien sind.

Da mir das Knorpelcranium der Selachier zum Ausgangspunkt so wichtig erschien, weil es einen tiefer stehenden Zustand repräsentirt, bedarf es noch der Rechtfertigung wegen des Ausschlusses der Cyclostomen, die gleichfalls mit einem Knorpelskelete versehen und zudem noch in der ganzen übrigen Organisation eine tiefere Stufe einnehmend, jenen Anforderungen noch besser hätten entsprechen müssen. Darauf kann erwidert werden, dass sowohl in dem Cranium wie in vielen Punkten ihrer übrigen Organisation die Cyclostomen bedeutend abweichende Verhältnisse darbieten und keinen so directen Anschluss an die übrigen Wirbelthiere bieten. Sie wurden daher von Häckel mit allem Recht als Monorrhina den Amphirrhina gegenüber gestellt. Die darin ausgesprochene Auffassung kann kaum schärfer präcisirt werden. Von so abweichenden, keine stricten Vergleichungen zulassenden Formen auszugehen, wäre kein glücklicher Gedanke. Wenn auch durch die Deutungen, welche Huxley einzelnen Theilen des Craniums gab, dasselbe dem Cranium der Amphirrhina näher gerückt scheint, so besteht darüber doch keineswegs Sicherheit. Die gewiss vorhandene Verbindung mit den Amphirrhinen mag nachzuweisen sein, aber die Entfernung, welche zwischen diesen und den Cyclostomen liegt, wird dadurch nicht vermindert.

Was endlich das Verhältniss der Selachier zu anderen Gruppen der Fische angeht, so werde ich dasselbe auf den folgenden Seiten näher zu beleuchten suchen und hoffe damit den Einwänden zu begegnen, welche gegen meine Auffassung schon mehrmals erhoben worden sind. Am meisten für diese Auffassung werden die Ergebnisse der Untersuchung sprechen können.

Die systematische Stellung der Selachier.

In der zoologischen Systematik gibt es Partieen, in welchen die Meinungen aus einander gehen können, ohne dass man die einzelne eines Irrthums zeihen dürfte. Wenn es sich um die Anordnung von gleichwerthigen Abtheilungen handelt, oder von solchen, die durch einzelne gleich tief greifende, aber verschiedene Organsysteme betreffende Differenzen unterschieden sind, wird es vom subjectiven Ermessen des Beurtheilers abhängen, welchen Charakter er in den Vordergrund stellt und als am schwersten wiegend betrachtet. Es ist dann ziemlich unnützer Streit, die eine Ansicht der anderen gegenüber vertreten zu wollen, und bei solchen systematisch gleichwerthigen Abtheilungen, d. h. solchen, die vom gemeinsamen Stamme gleich weit sich entfernt haben, ist es gewiss am zweckmässigsten, auf eine Rangordnung, auf ein Ueber- oder Untereinanderstellen, gänzlich zu verzichten.

Anders verhält es sich bei solchen Abtheilungen, die unter sich in einem Abhängigkeitsverhältnisse stehen und eine Subordination unzweifelhaft erscheinen lassen, insofern die eine Abtheilung von der anderen abgeleitet werden muss. Hiebei muss beachtet werden, dass solche Ableitungen nur bedingterweise möglich sind, sobald es sich um lebende Formen handelt, und hierüber muss ich mich näher aussprechen, um nicht missverstanden zu werden. Wenn wir zwei Organismen mit einander vergleichen und in beiden nah verwandte Organisationen entdecken, von denen die eine einen niederen Zustand, die andere einen höheren repräsentirt, der Art, dass die höhere auf verfolgbaren, wohl auch während der individuellen Entwickelung nachweisbaren Wegen aus der niederen entstanden gedacht werden kann, so werden wir die eine niedere als Stammform der anderen bezeichnen können. Man braucht dabei keineswegs im Sinne zu haben, dass die höhere Form unmittelbar aus der niederen hervorging. Vielmehr hat man sich die Sache derart vorzustellen, dass in der niederen Form die Fortsetzung eines Organisationszustandes sich erhalten hat, der in der anderen Form allmählich sich veränderte und dadurch zu einem höheren, d. i. differenzirteren hinführte.

Wenn die von irgend welcher Stammform ausgehenden, verschiedenartig sich differenzirenden Generationsreihen, wie sie zeitlich nach einander existiren mussten, räumlich und zeitlich neben einander vorkämen, würde in der Erkenntniss der Beziehungen der einzelnen Organismen zu einander kein Zweifel sein. Da uns aber in den gegenwärtig lebenden Organismen nur Endpunkte jener nothwendig vorauszusetzenden Generationsreihen vorliegen, deren Stammformen

uns unbekannt sind, ist es Aufgabe der Forschung, aus der Vergleichung der Organisation jener Organismen das Gemeinsame aufzusuchen, um von daher als von etwas Ererbtem auf die ursprüngliche Stammform zu schliessen. Wenn ich weiss, dass allen Wirbelthieren eine Chorda dorsalis zukommt, die eine bestimmte Lagerung zum Nervensysteme und zum Ernährungsapparate besitzt, so werde ich der Stammform aller Wirbelthiere ein solches Organ zuschreiben, weil nur dann verständlich wird, dass es allen Wirbelthieren (durch Vererbung) zugetheilt ward. Ich werde aber solche Wirbelthiere, deren Chorda unverändert bleibt, bezüglich dieses Verhaltens tiefer stellen als jene, deren Chorda verändert wird oder gänzlich verschwindet, denn die ersteren verhalten sich eben weniger verändert, stehen somit der Stammform näher, indess die anderen die veränderten, differenzirteren und damit entfernteren sind.

Dieses vorausgeschickt, wende ich mich zur Beantwortung der eigentlichen Frage und werde zunächst an der Organisation der Selachier zeigen, dass Ganoïden und Teleostier weiter differenzirte Formen sind, indess an den Selachiern sich noch am meisten von der Stammform erhalten hat.

Integument. Die allgemeine Verbreitung der Placoïdschüppchen bei den Haien lässt diese Form der Hautverknöcherung als die unter den Selachiern niederste betrachten, gegen welche die grösseren Hautzähne und Platten mancher Rochen als differenzirte Zustände sich verhalten. Die völlige Uebereinstimmung im Wesentlichen des Baues der Placoïdschüppchen und der Zähne der Kiefer lehrt, dass beiderlei Gebilde, Hautzähne und Kieferzähne, zusammengehören*). Da die Kieferzähne die differenzirteren, höher entwickelten Gebilde, die Hautzähnchen dagegen die indifferenten sind, müssen erstere von letzteren abgeleitet werden. Die Kieferzähne erscheinen als Differenzirungen eines vom äusseren Integumente her sich in die Mundhöhle fortsetzenden ursprünglich gleichartigen Zahnbesatzes, wie denn viele Haie die ganze Schlundhöhle oder doch grosse Strecken derselben mit denselben Zähnchen besetzt zeigen, welche das Integument trägt, und bei manchen die Kieferzähne sich auch in der Form den Hautzähnen gleich verhalten, zuweilen selbst im Volum sich wenig davon unterscheiden. Zwischen den Kieferzähnen junger Haie und den Hautzähnchen erwachsener besteht häufig gar keine andere Verschiedenheit, als die der Oertlichkeit des Vorkommens.

Wenn diese Verhältnisse wie gebührend in näheren Betracht genommen werden, so wird man bei den Haien einen Zustand statuiren müssen, der die erste Genese der Kieferzähne noch in ihrem ursprünglichen Zusammenhange

*) Neuerdings hat auch Hannover auf diese Uebereinstimmungen hingewiesen.

mit Hautgebilden zeigt, und damit die Herkunft aller davon ableitbaren Zahnbildungen erkennen lässt.

Damit berühre ich eine Frage, auf welche verschiedene Antworten gegeben werden können. Die Zahnbildungen der Wirbelthiere sind entweder verschiedenartigen Ursprungs, d. h. dieselben sind in den einzelnen Abtheilungen selbständig entstanden, oder sie leiten sich von Einer Quelle ab und Eine Form ist als der Ausgangspunkt aller der mannichfaltigen Formzustände anzusehen, welche diese Gebilde besitzen. Im ersteren Falle bleibt die Ausführbarkeit der Herstellung einer Verknüpfung der verschiedenen Formen der Zähne ausser Betracht, man wird jeder Form einen selbstständigen Ursprung zutheilen. Hat man sich jedoch hiebei vorzüglich auf die Verschiedenartigkeit der Zahnformen gestützt, — und nur dann hat jene Annahme einen Sinn, — so übersieht man, dass innerhalb engerer Abtheilungen, selbst bei derselben Art, sogar an demselben Kiefer verschiedene Formen, oft ausserordentlich von einander abweichende Zahngebilde vorkommen, wofür die Fische, lebende wie fossile, reiche Beispiele darbieten. Wenn man sich klar gemacht hat, dass bei sehr nahen Verwandten, unter den Selachiern z. B. bei Mustelus und Galeus, die man doch gewiss von gemeinsamer Abstammung halten wird, sehr verschiedene Zahngebilde bestehen, wenn man weiss, dass bei den Rochen die Zähne nicht selten der sexuellen Sonderung gemäss sich verschieden verhalten, dass ferner bei anderen Fischen auch nach dem Alter sogar nicht unbedeutende Verschiedenheiten der Zähne bestehen, so wird man diese Verschiedenheit als den Ausdruck einer Differenzirung, eines Sonderungsvorganges betrachten müssen und zur Annahme einer gemeinsamen Grundform gelangen. Die Zahnbildung an sich ist dann dieser Auffassung gemäss das für alle zahntragenden Wirbelthiere vererbte Moment, die Verschiedenheit der Gestaltung und der Structur das durch Anpassung Erworbene.

Die Annahme Einer Grundform der Zähne führt zur Frage nach der Entstehung derselben. Dafür können wieder zwei Ansichten bestehen. Nach der einen werden die Zähne sofort in ihrer Function als Zähne auf den Kieferrändern entstanden sein, nach einer anderen werden auch sonst im Integumente verbreitete Hartgebilde an den von ihnen an den Kieferrändern besetzten Strecken in die Function als Zähne getreten sein. Die Zahnfunction ist dann eine neue, differenzirte, im Gegensatz zur früheren indifferenten.

Gegen die erste Ansicht spricht die wichtige Thatsache, dass für die meisten Organe erst ein indifferenter Zustand bestand, oder ein Zustand, in dem das Organ eine oder mehrere andere functionelle Bedeutungen besass. Jene Auffassung postulirt dagegen schon ein functionell und damit auch anatomisch differenzirtes Gebilde, dessen erster Zustand bereits in jener Richtung verwendet

wird, und sich dadurch auf Grund der Vererbung erhielt. Wenn wir uns ein solches Verhältniss auch vorstellen könnten, so ist damit dem bei den Haien offen liegenden Befunde gegenüber Nichts erwiesen, wir können zwar die Möglichkeit zugeben, aber damit wird die erwähnte Thatsache, dass bei den Selachiern die Zähne vom Integumente her ableitbar sind, nicht aufgehoben. Es wird also jene andere Ansicht als die begründetere gelten dürfen, welche Haut- und Kieferzähne nicht bloss für gleichartige Gebilde nimmt, sondern noch die letzteren aus einem den ersteren entsprechenden indifferenten Zustande ableitet.

Nachdem wir zur Annahme einer Stammform der Zähne gelangten und diese bei Selachiern in Integumentgebilden verbreitet fanden, so fragt es sich weiter, ob diese Formen der Hautzähnchen in demselben Befunde als Stammformen gelten könnten. In dieser Beziehung ist zu betonen, dass ich nicht sowohl die nämlichen Hautzähnchen, wie sie die heute lebenden Selachier besitzen, sondern vielmehr ähnliche, im näheren Verhalten allerdings noch unbekannte Hautgebilde im Sinne habe, dass ich aber bei weitem das grössere Gewicht auf den bei den Selachiern zu führenden Nachweis vom Zusammenhange der Kieferbedeckung und den Hartgebilden des Integumentes legen muss und nur wenig auf die specielle Form dieser Theile. Das ist eben das Bedeutungsvolle, dass beiderlei Gebilde bei den Selachiern gleichartig beschaffen sind, und das wäre ebenso wichtig, wenn sie Platten oder irgend andere Bildungen vorstellten *).

Diese Gleichartigkeit erscheint als ein niederer Zustand gegenüber den Differenzirungen, welche Ganoïden und Teleostier an denselben Theilen aufweisen. Die Hartgebilde des Integumentes der Ganoïden sind, wenigstens in der rhomboidalen Schuppenform, bestimmt als Modificationen der Placoïdschüppchen der Selachier zu erkennen, aber die Zähne der Ganoïden sind nicht mehr von diesen rhomboidalen Schuppen ableitbar, wohl aber von Zahnbildungen, wie sie bei Selachiern bestehen. Weiter entfernen sich die Cycloidschuppen der Ganoïden, oder auch die Panzerplatten fossiler Formen und der Störe, und in den Schuppen der Teleostier ist diese Differenzirung in noch höherem Maasse ausgebildet. Dasselbe gilt von den Zahnbildungen, die sich immer weiter von den Hartgebilden des Integumentes entfernen.

---

*) Ein gleichfalls das Gebiss der Selachier auf eine niedere Stufe verweisender Umstand ist der Mangel von Beziehungen der Zähne zu den Skelettheilen der Kiefer. Bei manchen finden sich sogar Zähne an Strecken, die gar keinen festen Skelettheil als Unterlage besitzen. Dies gilt von den mittleren oberen Zähnen bei den Notidaniden, deren Palatoquadratknorpel median ziemlich weit von einander abstehen.

Man findet also wie die bei Selachiern gleichartigen Zustände sich bei Ganoïden und Teleostiern differenzirt haben. Integumentgebilde und Kieferzähne, jedes geht seinen eigenen Weg der Sonderung, und nur bei den Selachiern finden sich beide zusammen. Aus dem bei den letzteren offenbaren Zustande der Indifferenz gegenüber dem Verhalten der übrigen Fische folgere ich den niederen Zustand der fraglichen Theile bei den Selachiern. Wie Teleostier und Ganoïden ihnen sich gegenüber stellen, so verhalten sich auch Dipnoï und Chimären, beide durch hoch differenzirtes Gebiss ausgezeichnet, und erstere auch durch eine Schuppenform, die viel eher den Teleostiern oder den Ganoïden sich anschliesst.

Skelet. Kopfskelet. Während ich bezüglich des genaueren Verhaltens auf die Ergebnisse dieser Abhandlung verweisen muss, soll hier nur der knorpelige Zustand des gesammten Kopfskeletes betont werden. Wenn dieser als der frühere im Gegensatz zum knöchernen, späteren zu beurtheilen ist, stellen sich die Selachier tiefer als die Dipnoï, die Ganoïden und Teleostier. Nur die Chimären könnten mit ihnen noch auf gleicher Stufe stehen. Aber mit dem Cranium derselben finden sich bereits Theile des Visceralskeletes verschmolzen, die bei allen Selachiern noch frei sind, woraus sich für die Chimären ein differenzirter, höherer Zustand ableitet.

Wirbelsäule. Der knorpelig bleibende Zustand*) der Wirbel, ihrer Bogenstücke und der Rippen stellt wieder die Selachier unter die Dipnoï, die meisten lebenden Ganoïden und die Teleostier. Für fossile Ganoïden ist der gleiche Zustand der Wirbelsäule wahrscheinlich. Jene, von denen gar keine Reste der Wirbelsäule sich erhalten haben, können hier nicht als Beleg für einen niederen Formzustand gelten, da nicht ersehen werden kann, welchen Antheil die Chorda und welchen knorpelige Wirbel besassen. Für die Störe besteht zwar eine niedere Form in der gleichmässigen Ausdehnung der mächtigen Chorda dorsalis, worin auch die Chimären und die Dipnoï übereinstimmen. Für die letzteren wird das durch die knöchernen Rippen und oberen Bogen vollständig wieder aufgewogen, und die Erwägung, dass bei manchen Haien, wie Centrophorus — dann Notidaniden — die Chorda relativ nur wenig verändert

*) Dieser Zustand wird nicht wesentlich alterirt durch die Verkalkungen, welche bestimmte Partieen der Wirbelkörper erleiden. Es liegt darin zwar ein Sonderungsvorgang, aber einer untergeordneten Art. Auf keinen Fall kann er der Ossification als morphologisch gleichwerthig betrachtet werden. Ebenso untergeordnet ist die Sonderung des perichordalen Knorpels der Wirbelkörper in eine innere und äussere Schicht, die durch eine elastische Membran (die Limitans) getrennt sind und zur Aufstellung einer besonderen knorpeligen Chordascheide — eben der inneren perichordalen Knorpelschichte — Anlass gegeben haben.

ist, gestattet nicht, die mit gleichmässig persistirender Chorda versehenen Abtheilungen der Fische viel niederer als die Selachier zu stellen. Bei den Chimären erscheint dagegen die Verschmelzung der vorderen Wirbel als ein differenzirter Zustand. Bezüglich des Antheils, den die Wirbelsäule am Skelete der Schwanzflosse hat, stellen sich wieder die Selachier tiefer als Ganoïden und Teleostier, aber Chimären und Dipnoï werden in dieser Beziehung noch unter den Selachiern stehen*).

Gliedmassen. Dass das Gliedmassenskelet aller lebenden Ganoïden von einem Zustande sich ableitet, der jenem bei den Selachiern gleich sein musste, und dass jenes der Teleostier wiederum von einem dem der Ganoïden ähnlichen Befunde abstammen muss, das habe ich bereits vor längerer Zeit ausführlich nachgewiesen, und habe darin bis jetzt noch keine ernste Widerlegung

---

*) Diese Auffassung der Wirbelsäule der Selachier bedarf einer Erläuterung, da sehr wenig beachtet wird, dass der Begriff hohe und niedere Organisation sich ganz verschieden verhält, je nachdem man ihn auf die Phylogenie bezieht oder ohne diese physiologisch beurtheilt. Die Organisation einer Milbe oder eines Schmarotzerkrebses steht physiologisch betrachtet weit unter der eines Ringelwurmes, aber wir stellen Milbe oder Schmarotzerkrebs dennoch höher, halten ihre Organisation für höher in phylogenetischer Beziehung. So ist die Wirbelsäule der Selachier ohne Beziehung auf die Phylogenie auf einer hohen Stufe. Die mächtige, sonst nur in höheren Abtheilungen bestehende Entwickelung des Knorpels und dessen Differenzirungen berechtigen zu diesem Ausspruche. Aber phylogenetisch nimmt sie eine tiefe Stufe ein, denn von ihr ähnlichen Zuständen der Wirbelsäule leiten sich sowohl die bei Ganoïden und Teleostiern bestehenden Bildungen dieses Skelettheiles ab, wie auch wiederum jene der höheren Wirbelthiere, nicht aber können die Knorpelskelete der Selachier von den bereits ossificirten Zuständen des Skeletes abgeleitet werden. In dieser Richtung habe ich mich schon früher einmal ausgesprochen (»Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule« Leipz., 1861, S. 61) und ohne Rücksicht auf die Phylogenie mit Bezug auf die bei den Teleostiern bestehende Rückbildung des Knorpelskeletes geäussert, dass bei den Selachiern ein höherer Zustand der Wirbelsäule vorhanden sei. Das war auch noch aus dem folgenden Satze: »dass ich die Wirbelsäule der Selachier, nicht obgleich, sondern weil sie aus Knorpel besteht, höher stelle als die der Teleostier« leicht verständlich. Kölliker hat das zu einer Bemerkung gegen mich benutzt (»Wirbel der Selachier« Frankfurt a. M., 1864, S. 47) und belehrt mich, dass »die knöcherne Wirbelsäule den vollendeten Zustand vorstelle etc.«, dass ich also »Unrecht« habe. So gern ich bereit bin, Belehrungen anzunehmen, so kann ich es leider in diesem Falle nicht, da Kölliker seine lange »Bemerkung« damit schliesst: »dass die knorpelige Wirbelsäule der Selachier in ihren entwickelten Formen bei weitem die vollkommenste der primordialen Wirbelsäulen ist und Bildungen erreicht, die unbedingt höher stehen als die einfacheren Formen der höheren Entwickelungsreihe der knöchernen Wirbelsäulen.« Da in der letzten Phrase doch nur die Teleostier gemeint sein können, findet sich Kölliker mit mir in der schönsten Harmonie, und es bliebe nur fraglich, was er mit jener »Bemerkung« eigentlich wollte, wenn nicht viele andere gegen mich gerichtete Bemerkungen von gleichem logischen Werthe befriedigenden Aufschluss darböten.

erfahren. Das bezügliche Skelet der Selachier ist das vollständigere, zu dem das der Ganoïden sich als eine Rückbildung verhält, und ebenso stellen sich die Teleostier zu den Ganoïden. In dieser Beziehung scheinen mir die Thatsachen sowohl bezüglich des Schultergürtels als auch der Vordergliedmassen ausserordentlich klar zu liegen. Gleiches gilt von den Hintergliedmassen. Die Selachier sind somit unterhalb der Ganoïden zu stellen, da für diese die Existenz eines Flossenskeletes, wie es die Selachier besitzen, nothwendig vorausgesetzt werden muss. Chimära stellt sich den Selachiern gleich. Auch Lepidosiren steht bezüglich des Typus der Gliedmassen nicht tiefer, nur die Volumsentfaltung ist eine geringere. Durch die Ossification des Schultergürtels rückt aber Lepidosiren wieder über die Selachier. Dagegen bietet sich bei Ceratodus*) ein neuer Typus des Gliedmassenskeletes dar. Bei den Selachiern, Chimären, Lepidosiren sind die Knorpel-Strahlen am Flossenstamme nur auf Einer Seite angebracht, der Typus ist uniserial. Von einer solchen Skeletform sind die Gliedmassenskelete aller höheren Wirbelthiere ableitbar. Bei Ceratodus ist das Gliedmassenskelet ein biseriales, die Grundform, die ich als Archipterygium bezeichnete, ist gefiedert. Wenn es sich erweist, dass diese Form bei manchen fossilen Ganoïden verbreitet vorkam, so kann daraus nur geschlossen werden, dass die lebenden Ganoïden sich sehr weit von jenen entfernen, dass man also unter jenem Namen von einander sehr weit entfernt stehende Formen zusammenfasst, denn die biseriale Form des Flossenskeletes ist entweder ein früherer, älterer Zustand als die uniseriale, oder mindestens ein gleich früher, gleich alter. Nur das erscheint mir sicher, dass die biseriale Form nicht von der uniserialen abzuleiten ist, dagegen ist wahrscheinlich die uniseriale durch Rückbildung der biserialen entstanden, wie am Brustflossenskelete mancher Haie erweisbar ist**). Desshalb kann Ceratodus bezüglich des Gliedmassenskeletes nicht über die Selachier gestellt werden, aber mit Gewissheit auch nicht tiefer.

Nervensystem. Für das centrale Nervensystem ergibt sich das Gehirn der Selachier zwar mit jenem der Chimären und der Ganoïden am meisten in Uebereinstimmung, während das der Teleostier die Aehnlichkeit mehr in den früheren Zuständen besitzt. Aus den Differenzirungen der einzelnen Abschnitte des Selachierhirnes ist jedoch bei den grossen in den einzelnen Gattungen herrschenden Verschiedenheiten weniger eine die Selachier als Abtheilung umfassende absolut höhere Stufe des Hirnes, als eine bedeutende Divergenz der

---

*) S. Günther in »Proceed. of Royal. Soc.« Nr. 127, 1871 und »Annals and Mag. of nat. hist.« March, 1871.

**) Siehe meine Untersuchungen über das Archipterygium in der Jen. Ztschr. Bd. VII, S. 131.

Ausbildung der einzelnen Theile ableitbar. An der Medulla oblongata bieten manche Selachier sogar ganz bestimmte auf einen niederen Zustand verweisende Einrichtungen. Daher besteht kein Grund, das Selachierhirn von jenem der Ganoïden abzuleiten, beide können höchstens auf gleicher Stufe stehend beurtheilt werden.

Das peripherische Nervensystem zeigt am cerebralen Theile wiederum innerhalb der Selachier die primitiveren Verhältnisse. In meiner Arbeit über die Kopfnerven von Hexanchus habe ich mehrere dieser Punkte hervorgehoben*). Aus dieser kann auch ersehen werden, dass die bei Lepidosiren bestehende Verbindung des Glossopharyngeus mit dem Vagus nicht als der ursprüngliche Zustand angesehen werden darf. Bezüglich näherer Verhältnisse muss ich auf die angeführte Untersuchung verweisen.

Darmcanal. Dieses Organsystem besitzt nur bei Chimära ein einfacheres Verhalten. Bei den Ganoïden kann es als dem der Selachier gleichstehend gelten, und bei den Teleostiern entfernt es sich davon. Der letzte bei Selachiern, Chimären und Dipnoï als Cloake erscheinende Abschnitt ist bei Ganoïden in der Rückbildung begriffen.

Schwimmblase. Da dieses Organ bei manchen Selachiern im rudimentären Zustande erkannt wurde, so kann daraus geschlossen werden, dass es bei den Vorältern der Selachier ausgebildet war. Diese Vorältern oder Stammformen der Selachier müssen eine Summe von Eigenschaften besessen haben, die sich auf die lebenden vererbten, sie müssen eben desshalb selachierähnlich gewesen sein. Das scheint unerlässlich. Desshalb können jene Fische, welche diese Eigenschaften nicht besitzen, auch nicht der Stammform der lebenden Selachier näher stehen, wie auch immer ihre Schwimmblase sich vollständig erhalten haben mag. Aus dem Vorkommen eines Schwimmblasenrudimentes bei Selachiern, im Gegensatze zur ausgebildeten Schwimmblase bei den Ganoïden (denen darin auch Ceratodus sich gleichstellt), sowie bei vielen Teleostiern, kann also nicht eine absolut höhere Stellung derselben gefolgert werden. Es ist eben hier ein Organ rückgebildet, das bei anderen sonst differenzirten Formen sich erhielt. Dieses Organ dient also mehr zur Verknüpfung der Selachier mit den anderen Abtheilungen als zu einer Hebung der ersteren auf eine höhere Stufe**).

Kiemen. Die grosse Ausbildung der Kiementaschen, sowie ihre Vermehrung auf 6 und 7 in einzelnen Formen (Notidaniden) zeigt bei den Sela-

---

*) »Jenaische Zeitschrift« Bd. VI, S. 497.

**) Hinsichtlich der Beziehungen der Schwimmblase zu den Lungen der Dipnoï könnte man der Meinung sein, als ob der respiratorisch fungirende Zustand dieser Anhangsgebilde des

chiern dieses Organsystem auf einer hohen Stufe. Wenn die geringere Zahl aus der grösseren abgeleitet werden muss und als Reduction zu deuten ist, so müssen die mit einer grösseren Kiemenzahl versehenen Selachier als niedere Formen gelten, in denen die bei den übrigen mit nur fünf Kiementaschen versehenen Selachiern rückgebildeten Kiemen sich erhalten haben. Durch einen Nachweis solcher bei den letzteren vorkommender Rudimente würde diese Deutung gesichert sein. Da aber bei den fünf Kiemen tragenden Selachiern hinter dem letzten Kiemenbogen keine Spuren einer rückgebildeten Kieme erkannt werden können, so wäre die Ableitung der pentabranchialen Formen von hexabranchialen oder heptabranchialen Formen etwas problematisch, wenn nicht bei den Embryonen der Rochen durch Wyman*) sechs Kiemenspalten (abgesehen von der in das Spritzloch übergehenden Spalte) nachgewiesen worden wären. Dadurch wird die Stammform der Rochen mit jener der Notidaniden enger verbunden.

Nachdem uns also die Rochen durch ihre Embryonalzustände auf Formen mit mehr als fünf Kiementaschen verweisen und solche Formen innerhalb der Abtheilung der Haie in der That noch bestehen (Notidani), wird die pentabranchiale durch die Vergleichung als eine rückgebildete Form sich herausstellen. Ist die verminderte Kiemenzahl von der grösseren abgeleitet, so ist die letztere als den ursprünglichen Zustand repräsentirend zugleich der Charakter eines phylogenetisch niederen Verhaltens, das uns nur bei den Selachiern entgegentritt.

Dieses Verhältniss muss besonders bei der Vergleichung mit den Ganoïden in Betracht kommen, deren Kiemen mit den pentabranchialen Haien Uebereinstimmung zeigen und diese im Bestehen eines Spritzloches und einer Spritzlochkieme erhöhen.

Darmcanals der frühere, der irrespiratorische der spätere sei. Aus einer Vergleichung der Organe selbst ist wohl sehr schwer zu einer definitiven Entscheidung zu kommen. Dagegen liefern die Kiemen, sowie die Verhältnisse der Kreislaufcentren ganz bestimmte Nachweise dafür, dass die respiratorische Function der Schwimmblase, d. h. der Uebergang derselben in eine Lunge, den spätern Zustand vorstellen muss.

*) »Memoirs of the American Academy of Science and Arts« 1864. Rudimente der letzten Kiemenspalte scheinen sich in der Regel nicht zu erhalten. Um so auffallender erschien mir bei einer Raja circularis das Vorkommen unmittelbar vor dem Brustgürtel hinter der fünften Kiementaschenmündung gelegener narbenartiger Stellen von der Form geschlossener Kiemenspalten. Es ist die erste mir bekannte Andeutung einer sechsten Kiemenspalte bei erwachsenen Rochen. Da ich nachträglich von Herrn Dr. Günther erfahre, dass den im British Museum aufbewahrten Speciminis dieser Art jene von mir beobachtete Eigenthümlichkeit abgeht, so wird sie im concreten Falle als eine Hemmungsbildung zu betrachten sein.

Da aber innerhalb der Ganoïden die bei Selachiern noch bestehenden Spuren einer Mehrzahl von Kiemen verschwunden sind — auch bei fossilen ist keine Andeutung dafür bekannt —, so ist für diese Abtheilung eine noch weiter gehende Entfernung vom ursprünglichen Zustande anzuerkennen.

Das Verhalten des Kiemenapparates der Teleostier zu dem der Ganoïden (und Selachier) beruht in offenbarer Weise auf einer Reduction, und es bedarf diese ebenso wenig einer Aneinandersetzung, wie die Reduction, die bei den Dipnoï für einzelne Kiemen besteht, und die bei Chimären wenigstens im Fehlen des Spritzloches sich ausdrückt. Wir kommen also bezüglich der Kiemen zu dem Schluss, dass keine Abtheilung der in Betracht gezogenen Fische tiefer steht als die Selachier, da die bei ersteren vorhandenen Einrichtungen wohl von jenen der Selachier ableitbar sind, aber nicht umgekehrt die der Selachier von denen der Ganoïden oder Dipnoï.

Kreislauforgane. Aus der Beschaffenheit des Herzens ergibt sich für Selachier und Ganoïden kein Argument für eine Ueber- oder Unterordnung einer dieser Abtheilungen. Beide stimmen namentlich durch die mehrfachen Klappenreihen im sogenannten Bulbus arteriosus, den ich als Conus arteriosus vom Bulbus der Teleostier unterschied, überein. Da auch die Chimären sowie Ceratodus diese Einrichtung besitzen, so kann bei der bedeutenden Divergenz all' dieser Formen daraus nur auf eine ursprünglich grössere Verbreitung der Einrichtung geschlossen werden. Das Fehlen der mehrfachen Klappenreihen bei den Teleostiern steht mit der Rückbildung im Zusammenhang, welche der Conus arteriosus mit der Ausbildung des Bulbus arteriosus erleidet *). Bei den Dipnoï dagegen knüpft sich der Mangel jener Klappenreihen an die durch den Lungenkreislauf bedingte Scheidung des Arteriensystems, die doch nur als eine Differenzirung und damit höhere Stellung der gesammten Kreislauforgane sich auffassen lässt.

Urogenitalorgane. Für diesen Theil der Organisation lässt sich bei den Selachiern eine höhere Differenzirung nachweisen, da sowohl Hoden mit besonderen Ausführgängen, als auch gesonderte Oviducte bestehen. Aus dem Vorkommen eines Vas deferens kann auf eine Rückbildung der Urniere geschlossen werden, da sonst der Urnierengang in ein solches übergeht. Da aber, wie es scheint, den Ganoïden und Teleostiern eine bleibende Urniere zukommt, so ist daraus für letztere Abtheilungen ein niederer Zustand ableitbar. Dazu kommt

*) Ueber das Verhalten der Klappen im Conus arteriosus, sowie die Verschiedenheit des letzteren vom Bulbus der Teleostier finden sich ausführlichere Mittheilungen in den »Beiträgen zur vergleichenden Anatomie des Herzens«, Jenaische Zeitschrift Bd. II.

noch die Sonderung von Copulationsorganen aus einem Theile der Bauchflosse, womit auch die Chimären übereinstimmen. Was diese Organe betrifft, so dürfte der sehr verschiedene Zustand derselben in den einzelnen Abtheilungen, und namentlich die sehr geringe Ausbildung in manchen (z. B. bei den Scyllien) ihnen das bedeutende Gewicht entziehen, das man auf ihr Vorkommen legen möchte.

Bestimmter könnten die inneren Organe zu Gunsten einer höheren Stellung sprechen, doch halte ich die bezüglichen Thatsachen, namentlich die Frage nach der Urniere, für noch nicht sicher gestellt. Bei den Ganoïden scheint bestimmter ein indifferenter Zustand obzuwalten. Der Müller'sche Gang ist vom Urnierengange noch nicht völlig gesondert und fungirt als Oviduct und Samenleiter. Wie die Teleostier sich hiezu verhalten, bedarf noch der Aufklärung.

Somit wäre das Verhalten des Urogenitalsystems als noch nicht hinreichend aufgeklärt zu erachten und kann für die Beurtheilung einer höheren oder niederen Stellung keinesfalls einen Ausschlag geben. Wäre jedoch wirklich ein höherer Zustand als bei den Ganoïden gegeben (das müsste dann noch Geltung haben, wenn sich herausstellen sollte, dass die Niere der Selachier doch die Urniere ist), und ist ein solcher höherer Zustand im selbständigen Ausleiteapparat des Hodens wirklich vorhanden, so bezieht sich dieses Verhältniss eben nur auf ein Organsystem, dessen Einrichtungen die Selachier mit Chimären und den Dipnoïs theilen, so dass alle diese Formen über Ganoïden *) und Teleostier sich erheben müssten. Würden wir aber im Geschlechts-

---

*) Auch bezüglich der Eier und ihres Verhaltens zum Theilungsprocesse bieten die Ganoïden, soweit für sie der Befund am Acipenser massgebend sein kann, eine niedere Stufe, indem neueren Beobachtungen zufolge die Eier des Störs eine totale Durchfurchung erleiden. Ihnen stellen sich demnach die Eier der Selachier und Chimären, sowie die der Teleostier mit partieller Furchung gegenüber.

Bei der Beurtheilung dieser Verhältnisse ist es von Wichtigkeit, vor Allem den Mangel eines fundamentalen Gegensatzes in Erwägung zu ziehen. Der Furchungsprocess bei Amphibien bietet für beide Extreme eine Vermittelung, indem beide Hälften des Eies sich ungleich rasch theilen und die im Zerlegungsprocesse zurückbleibende von den aus dem Theilungsproducte der anderen Hälfte entstandenen Zellen umwachsen wird.

Die partielle Furchung ist an sich kein auf einen höheren Zustand verweisender Vorgang, das beweisen die Säugethiere, sie ist vielmehr eine durch eine Differenzirung des Eies bedingte, von der Vermehrung des Dottermaterials abzuleitende Erscheinung, die überall da vorkommen kann, wo in Folge von bestimmten Anpassungen das Eivolum vergrössert wird. Sie entspricht also einer höheren Differenzirung des Eies. Dass sie auch bei Teleostiern besteht, deren Eier kein reiches Dottermaterial besitzen, spricht für eine Vererbung von einem durch grösseres Volum ausgezeichneten Zustand, der sich wohl im Zusammenhang mit zunehmender Massenproductien rückbildete.

apparat das ausschliessliche Kriterium für die Stellung der Selachier erkennen, so bliebe unter den erwähnten Voraussetzungen kein Zweifel, dieselben aus Formen abzuleiten, welche mit den Ganoïden übereinstimmten. Die Ganoïden wären die tiefer stehende, die Selachier die höhere Form.

Aus der vorstehenden vergleichenden Prüfung der einzelnen Organsysteme der Selachier ergab sich ein verschiedenes Verhalten des Ausbildungsgrades. In einem Theil der Organe fanden wir die Selachier auf einer niederen, weit indifferenteren Stufe, das galt für das Integument, für das gesammte Skelet in seinen wesentlichsten Theilen, dann auch für das Ende des Darmrohres, dann für die Athmungsorgane, für das Nervensystem. Ein anderer Theil der Organe konnte als mit jenen der Ganoïden auf gleicher Höhe stehend betrachtet werden; die Circulationsorgane fanden sich in diesem Falle. Endlich war in der Differenzirung der Geschlechtsorgane die Möglichkeit eines höheren Zustandes zugegeben, der mit den Chimären und Dipnoï getheilt wird. In der Mehrzahl der Organe stellen sich also die Selachier auf eine niedere Stufe, indem der bezügliche Theil der Organisation sich innerhalb jener anderen Abtheilungen in solchen Modificationen vorfindet, die wohl von den bei Selachiern bestehenden Einrichtungen abgeleitet, nicht aber als die Grundlage für die Selachier angesehen werden können. So kann z. B. das Brustflossenskelet der Ganoïden als aus einer Reduction jenes der Selachier entstanden gedacht werden, nicht aber kann man das der Letzteren etwa aus einer Weiterbildung des Flossenskeletes der Ganoïden sich vorstellen, denn dann würde der rudimentärste Zustand jenes Skeletes, wie er bei den Teleostiern sich findet, an den Ausgangspunkt gestellt werden, und eine selbst in allen Einzelheiten als Rückbildung sich charakterisirende Einrichtung käme von dem ihr gebührenden Endplatze an den Anfang einer Differenzirungsreihe. Ein noch deutlicheres Beispiel liefert das Cranium, das wir im Primordialcranium höherer Wirbelthiere als eine Wiederholung des persistirenden Knorpelschädels der Selachier treffen, und das wir in seiner vergänglichen Form nur als ein Erbstück von einem dem der Selachier ähnlichen Organisationszustande beurtheilen können, da es doch unmöglich ist, es mit einer Rückbildung aus einem ursprünglich knöchernen Zustande entstanden anzusehen.

Wenn der Charakter der Gesammtorganisation aus dem Verhalten der Organe bestimmt wird*), so gibt sich in der Organisation der Selachier ein

---

*) Dass man für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen und davon abgeleitet der systematischen Stellung die Gesammtorganisation, in dieser wieder die Mehrzahl der Organsysteme in Betracht zu nehmen hat und nicht ausschliesslich ein einzelnes Organsystem, ist heute wohl zweifellos. Die Unzulänglichkeit derartiger Versuche ist längst erwiesen, und wollte

phylogenetisch niederer Zustand zu erkennen, da die Mehrzahl der Organe in den übrigen in Frage stehenden Abtheilungen, sei es durch Sonderung, sei es durch Reduction, weiter gebildet erscheint und in andere Zustände übergeführt ist, die insofern als höhere bezeichnet werden können, als ihnen bei den Selachiern bleibende Einrichtungen vorübergehend zu Grunde liegen. Die Selachier stehen damit noch nahe dem Anfange einer Reihe von Differenzirungen, die sich in divergenter Richtung viel weiter von jenem Punkte entfernt haben. Bezeichnet man jenen Zustand als Ur- oder Stammform, so werden wir in den Selachiern Organismen erkennen müssen, in denen sich weit minder umgebildet und dadurch verändert die Organisation der Urform vollständiger fortgesetzt hat, als in den anderen, welche gleichfalls von jener Stammform sich herleiten.

Auf diese Deductionen gründe ich die niedere Stellung der Selachier im Vergleiche zu den lebenden Ganoïden und Teleostiern, ferner zu den Dipnoï wie den Chimären. Diese alle verweisen uns bezüglich der Phylogenie auf Formzustände, die jenen der heute lebenden Selachier ähnlich sein mussten. Dass aber diese Selachier, wenn auch im Besitz eines grossen Erbtheils der Organisation jener Stammform, doch nicht in Allem jenes Erbtheil unverändert bewahrt haben, das geht am klarsten schon aus der innerhalb der Abtheilung der Selachier erscheinenden Verschiedenheit der Organisation hervor, und ebenso zeigt es sich an den einzelnen Organsystemen, von denen sehr viele Eigenthümlichkeiten besitzen, die entweder nur noch in einigen der verwandten Abtheilungen sich wieder finden, oder nur auf die Selachier selbst beschränkt sind.

Wie den übrigen gnathostomen Fischen gegenüber, stellen sich die Selachier auch für die höheren Wirbelthiere auf eine tiefere Stufe, in demselben Maasse, als jene im Vergleiche zu den Fischen höher organisirt sind.

Noch bleibt ein auf paläontologische Gründe sich stützender Einwand zu erwähnen, der nämlich, dass keine für das doch nothwendig vorauszusetzende höhere Alter der Selachier sprechende Thatsache bekannt ist, dass vielmehr Reste von Selachiern mit solchen von Ganoïden gleichzeitig erscheinen. Dem habe ich nur noch Eines entgegen zu halten: die Unvollkommenheit der paläontologischen Zeugnisse, die wohl nach der positiven, nicht aber nach der negativen Seite hin beweisende Kraft haben können. So lange nicht jede Wahrscheinlichkeit der Entdeckung noch älterer Reste von Selachiern ausgeschlossen

---

man solche von Neuem beginnen, so böte sich doch nur im Urogenitalsystem ein Anhaltepunkt für eine höhere Stellung der Selachier dar, gegen welche dann consequenterweise sämmtliche Amphibien eine tiefere und damit untergeordnetere Stufe einnehmen müssten, womit dieses Verfahren sich selbst gerichtet hätte.

ist, wird die systematische Stellung der Selachier ihre Begründung ausschliesslich aus der vergleichenden Beurtheilung der Organisation der lebenden Formen zu nehmen haben, und daraus ergibt sich eben jene Auffassung, der in diesen Blättern das Wort gesprochen ward.

Uebersicht des untersuchten Materials.

Die auf das gesammte Kopfskelet, Schädel und Visceralskelet, untersuchten Selachier umfassen folgende Gattungen und Arten:

A. Haie.

1. **Hexanchus griseus.** *Raf.*
2. **Heptanchus cinereus.** *Raf.*
3. **Scymnus lichia.** *Bonap.*
4. **Acanthias vulgaris.** *Risso.*
5. **Spinax niger.** *Bonap.*
6. **Centrophorus calceus.** *Lowe.*
7. - - **granulosus.** *M. H.*
8. **Cestracion Philippi.** *Cuv.*
9. **Prionodon glaucus.** *Cuv.*
10. - **melanopterus.** *Quoy* u. *Gaim.*
11. **Sphyrna zygaena.** *Raf.*
12. **Galeus canis.** *Rond.*
13. **Galeus.** (?)
14. **Mustelus vulgaris.** *M. H.*
15. **Scyllium canicula.** *Cuv.*
16. - **catulus.** *Cuv.*
17. **Pristiurus melanostomus.** *Bonap.*
18. **Squatina vulgaris.** *Risso.*

B. Rochen.

19. **Pristis cuspidatus.** *Lath.*
20. **Rhynchobatus laevis.** *M. H.*
21. **Raja.** *Sp.* (?)
22. - **vomer.** *Fries.*
23. - **Schultzii.** *M. H.*
24. - **clavata.** *Rond.*

25. **Trygon pastinaca.** *L.*
26. - **tuberculata.** *Lacip.*
27. **Myliobatis aquila.** *Risso.*
28. **Torpedo marmorata.** *Risso.*
29. - **oculata.** *Bel.*

Zu 1 u. 2. Von beiden Notidaniden standen mir je mehrere Exemplare zu Gebote. Von Hexanchus auch Embryonen aus späten Stadien.

Zu 3. Ausser Embryonen aus einem späteren Stadium habe ich noch ein 35 Cm. langes junges Exemplar zur Untersuchung gehabt. Diese Exemplare stammten aus dem Mittelmeer. In den wesentlichen Punkten fand ich Uebereinstimmungen mit einem anderen grossen Exemplare von Scymnus.

Ein 88 Cm. langes Exemplar von Scymnus erhielt ich von der Häckel'schen Reise nach den Canarischen Inseln. Von Scymnus lichia unterscheidet es sich durch 21 Zähne im Unterkiefer. Nur eine Zahnreihe ist aufgerichtet. Schwanzflosse mit sehr deutlichem unterem Lappen, der durch einen tiefen bogenförmigen Ausschnitt vom oberen längeren sich absetzt. Im Uebrigen bestand völlige Uebereinstimmung mit der in Müller und Henle's Werk gegebenen Diagnose, mit der ich auch meine Mittelmeer-Exemplare in Uebereinstimmung finde. Da die von Scymnus lichia bekannten Darstellungen des Kopfskeletes mit dem Canarischen Scymnus im Wesentlichen übereinkommen, halte ich es nicht für unwahrscheinlich, dass letzterer auf S. lichia wird bezogen werden können, jedenfalls wage ich nicht, den Canarischen Scymnus nach dem einzigen mir vorliegenden Exemplare auf eine neue Art zu beziehen, um so mehr, als Günther die bekannten Species sämmtlich in eine zusammenfasst.

Zu 4. Die Untersuchung des Craniums und des Visceralskeletes wurde an mehreren Exemplaren vorgenommen. Eine, frühere Stadien von Embryonen umfassende Sammlung, welche ich der Freundlichkeit des Hrn. Dr. H. Fol aus Genf zu danken habe, erlaubte mir auch auf die Entwickelung des Kopfskeletes einzugehen.

Zu 6. Das untersuchte Exemplar von Centrophorus calceus war von den Canarischen Inseln. Eine Beschreibung des Brustflossenskeletes desselben Exemplares gab ich in meinem Aufsatze über das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere, Jen. Zeitschr. Bd. V, S. 397. Günther (»Catalogue of Fishes« VIII, S. 423) hat die Identität mit C. crepidalbus Bocage und Capello dargethan, unter welchem Namen ich die Species früher aufgeführt hatte.

Zu 8. Die Skelete der Vorder- und Hintergliedmassen desselben Exemplares sind von mir gleichfalls untersucht worden. Die Beschreibung findet sich für die Vordergliedmassen im zweiten Hefte meiner Untersuchungen für die Hintergliedmassen in der Jen. Zeitschr. Bd. V.

Zu 13. Eine ganz genaue Bestimmung der Gattung und Art dieses aus dem Mittelmeer stammenden Haies war mir nicht ausführbar, da ich nur den Kopf desselben und auch diesen in nicht ganz vollständiger Erhaltung zur Disposition hatte. Ganz vollständig war nur das Cranium, von dem ich einige Abbildungen gebe. In dem Vorhandensein von Spritzlöchern und einer Nickhaut, sowie im Gebisse und im Detailverhalten des Craniums besteht grosse Uebereinstimmung mit Galeus canis (No. 12). Es wird daher gerechtfertigt sein, das bezügliche Object als Galeus aufzuführen.

Zu 19. Das zur Untersuchung benutzte Exemplar gehörte den als Pr. semisagittatus Cant. beschriebenen jüngeren Formen an. Vergl. Günther, Catalogue VIII, S. 439.

Zu 20. Die früher von demselben Exemplare von Rhynchobatus laevis untersuchten Gliedmassenskelete sind unter dem älteren Gattungsnamen Rhinobatus laevis Bl. Sch. von mir aufgeführt worden. Günther hat die Species neuerdings mit Rhynchobatus djeddensis vereinigt.

Zu 21. Ein sehr grosses Exemplar einer aus dem Mittelmeer stammenden Raja konnte nicht sicher bestimmt werden, da mir nur der Kopf mit dem Rumpfe ohne Flossen zugekommen war. Es gehörte den langschnauzigen Formen an, vielleicht R. batis, mit welchem die meiste Uebereinstimmung sich ergab. Wo ich im Texte Raja aufführe, bezieht sich das auf dieses Exemplar, welches übrigens von den anderen untersuchten Arten bezüglich des Kopfskeletes nur geringe Verschiedenheiten zeigt.

Zu 25. Wo die Art nicht besonders erwähnt ist, beziehen sich alle Angaben von Trygon auf T. pastinaca.

Zu 28. Von T. marmorata hatte ich Exemplare aus dem Mittelmeer, sowie ein Exemplar von den Canarischen Inseln zur Verfügung. Das letztere war von ziemlicher Grösse, wie aus den Abbildungen des Kopfskeletes zu ersehen ist, die sich auf dieses Canarische Exemplar beziehen. Die Vergleichung des letzteren mit den ersteren bestätigte zugleich die Nothwendigkeit der von Günther (Op. cit., S. 450) vollzogenen Vereinigung der Torpedo trepidans Val. mit T. marmorata, welche ich, so lange mir das Kopfskelet von T. marmorata nur aus der Henle'schen Darstellung (»Ueber Narcine« Berlin, 1834, Taf. IV) bekannt war, beanstandet hatte. Die an Mittelmeer-Exemplaren vorgenommene Untersuchung belehrte mich von der Unvollständigkeit des Rostrums und der Schädelflossen-Knorpel in der Henle'schen Darstellung, und erwies auch darin die Uebereinstimmung mit dem Canarischen Exemplare.

Die bezüglichen Präparate von sämmtlichen aufgeführten Selachiern befinden sich in der hiesigen Grossherzogl. anatomischen Sammlung.

Erste Abtheilung.

Untersuchung und Vergleichung.

Das Kopfskelet der Selachier scheidet sich in zwei unter einander nur lose verbundene Theile: die als knorpeliges Continuum sich darstellende Schädelkapsel oder das Cranium, welches das Gehirn umschliesst, und das den Eingang in den Tractus intestinalis umziehende, zum Theil die Kiemen tragende Bogengerüste, das sogenannte Visceralskelet. Wenn auch die Verbindung dieser beiden Theile mehrfach im Verlaufe dieser Arbeit nachgewiesen werden kann und für einen ursprünglichen engeren Zusammenhang nicht wenige Belege vorgeführt werden, so erfordert doch die genauere Untersuchung eine getrennte Behandlung.

Erster Abschnitt.

Vom Cranium.

Die frühesten Formzustände des Craniums der Selachier bieten Einrichtungen, die mit denen anderer Fische, man wird vielleicht sagen dürfen der übrigen cranioten Wirbelthiere, im Einklange stehen. Die Anlage des Craniums erfolgt in engem Anschlusse an den zum Gehirn differenzirten Abschnitt des centralen Nervensystems. Der dem knorpeligen vorausgehende sogenannte »häutige« Zustand des Craniums erweist sich aus einer indifferenten Gewebsschicht bestehend, deren Oberfläche gegen die als Cutis sich sondernde Schicht kaum zu trennen ist. Den basalen Theil durchzieht die Chorda dorsalis, welche von dichteren Zellenmassen umschlossen wird und mit ihrem dünnen ausgezogenen Ende einen ventralwärts gekrümmten Haken (Taf. XXI, Fig. 4, *ch*) bildet. Solches finde ich bei 15—35 Mm. langen Embryonen von Acanthias.

Der das Chorda-Ende aufnehmende Theil der Basis dieses primitiven Craniums bildet einen bedeutenden Vorsprung (vergl. Taf. XXI, Fig. 3, 4, 5), den sogenannten mittleren Schädelbalken Rathke's, um welchen das Gehirn vom Rücken her nach vorn sich herum krümmt, derart, dass der vordere Theil des Vorsprungs dem Zwischenhirn, theilweise auch noch dem Mittelhirn entspricht, während weiter nach vorn zu und zugleich unterhalb einer Linie, die man in die Fortsetzung der Chorda sich gezogen denkt, das Vorderhirn lagert, und die dem Zwischenhirn entsprechende ventrale Ausbuchtung des dritten Ventrikels, von welcher das Infundibulum durch seine rückwärts gerichtete Stellung sich auszeichnet. Die beide Theile des Gehirns von unten her umschliessenden Schichten begrenzen zugleich den Eingang zur Mundhöhle, gegen welche — den Körper in horizontaler Lage gedacht — die vordere und untere Fläche des Kopfes schräg nach hinten emporsteigt.

Diese bedeutende, ventral gerichtete Krümmung des Kopfes, dessen Höhe durch die vom Mittelhirn gebildete Protuberanz gebildet wird, trifft ziemlich mit der Darstellung Leydig's*) von einem, wie es scheint, jüngeren Embryo von Acanthias zusammen, wobei jedoch die dort angegebene »knopfförmige Anschwellung« der Chorda von mir nicht bestätigt werden kann. Mehr noch stimmt die Form des Kopfes mit sehr frühen Stadien von Raja, deren Kenntniss wir Wyman verdanken, überein.

Die Entstehung des knorpeligen Craniums beginnt an dem von der Chorda durchsetzten Abschnitte des Schädels. Die ansehnlichen, besonders zu beiden Seiten der Chorda gelagerten Zellenmassen lassen eine Intercellularsubstanz entstehen, und dieser Process setzt sich allmählich auf die seitlichen Theile fort. Die anfänglich bei der ersten Differenzirung des Knorpels von demselben nur seitlich umlagerte Chorda wird allmählich auch oben und unten von diesem Gewebe eingeschlossen. Die Intercellularsubstanz ist aber noch ausserordentlich spärlich; ehe sie reicher wird, beginnt die Sonderung der die Chorda, resp. ihre Scheide, direct umschliessenden Schicht von dem übrigen Knorpelgewebe der Schädelbasis und führt zur Herstellung einer skeletogenen Chordascheide, über deren Verhalten zum Cranium ich weiter unten berichten werde. (S. das Capitel über das Verhalten der Chorda zum Cranium.)

Mit dem Anfange der Chondrificirung ändert sich der die Gesichtsbeuge darstellende Winkel, indem die Basis cranii sich auszugleichen beginnt (vergl. Fig. 3 und Fig. 4 auf Taf. XXI). Dabei differenzirt sich im mittleren Schädel-

*) »Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie« Leipzig, 1852.

balken die Sattellehne, über welche das vordere Ende der Chorda sich hinweg legt, so dass der hakenförmig gekrümmte Theil den Knorpel der Lehne umfassend unterhalb des Perichondriums zu liegen kommt. Die Chorda wird also dicht hinter dem Vorsprung der Lehne nicht mehr allseitig von Knorpel umschlossen, sondern nimmt daselbst eine oberflächliche Lage ein. Ueber dieses Verhalten gibt W. Müller*) eine sehr genaue Darstellung, auf welche auch bezüglich der Differenzirungen der in die Sattelgrube eingebetteten Theile des Gehirns verwiesen werden muss. So bildet sich zuerst der knorpelige Basaltheil des hinteren Schädelabschnittes, welcher am vorderen Ende der Chorda in die Sattellehne ausläuft. In unmittelbarem Zusammenhange hiemit geht die Knorpelbildung jederseits in einem besonderen Streifen vorwärts. Diese folgen der Grenze der das Infundibulum aufnehmenden Grube, um sich später unterhalb des Vorderhirns zu vereinigen. Es sind die beiden seitlichen Schädelbalken Rathke's, welche in einem späteren Stadium eine vordere mediane Platte bilden. An Embryonen von 20 Mm. Länge traf sich die vordere Knorpelplatte kaum unterscheidbar, dagegen liessen solche von 30 Mm. Länge sie auf Querschnitten bereits wahrnehmen. Von einem älteren Embryo ward dieser Knorpelzustand des Craniums zuerst von Leydig dargestellt, der zugleich spätere Stadien daran anschloss.

Was das Verhalten der Anlage des Knorpelcraniums zu dem Labyrinthe betrifft, so war letzteres in dem frühesten von mir untersuchten Stadium bereits so weit differenzirt, dass die Bogengänge sich als taschenförmige Ausbuchtungen des gemeinsamen Raumes erkennen liessen (vergl. Taf. XXII, Fig. 1 *B*). Mit dem Beginne der Knorpelbildung wird zuerst die äussere Labyrinthwand knorpelig, in Zusammenhang mit dem Basalknorpel, der von der Chorda her um das Labyrinth herum nach der Seite und dann aufwärts sich ausdehnt. Von da erstreckt sich die Knorpelbildung in die zwischen die Bogengänge und den Vorhof einragenden indifferenten Gewebstheile, und erst, nachdem so von aussen her das Labyrinth eine knorpelige Wandung empfing, tritt die Knorpelbildung

---

*) Jenaische Zeitschrift Bd. VI, S. 361. — Wenn W. Müller in diesem Aufsatze es als einen Beobachtungsfehler Kölliker's aufführt, dass derselbe das Chorda-Ende der Hai-Embryonen nach oben umgebogen sein lasse, so beruht das auf einem Missverständniss, denn Kölliker hat weder das Bezügliche an Hai-Embryonen untersucht, noch meint er das über die Sattellehne gekrümmte Ende der Chorda, welches Müller und ich gesehen. Offenbar ist Müller zu jener Auffassung durch den von Kölliker gebrauchten unstatthaften Ausdruck, das Chorda-Ende sei »nach oben umgebogen«, verleitet worden, womit Kölliker in der That eine Aufwärts- und Rückwärtskrümmung bezeichnete, die er gar nicht im Sinne haben, wenigstens nicht gesehen haben konnte.

auf die mediale Wand über. Es ist also hier in dem temporär an der Schädelhöhlenfläche bestehenden membranösen Abschlusse des Labyrinthes ein Zustand vorübergehend vorhanden, der bei Teleostiern, sowie einem Theile der Ganoïden andauert und in dem Mangel eines knorpeligen Abschlusses der medianen Labyrinthwand sich ausspricht*).

An älteren Embryonen (von 4 Cm. Länge) vollzieht sich der Abschluss der medialen Labyrinthwand, indem das Knorpelgewebe sich allmählich aufwärts differenzirt und um den von der Parietalregion herabragenden Canal des Recessus Labyrinthi mit dem von aussen her um das Labyrinth herum entstandenen Knorpelgewebe zusammentrifft. Ganz zuletzt scheint der Abschluss der Knorpelkapsel an der Schädeldecke zu Stande zu kommen. Die hieher bezüglichen Stadien lagen mir nicht vor.

Die Anlage des Knorpelcraniums erfolgt also wie jene der Wirbel um die Chorda, oder vielmehr zur Seite derselben, und verhält sich in ihrer weiteren Differenzirung aufwärtsschreitend wie die Anlage der knorpeligen oberen Bogen. Wenn man in der lateralen Lage des ersten Knorpelgewebes eine Verschiedenheit von den mehr auf der oberen Circumferenz der Chorda sich haltenden oberen Bogen der Wirbel erkennen will, so darf hiebei die an der Wirbelsäule bestehende Concurrenz mit unteren Bogen nicht übersehen werden, die am cranialen Abschnitt der Chorda wahrscheinlich durch die bereits vererbte Ablösung der dazu gehörigen unteren Bogen (Visceralskelet) ausgeschlossen ward.

In zweiter Reihe ist dann hervorzuheben, dass der vordere Abschnitt des Craniums erst nach aufgetretener Chondrificirung der hinteren Basalregion in Knorpel übergeführt wird, und zwar in zwei vorn zusammenfliessenden Streifen, welche terminal die Grundlage des ethmoidalen Abschnittes des Craniums abgeben und von dem hinteren Abschnitte aus ihre Entstehung nehmen.

Mit der Umschliessung des Labyrinthes ist am hinteren Abschnitte des Craniums ein neuer Theil gebildet, sowie auch der vordere Abschnitt mit dem Entstehen des die Nasengruben aufnehmenden Knorpels in neue Regionen zer-

---

*) Wenn man in diesem Verhalten einen von dem Befunde bei den Teleostiern sich ableitenden Zustand sehen wollte, so wäre das unrichtig, da eben der weitere Verlauf zu einem Abschlusse der Labyrinthwand führt, wie er auch bei den höheren Wirbelthieren zu Stande kommt. Indem also die Selachier in der Schädelbildung das Stadium enthalten, welches bei Ganoïden (mit Ausschluss der Störe) und Teleostiern persistent wird, indem sie ferner dieses Stadium weiterführen und in den höheren Wirbelthieren zukommenden Befund ausbilden, geben sie sich recht als eine palaeontologisch tief stehende Abtheilung zu erkennen.

legt wird. Von diesen ist der zwischen beiden Augäpfeln befindliche Theil des Craniums an die durch die Bulbi bedingten Verhältnisse angepasst.

Diese Ungleichartigkeit der einzelnen am Cranium unterscheidbaren Abschnitte führt zu einer Sonderung in einzelne Regionen, die bei ihrer Beständigkeit innerhalb aller von mir untersuchten Abtheilungen der Selachier, ferner bei der Möglichkeit einer ziemlich genauen Umgrenzung für die Besprechung einzelner Punkte engere Rahmen abgeben. Ich unterscheide so als Occipital-Region den mit der Wirbelsäule sich verbindenden Theil des Craniums; daran schliesst sich die Labyrinth-Region und an diese die Orbital-Region. Mit der Ethmoidal-Region schliesst dann das Cranium nach vorn zu ab. Schädeloberfläche und Basis werden am zweckmässigsten mit den einzelnen Regionen betrachtet, dagegen erfordert das Cavum cranii, soweit Einzelnes davon nicht anderwärts zu berücksichtigen war, im Ganzen eine gesonderte Prüfung.

1. *Occipital-Region.*

Während die hintere Grenze dieser Region durch die dem Schädel angefügte Wirbelsäule sich in den meisten Formen selbst bestimmt und somit als dem Ende des Craniums entsprechend sich herausstellt, muss für die vordere Grenze erst eine bestimmte Stelle gesucht werden. Ich nehme dafür die Austrittsöffnung des Nervus vagus an, derart, dass der dicht vor derselben gelegene Abschnitt bereits zur Labyrinth-Region gehört.

Aus dem Anschlusse der Occipital-Region an die Wirbelsäule ergeben sich für erstere Beziehungen, welche die hintere Grenze der Occipital-Region nicht immer leicht erkennen lassen. Solche Befunde treffen sich bei den Notidaniden, deren Occipital-Region sich gegen die Wirbelsäule zu auszieht und so schon ohne genauere Prüfung als ein Vermittelungsstück zwischen beiderlei Theilen des Axenskeletes erscheint. Am meisten ist dieses Verhalten bei Hexanchus (vergl. Taf. VII, Fig. 2; Taf. I, Fig. 2) entwickelt. Der Knorpel der Wirbelsäule setzt sich von der Chorda her ohne Grenze in die Schädelbasis fort, und der Bogen des ersten Wirbels (*w*) reiht sich eng an die Circumferenz des Foramen occipitale, mit der er in bedeutender Dicke durch eine dünne Bindegewebslage verbunden ist. Auf Taf. IV ist in Fig. 2 dieses Verhältniss deutlich sichtbar. Besonders bemerkenswerth war in einem Falle die gänzliche Verschmelzung der einen Bogenhälfte mit der Occipital-Region, während die andere Hälfte die Trennungslinie aufwies. Dieses Verhältniss der Verbindung des Craniums mit der Wirbelsäule ist in ähnlicher Weise noch bei Heptanchus (Taf. I, Fig. 1) vorhanden, allein minder ausgeprägt. Der

erste Wirbelkörper ist schärfer von der Basis des Hinterhauptstheiles getrennt, und der erste Bogen setzt sich nur mit einer schmalen Fläche an den Umfang des Foramen occipitale. Während bei Hexanchus die Ebene des Foramen occipitale schräg von oben nach vorn und abwärts gerichtet ist, steht sie bei Heptanchus senkrecht, und bei den übrigen Haien ist sie schräg von oben nach hinten und abwärts gelagert, so dass fast immer das Hinterhauptsloch bei der dorsalen Schädelansicht sichtbar wird (vergl. Taf. VII u. VIII). Zugleich kommt es bei diesen zu einer secundären Verbindung.

Bei Centrophorus calceus finde ich den basalen Theil der Occipital-Region ziemlich stark nach hinten ausgezogen, aber den ersten Wirbelkörper vom Basalstück des Craniums getrennt. Der Bogentheil verhält sich dagegen wie bei den Notidaniden, und steht durch ein Intercalarstück mit dem Umkreise des Foramen magnum in engem Zusammenhange. Centrophorus granulosus entbehrt der Verlängerung der occipitalen Basis, dagegen ist hier, dann bei Acanthias, ebenso bei Cestracion seitlich von der durch die Chorda eingenommenen Vertiefung an der Hinterfläche der Basis cranii ein Fortsatz entwickelt, der gegen einen vom ersten Wirbelkörper ausgehenden Fortsatz sich eng anlagert und mit ihm durch Bindegewebe zusammenhängt. Ausser der medianen Occipito-Vertebralverbindung hat sich somit noch eine laterale entwickelt, die bei Scymnus, Galeus, Sphyrna, Mustelus und Scyllium sogar eine grössere Ausdehnung gewinnt (vergl. Taf. VII, Figg. 3, 4, 5; Taf. VIII, Figg. 3, 5; Taf. IX, Fig. 4 *op*).

Der erste Zustand dieser secundären Verbindung kann noch nicht als Gelenk bezeichnet werden, aber er führt zur Articulation. Bei Scymnus, wo beide an einander gelagerte Flächen, die occipitale und die vertebrale, noch eben sind, finde ich eine Continuitätstrennung. Zwischen beiden Flächen besteht ein Hohlraum, der als Gelenkhöhle angesehen werden kann. Dieses Verhältniss hat sich bei den Rochen weiter gebildet. Die mediane Occipito-Vertebralverbindung hat sich bedeutend modificirt, und der erste Wirbelkörper stösst nicht mehr unmittelbar an die Basis cranii, welche letztere in ihrem Occipitaltheil sich beträchtlich verdünnt hat. Die Verbindung mit dem medianen Theil des ersten Wirbelkörpers kommt bloss durch ein Ligament zu Stande, in welches auch die hier rückgebildete Chorda dorsalis eingeht*). Die Lateralfortsätze sind dagegen bedeutender entfaltet und stellen Gelenkköpfe vor. Bei Raja sind sie in die Quere ausgezogen (vergl. Taf. XIV, Fig. 4 *oc*) und laufen seitlich auf einen Vorsprung (*op*) aus, der an seinem Ende nicht mehr von der

*) Das Verhältniss ist ähnlich wie am sogenannten Ligamentum suspensorium dentis des Epistropheus der Säugethiere

Gelenkfläche bedeckt wird. In letzterem Theile besteht also noch ein Stück des unveränderten Occipitalfortsatzes, dessen grösserer Theil in die Condylusbildung einging. In der Form und Richtung der Gelenkfläche ist ein Uebergang zu dem Verhalten bei Scymnus zu erkennen; die dort plane Fläche ist aber bei Raja zu einer fast sattelförmigen umgebildet. Während bei Trygon und Raja, auch bei Rhynchobatus, die Lagerung dieses Gelenkkopfes noch mit jener des den Haien zukommenden Fortsatzes übereinstimmt, finden sich bei Torpedo fernere Veränderungen, indem der ganze seitliche Fortsatz von einem Gelenkkopf gebildet wird, dessen grösste Ausdehnung senkrecht verläuft. Damit tritt der Gelenkkopf in grösserem Maasse in Begrenzung des Foramen magnum. Die senkrechte Ausdehnung des Condylus occipitalis bei Trygon hat einige Aehnlichkeit mit dem bei Pristis vorkommenden Befunde, womit jedoch nicht gesagt sein soll, dass letzterer von ersterem abzuleiten sei. Die ganze laterale Umgrenzung des Foramen occipitale wird bei Pristis von einem halbmondförmigen ziemlich flachen Gelenkkopfe (Taf. XIV, Fig. 5 *oc*) gebildet. Die unteren Theile der beiden Condylen treten fast in der Medianlinie zusammen. Die oberen sind durch einen scharf einspringenden Ausschnitt von einander getrennt. Der Umfang dieser beiden das Hinterhauptsloch umziehenden Stücke ist nur wenig geringer als der Umfang des nächst anschliessenden Theiles der Labyrinth-Region. In der Ausdehnung der hier bestehenden Gelenkflächen ergibt sich das höchste Maass, und somit besitzt Pristis das Extrem einer Bildung, die erst innerhalb der Haie entstand und damit bei den Selachiern in einem von keiner anderen Wirbelthierabtheilung erreichten Grade Abänderungen darbietet. In dieser ausgesprochenen Articulation des Craniums sieht man also eine ganz allmählich sich hervorbildende Einrichtung. Sie ist durch den erwähnten Fortsatz schon bei solchen Gattungen angelegt, wo noch keine Beweglichkeit des Craniums besteht, wo vielmehr in der ganzen Bildung des Lateralfortsatzes eine die Unbeweglichkeit der Verbindung des Craniums mit der Wirbelsäule bedingende Einrichtung sich zu erkennen gibt.

Mit dieser Veränderung der Verbindungsweise des Craniums ist auch eine Umgestaltung der gesammten Occipital-Region entstanden, die nicht mehr den bei den Notidaniden deutlichen Vorsprung am Cranium bildet. Eine mediane Erhebung, Crista occipitalis, besteht noch bei den Notidaniden, mehr bei Heptanchus (Taf. VII, Fig. 2 *co*) als bei Hexanchus (Fig. 3) und zieht sich, nach vorn emporsteigend, bis zu der Grube, in deren Grund die zum Labyrinth führenden Oeffnungen (Parietallöcher) liegen. Die Grube will ich als Parietalgrube unterscheiden. Ich betrachte sie als vordere obere Grenze der Occipital-Region. Die Crista occipitalis finde ich noch bei Centrophorus calceus (Taf. VIII, Fig. 1 *co*)

und bei Acanthias (Taf. VII, Fig. 4 *co*), weniger bei Centrophorus granulosus und Scymnus ausgeprägt. Bei Prionodon besteht sie noch sehr schwach und bei Mustelus, Galeus und Scyllium bildet nur der dicht über dem Foramen magnum gelegene Theil eine Erhebung, indess sie bei Cestracion als ein kleiner Höcker an der steil abschüssigen Occipitalfläche dicht hinter der Fossa parietalis erscheint. Sie fehlt bei Sphyrna und Spinax. Bei den Rochen ist jede Spur davon verschwunden.

Verfolgt man die Crista occipitalis bei den Notidaniden nach hinten, so gelangt man in einer Flucht auf die Dornfortsätze der oberen Bogen der Wirbelsäule, und es wird nahe gelegt, in der Crista eine diesen medianen Erhebungen der Wirbelsäule gleichartige Bildung zu sehen. In demselben Maasse, als die Crista sich rückbildet, geht auch das mit der Wirbelsäule Uebereinstimmende der Occipital-Region verloren.

Ein anderes, wichtige Modificationen darbietendes Verhalten betrifft den seitlichen Theil der Occipital-Region. Die Notidaniden besitzen hier an einer schräg von vorn nach hinten ziehenden Fläche eine tiefe Furche, welche genau unterhalb der Austrittsstelle des N. vagus beginnt und in etwas medialer Richtung schräg nach hinten und aufwärts zieht. An der Wirbelsäule läuft dieselbe Furche an die Basis der Bogenstücke und setzt sich dort breiter und flacher fort. Unter ihr springt eine Leiste vor, welche von der Wirbelsäule etwa da, wo weiter nach hinten die rippentragenden Querfortsätze lagern, nach aussen tritt. Diese Leiste setzt sich continuirlich auf das Cranium fort und ist bis zum vorderen Ende der vorerwähnten Furche am Beginn der Labyrinth-Region unterscheidbar, wo sie in die Ebene der Basis cranii ausläuft. Diese Beschreibung bezieht sich speciell auf Hexanchus; bei Heptanchus ist die Leiste und damit auch die durch sie von unten her abgegrenzte Furche sehr wenig ausgeprägt. Annähernd ist dieser Befund auch bei Centrophorus calceus noch zu erkennen, bei den übrigen Selachiern dagegen bestehen kaum wahrnehmbare Spuren davon.

In dem Grunde dieser Occipitalfurche finde ich bei Hexanchus die Ausmündungen von fünf feinen Canälen, die innerhalb der Schädelhöhle ihren Anfang nehmen. Die Oeffnungen liegen in einer Linie, ihre Abstände wachsen nach hinten zu. In gleicher Höhe mit dem letzten dieser Löcher liegt im Bogen des ersten Wirbels die Austrittsstelle der vorderen (unteren) Wurzel des ersten Spinalnerven (Taf. I, Fig. 2 *u*). Der Abstand dieser Oeffnung von der letzten am Cranium befindlichen ist dem Abstande der beiden letzten Cranialöffnungen proportional. Die fraglichen Oeffnungen am Cranium sind die Austrittsstellen der vorderen (unteren) Vaguswurzeln. Wenigstens drei bis vier der-

selben müssen dafür gelten (vergl. meine Abhandlung in der Jenaischen Zeitschrift, Bd. VI, S. 497).

In jenen Oeffnungen ergibt sich somit nicht blos aus ihrer Lagerung, sondern auch bezüglich der durchtretenden Theile eine Wiederholung des Verhaltens an der Wirbelsäule, welche Erscheinung so wird aufgefasst werden können, dass man jene Löcher den Austrittsstellen unterer Wurzeln von Spinalnerven für gleichwerthig hält. Bemerkenswerth ist noch, dass über der letzten dieser Cranialöffnungen noch eine andere Oeffnung liegt, in gleicher Höhe mit dem Foramen pro vago und der Austrittsstelle der oberen (hinteren) Wurzel des ersten Spinalnerven. Das hier sich öffnende Canälchen beginnt immer in ziemlicher Entfernung von dem Hinterhauptsloche, kommt aber aussen dicht an der Verbindung mit dem ersten Wirbelbogen zum Vorschein. Es bleibt nur fraglich, ob ein Nerv durch dasselbe hindurchtritt. An dem zur Untersuchung der Kopfnerven dienenden Exemplare von Hexanchus habe ich nichts hieher Bezügliches wahrgenommen.

Die Mündungen der unteren Canälchen bestehen auch bei Heptanchus, aber nur zu dreien (Taf. I, Fig. 1 *vg*). Ein viertes liegt zwischen dem Cranium und dem ersten oberen Bogen der Wirbelsäule, an der Circumferenz des Foramen magnum einen kleinen aber tiefen Ausschnitt bildend. Die inneren Mündungen dieser Canälchen beginnen unterhalb der Vagusöffnung, die bei Hexanchus weiter vom Foramen occipitale entfernt liegt als bei Heptanchus (vergl. Taf. IV, Fig. 1, 2). Bei Scymnus und Centrophorus sehe ich nur zwei solcher Canälchen in der Schädelhöhle, eines davon (das hinterste) mündet selbständig medial und hinter der äusseren Oeffnung des Vaguscanals aus, das andere hat seine Mündung an der medialen Wand des Vaguscanals, führt somit in letzteren; zwei Canälchen besitzt endlich Prionodon melanopterus (Taf. V, Fig. 3). Bei Acanthias finde ich gleichfalls nur eine äussere Mündung, und zwar dicht am Vagusloche. Ebenso bei Cestracion und Galeus. Letzterer hat mit aller Bestimmtheit das genannte Canälchen als einziges zu erkennen gegeben. Bei den Rochen dagegen habe ich auch nach diesem einzigen vergeblich gesucht.

Aus dem Vorstehenden ist ersichtlich, dass von Hexanchus an eine continuirliche Reihe von Befunden sich darstellt, die eine Verminderung der untere Vaguswurzeln durchlassenden Canälchen zeigt. Die Canälchen verlieren dabei ihre Selbständigkeit, indem sie in den Vaguscanal ausmünden. Damit im Zusammenhange findet sich eine Lageveränderung der Austrittsstelle des N. vagus. Bei Hexanchus liegt sie am vordersten Theile der Occipital-Region, vom Foramen occipitale durch eine bedeutende Strecke getrennt. Diese Strecke ist bei Heptanchus schon gemindert, noch mehr bei Centrophorus und Acanthias.

Dicht am seitlichen Occipitalfortsatze, etwas über demselben, finden wir sie bei Cestracion (Taf. II, Fig. 1 *vg*), und eine ähnliche Stelle nimmt sie bei Prionodon ein. Der hier zur Mündung kommende Canal ist in allen Fällen ein schräger, so dass seine innere Mündung weiter nach vorn liegt als die äussere. Bei Raja (Taf. XIV, Fig. 4) liegt das äussere Vagusloch (*Vg*) noch getrennt von der auf einem grossen Theile des Processus lateralis befindlichen Gelenkfläche, indem das äussere Ende des Lateralfortsatzes dazwischen hervorragt. Dieses Ende ist bei Torpedo in den Condylus occipitalis übergegangen und dem entsprechend ist die hier bekanntlich sehr weite Vagusöffnung (Taf. III, Fig. 3 *Vg*) unmittelbar am Condylus occipitalis (*oc*) gelagert und bildet sogar eine auf dessen laterale Fläche verlaufende Rinne.

Ueber der Vagus-Austrittsstelle in etwas seitlicher Lagerung findet sich noch eine Oeffnung vor, welche mit der Veränderung der Lage der Vagusöffnung gleichfalls ihre Stelle verändert. Am ansehnlichsten ist diese Oeffnung bei den Notidaniden, besonders bei Hexanchus, wo sie (*v*) auf der Kante eines von der Labyrinth-Region gebildeten lateralen und nach hinten gerichteten Fortsatzes steht (Taf. I, Fig. 1, 2), von der Austrittsstelle des Glossopharyngeus ebenso weit wie von jener des Vagus entfernt. Die bezügliche Stelle könnte zur Labyrinth-Region gerechnet werden, wenn nicht bei den übrigen Selachiern die obere und seitliche Stellung der fraglichen Oeffnung in eine rein obere überginge und damit von der genannten Schädelregion sich entschieden entfernte. Zum Labyrinthe hat der Canal keine Beziehung. Wo er auch dem Labyrinthe nahe verläuft, findet er sich hinter dem hinteren Bogengange. Die Oeffnung führt etwas sich verengernd in einen Canal, der schräg abwärts gerichtet zur inneren Mündung des Vaguscanals tritt und dort ausmündet. Die Bedeutung dieser Oeffnung ist mir nicht ganz klar geworden. Dass kein Nerv durch den bezüglichen Canal tritt, glaube ich behaupten zu dürfen. Der Canal umschliesst vielmehr ein Gefäss, welches an der inneren Vagusöffnung an der Wandung der Schädelhöhle sich ausbreitet und nach der Art der Verbreitung eine Vene zu sein scheint. Sollte sich diess bestätigen, so wäre der fragliche Canal als die Bahn der primitiven inneren Jugularvene anzusehen. Bei Heptanchus mündet der Canal über dem Vagusloche nach aussen und ist immer über dem Eingange in den Vaguscanal wahrnehmbar. Aehnlich verhält sich die innere Mündung bei Scymnus, während die äussere (Taf. I, Fig. 3 *v*) vom Vagusloche weiter entfernt liegt und in eine seitliche Furche auslaufend, der Austrittsstelle des Glossopharyngeus genähert erscheint. Bei Galeus trifft man die äussere Oeffnung wieder jener des Vagus ganz nahe, aber in mehr lateraler Lagerung. Die Rochen lassen sie deutlicher als manche Haie wahrnehmen. Raja zeigt sie mit

weiter, seitwärts gerichteter Mündung über dem Austritte des Vagus, von diesem wie vom Glossopharyngeus-Austritte gleichweit entfernt. Bei Torpedo (Taf. III, Fig. 3 *v*) liegt sie dicht am oberen Rande des Vagusloches und findet sich auch innen über dem Anfange des Vaguscanals, während sie bei Raja mit dessen innerer Mündung zusammenfliesst.

Die Vergleichung des Verhaltens der Occipital-Region der einzelnen Selachierformen ergibt eine sehr verschiedengradige Ausbildung dieses Schädelabschnittes. Von Hexanchus zu den Rochen nimmt er an Selbständigkeit ab, es verlieren sich Eigenthümlichkeiten, die er mit der Wirbelsäule gemein hat, und damit lösen sich die Uebereinstimmungen zwischen beiden, wie auch die Verbindung beider sich modificirt und in mannichfaltige neue Verhältnisse tritt. Ein ausgeprägtes Occipitalgelenk ist bei den Rochen aus denselben Theilen entstanden, welche bei den Notidaniden unter den Haien Cranium und Wirbelsäule in continuo zusammenhängen liessen, und für die Bildung dieses Gelenkes fanden sich alle einzelnen Stadien.

Im Allgemeinen ist diese Erscheinung als ein Sonderungsvorgang aufzufassen, der beiden Theilen ein grösseres Maass der Selbständigkeit verleiht, indem er jeden verschieden gestaltet. Im Speciellen ist der an der Occipital-Region in der vorgeführten Reihe sich ergebende Vorgang eine Verkürzung derselben. Den sprechendsten Ausdruck dafür gibt die Lageveränderung des Vaguscanals (vornehmlich dessen äussere Oeffnung), sowie die Rückbildung, welche die unterhalb desselben verlaufenden Canälchen für die vorderen Vaguswurzeln erleiden. Wenn auch die Dimension der zwischen dem Rande des Hinterhauptsloches und der Vagusöffnung gelegenen Strecke der Schädeloberfläche relativ wenig verkürzt ist, so ist doch die Lagerichtung jener Strecke eine ganz andere geworden, indem das Vagusloch von seiner weit vor dem Foramen occipitale befindlichen Stellung (Hexanchus) allmählich in gleiche Querlinie mit dem Hinterhauptsloche rückt (Galeus) und endlich sogar über diese Linie hinaustritt (Raja). Die Längsausdehnung der Hinterhaupts-Region ist damit in eine quere Richtung umgestaltet.

Die bei der Vergleichung des Craniums der lebenden Selachier zwischen den niederen und den differenzirteren Formen nachweisbare Verkürzung des occipitalen Abschnittes muss von einer entsprechenden Veränderung des von diesem Abschnitte umschlossenen Theiles des centralen Nervensystems begleitet sein. Es muss auch in den Wachsthumsverhältnissen der Medulla oblongata ein ähnlicher Vorgang stattfinden.

Diese aus der Vergleichung einzelner Cranien verschiedener Selachier sich ergebende Annahme findet ihre Bestätigung durch die Berücksichtigung von

embryonalen Befunden. Wenn wir bei jungen Embryonen von Acanthias (Tafel XXI, Figg. 3, 4) die Ausdehnung des vom Hinter- und Nachhirn eingenommenen, auch die Occipital-Region in sich begreifenden Abschnittes der Schädelanlage mit demselben Abschnitte (Taf. VI, Fig. 2) des erwachsenen Thieres vergleichen, so wird offenbar, dass sie bei letzteren im Verhältniss zu den vorderen Theilen des Craniums viel kürzer erscheint. Indem sich also der vordere Abschnitt des Craniums mehr vergrössert, oder was uns hier das Wichtigste ist, mehr in die Länge wächst als der hintere Abschnitt, bleibt der letztere zurück, und man wird von ihm sagen können, dass er sich verkürzt. Wäre nun auch die Vergleichung der ausgebildeten Cranien nicht schon als maassgebend zu jenem Urtheile anzusehen, so würden wir durch die Beachtung der Ontogenie darauf verwiesen werden.

2. *Labyrinth-Region.*

Als solche betrachte ich ich den vor der Occipital-Region befindlichen Abschnitt des Craniums bis zur Austrittsstelle des Trigeminus. Die Ausdehnung des Labyrinthes im Innern der seitlichen Schädelwand steht im Zusammenhang mit der lateralen Ausdehnung des Craniums, welches hier den bedeutendsten Dickendurchmesser aufweist und sowohl gegen die Occipital-Region, wie gegen die Orbital-Region einen ansehnlichen Vorsprung darbietet.

Die Beziehung zum Gehörorgan lässt die Eigenthümlichkeit dieses Abschnittes vollkommen verstehen. Wenn man erwägt, dass das Labyrinth ein von aussen, vom Integumente her, sich nach innen zu entwickelndes Organ ist, das, allmählich sich sondernd, die bei den Fischen so mächtigen Vorhofsräume und Bogengänge hervorgehen lässt, so wird man die der Labyrinth-Region zukommende laterale Ausdehnung als eine Anpassung der Schädelwand an das in sie eingetretene Gehörorgan zu betrachten haben. Daraus leitet sich dann die Verschiedenheit ab, welche die genannte Region gegen die benachbarten darbietet.

Die dem Cranium durch Einlagerung des Labyrinthes zu Theil gewordene Modification erscheint auch an einzelnen Theilen des bezüglichen Abschnittes, und zwar erstlich durch besondere Vorsprünge, welche dem Verlaufe der Bogengänge entsprechen, und zweitens durch die Verbindungen, welche das Labyrinth gegen die Oberfläche des Craniums aussendet.

Von den Bogengängen bildet am verbreitetsten der vordere und der hintere eine am Schädeldache bemerkbare Vorragung, welche seitlich von der Parietalgrube liegt und nach vorn und seitlich, sowie nach hinten und aussen gerichtet

ist. Die Vereinigungsstelle der beiden genannten Bogengänge zu einem gemeinsamen Canal liegt genau unter dem lateralen Rande der Parietalgrube, aber tiefer als der Boden der Grube selbst. Unter den Notidaniden sind die Bogengänge weniger deutlich bei Hexanchus, mehr bei Heptanchus an ihren äusseren Vorsprungsbildungen erkennbar. Sehr deutlich erscheinen die Protuberanzen bei Acanthias und Centrophorus (Taf. VII, Figg. 4, 5; Taf. VIII, Fig. 1 $\alpha\,\beta$), auch bei Galeus (Taf. VIII, Fig. 3 $\alpha\,\beta$), wo sie zwei mehr rundliche Höcker vorstellen. Leichte Erhabenheiten bilden sie bei Raja (Taf. XIII, Fig. 1). Angedeutet finde ich sie bei Scymnus.

In eigenthümlicher Lagerung finden sie sich bei Cestracion, wo die Labyrinth-Region eine verhältnissmässig sehr geringe Längenausdehnung besitzt und wie nach hinten zusammengeschoben erscheint. Der Höcker des vorderen Bogenganges liegt genau nach aussen von der Parietalgrube auf einer etwas gekrümmt lateralwärts verlaufenden Kante, durch welche die obere Fläche des Craniums von der ziemlich steil abfallenden Hinterfläche getrennt wird. Durch diese Kante könnte man sich verleiten lassen, die ganze Hinterfläche des Craniums der Occipital-Region zuzusprechen, wenn nicht die Prüfung dieser Theile in Beziehung auf das Labyrinth ein anderes Verhältniss ergäbe. An jener hinteren Fläche und zwar ziemlich in Mitte derselben und zur Seite des Foramen occipitale erhebt sich ein abgerundeter flacher Hügel, unter welchem der hintere Bogengang verläuft (vergl. Taf. II, Fig. 1 β). Somit ist diese Fläche bis dahin noch der Labyrinth-Region angehörig, und es ergibt sich daraus eine Bestätigung der bereits oben aus der Lagerung des Vagusloches erwiesenen hochgradigen Verkürzung der Occipital-Region. Bei Torpedo finde ich nur für den vorderen Bogengang (Taf. XIII, Fig. 3) einen Höcker (β), der quer zur Seite der Parietalgrube gelagert ist.

Dem äusseren Bogengange entspricht bei Heptanchus eine sehr deutliche, quer über die laterale Fläche der Labyrinth-Region hinwegziehende Erhebung. Sie ist auf der senkrechten Schnittfläche, die ich auf Taf. XX in Fig. 8 dargestellt habe, als ein lateral vom durchschnittenen äussern Bogengang liegender Vorsprung unterscheidbar. Minder deutlich ist sie bei Hexanchus, dagegen findet sie sich wiederum stark entwickelt bei Acanthias und Centrophorus, wenig schwächer bei Scymnus. Von Acanthias habe ich diese Beziehungen gleichfalls durch ein senkrechtes Durchschnittsbild (Taf. XX, Fig. 9) versinnlicht, und auch auf horizontalen Schnitten (Taf. XX, Figg. 5, 6, 7) sind diese Verhältnisse des äusseren Bogenganges deutlich erkennbar. Der geringeren Ausdehnung des Labyrinthes gemäss hat Cestracion den äusseren Bogengang nur als seitlichen Höcker markirt, der über der Austrittsstelle von Vagus und Glosso-

pharyngeus gleichfalls noch anscheinend in der Occipital-Region gelagert ist (Taf. II, Fig. 1).

In schwacher Entwickelung findet sich der Höcker des äusseren Bogenganges bei Galeus und Mustelus. Der äussere Bogengang zieht sich hier in dem gegen die Orbita sehenden Theile der Labyrinth-Region des Craniums hin. Am wenigsten finde ich bei den Rochen eine durch den genannten Bogengang bedingte Sculptur am Cranium ausgeprägt.

Wie von den Bogengängen, so geht auch von dem Vorhofe des Labyrinthes ein Einfluss auf die Gestaltung des Craniums aus. Dem Vestibulum entspricht eine bei den Notidaniden sehr bedeutende Protuberanz am unteren lateralen Abschnitte der Labyrinth-Region (vergl. Taf. I, Figg. 1, 2 *vp*; Taf. XX, Fig. 8 *vp*). Ueber diesem ovalen Vorsprung, der auch an der Unterfläche des Craniums von hinten her durch eine Fortsetzung der seitlichen Occipitalfurche abgegrenzt ist, verläuft die Erhebung des äusseren Bogenganges. Diese ist vorn von der Vorhof-Protuberanz durch eine leichte Einsenkung der seitlichen Labyrinthwand geschieden. Nach hinten läuft jene Einsenkung in eine tiefere Grube aus, welche die Articulationsstelle für das Hyomandibularstück des Zungenbeinbogens bildet. Bei den Notidaniden ist die Hyoidpfanne, wie ich jene Grube bezeichnen will, sehr wenig scharf abgegränzt (Taf. I, Fig. 1, 2 *g*). Die Ränder laufen allmählich in die benachbarten Flächen aus, und die ganze Vertiefung sieht kaum einer Gelenkgrube ähnlich, verhält sich somit viel indifferenter als andere Articulationsflächen an denselben Cranien. Bei Heptanchus ist sie weiter nach hinten gerückt als bei Hexanchus, wo sie zugleich durch eine grössere Ausdehnung sich auszeichnet.

Hinter der Hyoidpfanne von Hexanchus findet sich auf einem Vorsprunge die äussere Mündung des Canals für den Glossopharyngeus (*gp*). Heptanchus zeigt diese Austrittsstelle unterhalb der Pfanne, in beiden Gattungen liegt die Mündung des genannten Canals hinter der Vorhofs-Protuberanz.

Bei den anderen Selachiern treten an den in Besprechung stehenden Theilen allmählich bedeutendere Umgestaltungen ein, die sich von folgenden Vorgängen ableiten lassen. Die Vorhofs-Protuberanz verliert ihre Selbständigkeit in dem Maasse, als ihre Abgrenzung nach hinten und unten durch das Schwinden der Fortsetzung der seitlichen Occipitalfurche aufhört. Schon bei Acanthias, Centrophorus und Scymnus ist die Basalfläche der Occipital-Region mit jener der Labyrinth-Region zusammengeflossen und stellt mit dieser eine Ebene dar. Eine Vergleichung der senkrechten Durchschnittsbilder von Heptanchus und Acanthias (Taf. XX, Fig. 8, 9) lässt diese Verschiedenheit wahrnehmen. Damit ist die Selbständigkeit der genannten Protuberanz verschwunden. Sie

kann nur noch in dem vorderen Seitenrande der Basalebene erkannt werden. Bei Scymnus (Taf. 1, Fig. 3) geht dieselbe abgerundet in die Seitenfläche über, und nur der hintere Seitenrand der Basalebene bildet eine deutliche Kante, welche die untere Begrenzung der Hyoidpfanne abgibt. Bei Acanthias (Taf. II, Fig. 3) erstreckt sich die Kante auch nach vorn und noch mehr bei Centrophorus. In der Erhebung einer Strecke des Pfannenrandes wird somit gleichfalls ein Factor für das Verschwinden der Vorhofs-Protuberanz zu erkennen sein. Diese Erhebung des Randes der Pfanne entspricht einer Differenzirung des bezüglichen bei den Notidaniden auf einer sehr niederen Stufe stehenden Gelenkes. Somit steht die Ausbildung des Cranio-Hyoid-Gelenkes mit dem Verlorengehen einer durch die Beziehung zum Gehörorgan erlangten Eigenthümlichkeit des Craniums in Zusammenhang. Der Vestibularvorsprung schwindet mit der Ausbildung der Gelenkpfanne, und die Entstehung eines unteren Pfannenrandes lässt eine Basalfläche hervorgehen.

Die Differenzirung des Cranio-Hyoid-Gelenkes ruft noch andere Modificationen hervor. Nicht nur am unteren Rande der Pfanne erhebt sich ein Vorsprung, sondern auch der obere hintere Rand der Pfanne streckt sich in einen Fortsatz, der gegen den oberen Rand in eine Kante verlängert ist. Diese Einrichtung besteht bei Centrophorus, was den Fortsatz betrifft; bei Acanthias beginnt der Fortsatz (Taf. II, Fig. 3 *gf*) in eine Kante auszulaufen, und bei Scymnus (Taf. I, Fig. 3 *gf*) ist dieselbe längs des ganzen oberen Randes ausgebildet. Die ganze Einrichtung verhindert ein Ausweichen des Zungenbeinbogens nach hinten.

Der hintere Fortsatz (*gf*) des Pfannenrandes liegt bei Acanthias und Centrophorus calceus weniger über dem Gelenke als bei Centrophorus granulosus und Scymnus. Auf ihn tritt die seitliche Fläche der Labyrinth-Region vom hinteren Ende der äusseren Bogengangleiste her in sanfter Abdachung herab. Nach hinten sendet der Fortsatz einen median gerichteten Haken. Unmittelbar hinter dem Fortsatze liegt die Austrittsstelle des Glossopharyngeus (Taf. I, Fig. 3; Taf. II, Fig. 3 *Gp*).

Durch Ausdehnung des unterhalb des Fortsatzes gelegenen Randes der Pfanne nach hinten tritt die ganze Pfanne in dem Maasse rückwärts, als sie jenen verlängerten Rand mit bilden hilft. Diess ist bei Scyllium, Galeus und Mustelus der Fall. Der grösste Theil der Pfanne befindet sich auf einer nach hinten ragenden Verlängerung, die man als den ausgezogenen Pfannenrand sich vorstellen kann. Der bei Centrophorus und Acanthias hinten die Pfanne überragende Fortsatz ist dann bis über den Vordertheil der Pfanne ausgedehnt, und seine dieser zugewendete Oberfläche ist in die Gelenkbildung mit

eingezogen. Die Pfanne ist dann keine einfache Grube mehr, sondern besitzt eine complicirte, etwa sattelförmig zu bezeichnende Gelenkfläche. Bei Galeus canis ragt der hintere Rand der Pfanne fast bis in eine gleiche Linie mit der Cranio-Vertebralverbindung, und bei dem anderen Galeus sogar noch über jene Linie hinaus. Einen bedeutenderen Vorsprung bildet der die Pfanne tragende Theil bei Prionodon (Taf. II, Fig. 4 *g*), wo die Austrittsöffnung des Glossopharyngeus über dem oberen Pfannenrande sich findet, und eine weite trichterförmige Grube vorstellt. Daran reiht sich Zygaena (Taf. IX, Fig. 5), wo die mit ihrer Längsaxe schräg von oben und vorn nach hinten und unten gerichtete Gelenkfläche in zwei Facetten getheilt ist (*g*). Mit dieser Lageveränderung der Pfanne des Hyoidgelenkes steht die Sonderung der hinteren Umgränzung der Pfanne in Zusammenhang. Bei Mustelus wird diese Umgränzung von einer stark vorspringenden Leiste gebildet, welche nach hinten auf den ausgezogenen Theil der Pfanne sich fortsetzt; bei Galeus sind an dieser Leiste zwei Abschnitte unterscheidbar, ein oberer vorderer und ein hinterer, von denen der erstere sich bedeutender gesondert hat und eine aufwärts gerichtete, die unterhalb der äusseren Bogenprotuberanz hinziehende Furche von unten her abgränzende Lamelle (Taf. II, Fig. 2 *gf'*) vorstellt.

Diese Lamelle besteht auch, aber in horizontaler Lagerung, bei Cestracion (Taf. II, Fig 1 *gf'*), an dessen Hyoidgelenk (*g*) die sonst bestehende Längenausdehnung am bedeutendsten verkürzt ist. Eine zweite Vorragung des Pfannenrandes liegt an der hinteren Begränzung (*gf*). Da dieser Vorsprung die Austrittsstelle des Glossopharyngeus dicht hinter sich hat, gibt er sich als dem schon bei Scymnus, mehr bei Acanthias und Centrophorus gebildeten hinteren Gelenkfortsatze homolog. Bei Prionodon (Taf. II, Fig. 4) ist der vordere Gelenkrandfortsatz mit dem hinteren eine continuirliche Leiste, dagegen ist der vordere Fortsatz bei Zygaena (Taf. IX, Fig. 5) bedeutend differenzirt und erscheint als ein starker, über der oberen Gelenkfacette emporsteigender Höcker. Zwei Vorsprünge, ein oberer (*gf''*) und ein unterer, begränzen wie horizontale Lippen die quere und tiefe Pfanne bei Squatina, die einen bedeutenden Theil der Labyrinthwand einnimmt. Der obere Vorsprung läuft auf einen starken hinteren Fortsatz aus.

Von den Rochen reiht sich Raja am meisten an die Haie durch die quere Lagerung der Hyoidpfanne und einen hinteren Vorsprung derselben. Das Gelenk ist aber auf einem vom Cranium stark abstehenden lateralen Fortsatze angebracht, der auf seiner oberen Fläche die bei den Haien unterhalb des äusseren Bogenganges befindliche Furche trägt. Mit der Entfernung der Gelenkfläche von der lateralen Schädelwand, was sich besonders am hinteren Theile der Pfanne sehr stark ausprägt, scheint die Bildung einer Knorpelspange in Ver-

bindung zu stehen (Taf. III, Fig. 2; Taf. XIV, Fig. 4 *sp*), welche sich in zierlich geschwungenem Bogen vom hinteren und oberen Rande des Gelenkes aus schräg nach hinten, dann nach vorn und medial verlaufend ausspannt, um auf dem hinteren und oberen Theile der Labyrinth-Region auszulaufen. Die Spange umgränzt eine weite Oeffnung, zu welcher die auf dem pfannentragenden Fortsatze gelagerte Furche verläuft. An der unteren hinteren Begränzung dieser Oeffnung liegt die Austrittsstelle des Glossopharyngeus als ein Loch von sehr geringer Grösse. Ob diese Spangenbildung eine selbständige Einrichtung ist, oder durch Modification einer anderen, etwa einer durch ein hindurchtretendes Organ bedingten Canalbildung, hervorging, ist nicht sicher zu ermitteln gewesen. Bei Rhynchobatus ist die Spange gleichfalls, allein in viel geringerem Umfange vorhanden (Taf. III, Fig. 1 *sp*). Bei Pristis fehlt sie.

Mit dem Vorkommen der Spange steht bei Rhynchobatus das seitliche Vorragen des hinteren Abschnittes des Hyoidgelenkes im Zusammenhang. Das Gelenk ist bedeutend in die Länge gestreckt und zerfällt in zwei Abschnitte, einen schmaleren vorderen und einen breiteren hinteren, die man als gesonderte Pfannen für zwei Gelenkköpfe des Hyomandibulare nehmen kann. Diese Theilung ist durch eine leichte Einschnürung schon bei Raja angedeutet und ist auch bei Pristis insofern vorhanden, als der vordere und hintere Abschnitt der langen Pfanne viel stärker als der mittlere vertieft ist (Taf. III, Fig. 4 *g*).

Die Umbildung des Hyoidgelenkes ist bei Torpedo durch vollständige Trennung der beiden Abschnitte noch weiter entwickelt. Bei Torpedo oculata zieht die Gelenkpfanne an der unteren seitlichen Kante des Craniums von der Austrittsstelle des N. facialis bis zu jener des Glossopharyngeus hin. Der hintere Theil der Pfanne wird von zwei schmalen Leistchen lippenartig überragt und wird dadurch tiefer als der vordere. In diesem Verhalten unterscheidet sich T. oculata sehr bedeutend von Torpedo marmorata, wo der bisher eine Vertiefung bildende hintere Theil des Gelenkes durch einen queren Gelenkkopf vorgestellt wird (Taf. III, Fig. 3 *g'*). Der vordere Theil der Gelenkstelle (*g*) hat seine Beschaffenheit als Pfanne behalten und erstreckt sich vom hinteren Rande der Facialisöffnung bis zum unteren Rande der Austrittsstelle des Glossopharyngeus, wo er in eine schmale, keine Gelenkfläche tragende Kante übergeht. Von dieser erhebt sich nach hinten zu der den Gelenkkopf tragende Abschnitt von der Basis eines Pfeilers der Schädelwand, welcher zwischen den enorm weiten Austrittslöchern von Glossopharyngeus und Vagus liegt. Das Hyoidgelenk ist somit nicht bloss sehr in die Länge gestreckt, sondern befindet sich auch weiter als sonst in einer nach hinten gerückten Ausdehnung.

In der Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Cranium sieht man dem Dargestellten zufolge eine allmähliche Differenzirung, die von einem einfachen Zustande ausgeht. Dieser liegt bei den Notidaniden. Die Differenzirung schreitet nach verschiedenen Richtungen vor sich und liefert damit von einander sehr verschiedene Bildungen. Die eine davon findet sich bei den Haien repräsentirt und beruht auf der Ausprägung des Gelenkrandes in Fortsätze oder in Kanten. Die Gelenkfläche tritt dabei aus der einfachen flachen Grube in eine complicirtere Gestalt über, die mit einer sattelförmigen Gelenkfläche Aehnlichkeit hat. In den einzelnen Gattungen ergeben sich mancherlei Eigenthümlichkeiten. Nach solchen gruppiren sich Centrophorus, Acanthias und Scymnus zusammen, während andererseits Galeus, Mustelus und Scyllium eine Gruppe repräsentiren. Zwischen diesen beiden steht Cestracion.

Die zweite Differenzirungsrichtung haben wir bei den Rochen sich bilden sehen. Charakteristisch ist die quere Gestaltung des Hyoidgelenkes, als Anpassung an die breite Form des Hyomandibulare. Raja bietet hier den niedersten Zustand und bei Trygon ist das Gelenk noch weniger als bei Raja in die Quere gestreckt. Die Längenausdehnung der Gelenkpfanne verbindet sich mit der Sonderung in mehrere Abschnitte, die bei den Haien (Zygaena) durch Facetten angedeutet waren. Es bilden sich zwei getrennte Pfannen (Rhynchobatus, Pristis, Torpedo oculata), und im Zustande der grössten Differenzirung geht die hintere Pfanne verloren und die bezügliche Gelenkfläche tritt an einer Erhabenheit auf, wodurch ein Gelenkkopf sich bildet (Torpedo marmorata).

Wird hiemit noch die Lageveränderung der Gelenkfläche in Anschlag gebracht, so wird der Einfluss, welchen der genannte Theil auf die Gestaltung eines Abschnittes der Labyrinth-Region ausübt, für nicht gering erachtet werden dürfen. Erwägt man ferner, wie die Verhältnisse der genannten Gelenkfläche nur durch die Beziehungen des Hyomandibulare oder vielmehr des ganzen Zungenbeinbogens bestimmt werden, so wird man den umgestaltenden Factor im Visceralskelete selbst zu suchen haben, und über diesen Punkt wird später im bezüglichen Abschnitte dieser Abhandlung zu berichten sein.

Die Verbindung von Kiemenbogen mit dem Cranium schliesst sich an die Hyoidverbindung an. Während bei allen Haien jene Verbindung nicht besteht, finden wir sie bei den Rochen in ziemlicher Verbreitung. Sie kommt aber fast allgemein nur durch Ligamente zu Stande, und nur bei Rhynchobatus finde ich den ersten Kiemenbogen mit dem Cranium in Articulation. Die querovale Gelenkfläche liegt seitlich vom Occipitalgelenke, von diesem durch den Vorsprung des Gelenkfortsatzes getrennt, unterhalb der Austrittsstelle des Glossopharyngeus. Sie ist zwar nach hinten gerichtet, muss aber, da sie seitlich von

der Austrittsöffnung des Vagus liegt, der Labyrinth-Region zugetheilt werden. Die Frage erhebt sich nun, ob diese Articulation einen vererbten Zustand vorstellt oder aus einer erst später eingetretenen Verbindung eines Kiemenbogens mit dem Cranium entsprang. Im ersteren Falle würde sie vielleicht als der Rest eines Verhaltens gelten können, welches ich als für alle Kiemenbogen nothwendig vorauszusetzen dargestellt habe*), und damit wäre jener Befund von grosser Wichtigkeit. An sich betrachtet wiegt die Thatsache sehr schwer. Durch die Vergleichung verliert sie an Bedeutung. Die Vergleichung zeigt nämlich, dass gerade in der minder differenzirten Abtheilung der Selachier, bei jenen, die wir demgemäss im Vergleiche mit den Rochen als niedere betrachten, niemals eine Verbindung von Kiemenbogen mit dem Cranium vorkommt. Bei allen Haien, selbst bei den Notidaniden fehlt eine solche. Wir schliessen daraus, dass eine mögliche Verbindung des Craniums mit Kiemenbogen bereits vor der Entstehung jener Selachierabtheilung (oder vielmehr der gemeinsamen Stammform) sich gelöst hat. Wenn nun eine solche Verbindung bei einer vereinzelten Form der erst von den Haien ableitbaren Rochen vorkommt, besteht sehr wenig Wahrscheinlichkeit dafür, dass sie sich von einem unterhalb der Haie liegenden Zustande her erhalten haben möchte. Demnach ist es richtiger, jene Gelenkverbindung bei Rhynchobatus als eine erst innerhalb der Gattung erworbene anzusehen und sie damit als eine secundäre zu beurtheilen. Die sichere Begründung dieser Auffassung geht endlich aus der Vergleichung des gesammten Visceralskeletes der Rochen hervor, aus welcher sich ergibt, dass jener erste Kiemenbogen der Rochen nichts Anderes ist als der untere Abschnitt des Zungenbeinbogens der Haie. (Siehe darüber im Abschnitt über das Visceralskelet.)

Der Labyrinth-Region des Schädels gehören zwei Nervenaustrittsstellen an, die des Glossopharyngeus und die des Facialis. Die erstere ist bereits mehrfach berücksichtigt worden, indem ihre Lage hinter dem Fortsatze des Hyoidgelenkes angegeben ward. Die Austrittsstelle bildet eine nach aussen trichterförmig erweiterte Oeffnung, die bei den Notidaniden eine etwas seitliche Richtung besitzt (Taf. I, Fig. 1, 2 *Gp*). Das Endstück des Glossopharyngeus-Canals ist nach hinten und etwas aufwärts gerichtet, so dass der austretende Nerv genau hinter dem Hyoidgelenk zu liegen kommt. An dem unteren und hinteren Umfange des Glossopharyngeus-Canals findet sich eine Durchbrechung der Knorpelwand, die nach abwärts und etwas seitlich gerichtet ist (vgl. Taf. I, Fig. 2 *f*). Ueber die Bedeutung dieser ziemlich ansehnlichen Oeffnung kann ich zwar keine ganz bestimmte Mittheilung machen, aber es ergibt sich bei

*) Jenaische Zeitschrift Bd. VI, S. 534.

näherer Prüfung Manches, das zu einem Verständniss führen kann. Vor Allem muss ich der Vorstellung begegnen, dass durch die Oeffnung ein Nervenzweig oder ein Gefäss austrete. Sie ist, wie ich mich bei Heptanchus überzeugte, durch eine straffe Membran geschlossen und wird von Muskeln überlagert, nach deren Entfernung man eine ebene Fläche bemerkt. Oeffnet man den Glossopharyngeus-Canal durch Abtragen seiner äusseren Wand, so fällt sofort die (bei Heptanchus) bedeutende Weite dieses Canals auf, welche der Dicke des Nervenstammes in keiner Weise entspricht. Der Nerv liegt der Wandung eng an und lässt noch einen ziemlich weiten Raum unausgefüllt. Auf dem weiteren Verfolge dieses Raumes gelangt man zum Vorhofe des Labyrinthes, so dass die Perilymphe in diesen Canal treten muss, und also, wenn wir finden dass der Glossopharyngeus auch die äussere Strecke des Canals nicht füllt, wohl längs des Nerven nach der Aussenfläche des Craniums zu communiciren im Stande ist.

Nur bei wenigen von den übrigen Haien, die ich untersuchte, fand sich etwas hieher Beziehbares. Hexanchus besitzt jenes Foramen obturatum an ähnlicher Stelle (Fig. 2 *f*) wie Heptanchus, allein dieses Loch führt hier nicht direct in den Glossopharyngeus-Canal, sondern erst in einen feineren Canal, den man allerdings mit einer Sonde bis zum Glossopharyngeus verfolgen kann. Hier scheinen besondere Verhältnisse der Lymphbahnen vorzuliegen, die wohl geeignet sind, mit den neuerdings über die Lymphbahnen des Labyrinthes höherer Wirbelthiere bekannt gewordenen Thatsachen in Zusammenhang zu gelangen, wenn die Untersuchung einmal speciell auf jenes Organsystem der Selachier gerichtet sein wird. Da dieser Theil der Untersuchung meinen nächsten Zwecken ferner gelegen, muss ich alle nur auf die genaue Kenntniss jener Lymphbahnen im Kopfe der Selachier sich stützenden Folgerungen bei Seite lassen.

Eine Verbindung des knorpeligen Labyrinthes mit dem Glossopharyngeus-Canal finde ich noch bei Acanthias und Centrophorus calceus. Der Glossopharyngeus tritt hier von der Schädelhöhle aus in einen seinem Dickedurchmesser entsprechenden Canal, der anfänglich unter dem Vorhof hinweg nach aussen zieht und sich dabei in den Vorhof öffnet. Der Glossopharyngeus durchläuft eine Strecke des Vorhofs und tritt dann in einen vom Vorhofe aus nach aussen führenden viel weiteren Canal, dessen äussere Oeffnung zugleich die Austrittsstelle des Glossopharyngeus vorstellt. An der bedeutenden Weite der Austrittsöffnung ist schon zu erkennen, dass ausser dem Glossopharyngeus noch ein anderer Theil hier aus- oder eintreten muss.

Die äussere Erweiterung des Glossopharyngeus-Canals besteht in geringerem Grade auch bei den übrigen Haien; sie dient hier zur Aufnahme des Ganglion Ganglion petrosum) des Nerven. Nach innen von dem Ganglion bietet der

Canal wieder eine entsprechende Verengerung dar. Das finde ich bei Mustelus und Galeus.

Bei den Rochen finde ich ein ähnliches Verhalten wie bei den letzterwähnten Haien. Torpedo (Taf. III, Fig. 3 *Gp*) besitzt den Glossopharyngeus-Canal von bedeutender Kürze, aber von ausserordentlicher Weite, worin er der Vagusöffnung gleich kommt.

Der zweite zur Labyrinth-Region Beziehungen besitzende Nervencanal wird von dem Facialis eingenommen. Da er vor dem Labyrinth austritt, durchsetzt er einen weniger dicken Theil der Schädelwand. Seine innere Mündung liegt bei den Notidaniden in einer tiefen, den Acusticus aufnehmenden Bucht, eine Lagerung, welche auch noch bei anderen (Centrophorus, Acanthias, Scymnus) fortbesteht, am meisten ausgebildet bei Cestracion, wo die gemeinsame Bucht (Meatus auditorius internus) am engsten erscheint. Bei einer anderen Gruppe von Haien ist der Facialisaustritt mit jenem des Trigeminus zusammengeflossen zu einer für beide gemeinsamen Oeffnung, welche immer der Acusticus-Grube nahe gelagert ist. Hieher gehören: Mustelus, Galeus, Scyllium, Prionodon, Zygaena.

Bezüglich der äusseren Oeffnung ist hervorzuheben, dass dieselbe bei den Notidaniden weiter von der Austrittsstelle des Glossopharyngeus entfernt liegt, als bei den übrigen Selachiern, entsprechend der grösseren Längenausdehnung der Labyrinth-Region. Sie findet sich etwas tiefer als das Trigeminusloch. Bei Hexanchus (Taf. I, Fig. 2 *Fa*) zieht von der Austrittsstelle des Facialis eine Grube nach hinten, die in einer Furche gegen die Vorhofs-Protuberanz ausläuft. In dieser Furche verläuft der Stamm des Nerven, bis er seinen Weg zum Zungenbeinbogen einschlägt. Die Grube ist von der Austrittsstelle des Trigeminus durch einen leistenartigen Vorsprung geschieden. Bei Heptanchus ist diese Strecke flacher und die Furche fehlt. Die Leiste ist dagegen recht ansehnlich bei Centrophorus entwickelt, so dass die bezüglichen Austrittsstellen (des Trigeminus und Facialis) äusserlich viel weiter von einander entfernt liegen als die Eintrittsstellen in die Schädelwand es sind. Der Facialis-Canal ist dabei nach hinten gerichtet; diese Stellung nimmt er in noch höherem Maasse bei Scymnus und Acanthias ein. Er läuft bei Centrophorus und Scymnus in die flache Vertiefung aus, welche unterhalb des vom äusseren Bogengange gebildeten Quervorsprunges liegend, bereits oben erwähnt wurde. Mit dieser Verlaufsänderung des Facialis-Canals verbindet sich eine andere Einrichtung. Die nach hinten zu verlaufende Canalstrecke des Facialis besitzt an ihrem Beginne, da wo der quere Verlauf in den rückwärts gerichteten übergeht, eine Durchbrechung der Wand, die ich als Hiatus des Facialis-Canals (Taf. II, Fig. 3 *fa*) bezeichnen will. Der Hiatus entspricht der Stelle einer knieförmigen Biegung des Facialis. Durch

diesen Hiatus tritt der Ramus palatinus des Facialis. Bei Scymnus liegt der Hiatus (*fa* in Fig. 3, Taf. I und Fig. 4, Taf. XVII) als eine ansehnliche ovale Oeffnung auf einer abgerundeten Protuberanz, bei Acanthias mehr nach aussen und vorn gerichtet, bei Scymnus in rein lateraler Stellung Unterhalb der genannten Oeffnung finde ich bei Scymnus ein anderes Loch (Taf. XVII, Fig. 4 *fa'*), welches mir bezüglich durchtretender Theile unklar blieb und bei anderen Haien vermisst ward. Mit der Ausbildung der Basalfläche des Craniums bei Centrophorus möchte man den Hiatus an dieser Fläche suchen, und in der That lagert auch dort ein kleines Loch, welches jedoch nicht in den Facialiscanal leitet.

Der Facialis durchläuft also bei einigen Haien einen rückwärts gerichteten Canal, der dadurch, dass er nach einer Strecke seines Weges, vor seinem den Hauptstamm austreten lassenden Ende, eine zum Austritte eines Nervenzweiges dienende Durchbrechung besitzt, dem Canalis Fallopii ähnlich wird, wie die Anatomie des Menschen denselben kennen lehrt. Der Hiatus des Canals der Haie wäre dem Hiatus canalis Fallopii homolog, wie denn auch der ersteren verlassende R. palatinus des Facialis dem N. petrosus superfacialis major der Säugethiere homolog ist. Es liegt nahe, hieraus zu folgern, dass die beim Menschen bekannte Bildung bereits bei den Haien besteht, dass beiderlei Bildungen völlig homolog seien. Eine genauere Prüfung giebt eine andere Antwort.

Bei Säugethier-Embryonen liegt die Austrittsstelle des Facialis an der später zum Hiatus canalis Fallopii werdenden Stelle. Ein Canalis Fallopii existirt nicht, oder doch nicht in der ihm später zukommenden Ausdehnung, da er nur durch eine ganz kurze, von einer Knorpelspange des Petrosum überbrückte Strecke repräsentirt wird. Diese entspricht der Strecke, welche vom Meatus auditorius internus aus bis zum Hiatus zieht. Die ganze jenseits des Hiatus liegende Strecke wird erst später gebildet, der Facialis zieht so nur in eine Furche des Petrosum gelagert über der Labyrinthwand der Paukenhöhle hin und wendet sich dann abwärts. Vom fallopischen Canal wird dann der am oberen Theile der Paukenhöhle liegende Abschnitt vom Felsenbein her gebildet, indem eine Knochenlamelle den Facialis umwächst. Darauf entsteht der letzte die Ausmündung am Foramen stylomastoideum begreifende Abschnitt des Canals, welche nicht an die vorhergehende geschlossene Strecke unmittelbar anschliesst, so dass — noch beim Neugeborenen — ein Theil des Facialis ohne knöcherne Umwandung an der hinteren Wand der Paukenhöhle vorüberzieht*).

---

*) Diese von Herrn A. Vrolik aufgefundenen Thatsachen werden von demselben ausführlicher veröffentlicht werden. Aus dessen Untersuchungen ergibt sich ein für die einzelnen Säugethier-Abtheilungen ziemlich verschiedenes Verhalten des Canalis Fallopii.

Was die Entstehung des Canalis Fallopii der Säugethiere angeht, so ist der nächste Fac-

Somit ist also der jenseits des Hiatus liegende Abschnitt des Canalis Fallopii eine secundäre Bildung, die wegen ihres Fehlens am Primordial-Cranium die Berechtigung verliert, mit dem ähnlichen Verhalten bei manchen Haien für homolog gehalten zu werden. Es sind vollkommen selbständige Einrichtungen, von denen jede für sich in Anpassung an bestimmte aus dem Verlaufe des Facialis sich ergebende Verhältnisse hervorging.

Eine bedeutsame Lageveränderung hat der Facialis-Canal bei Cestracion (Taf. II, Fig. 1 *Fa*) erfahren. Der sehr kurze Canal entbehrt hier der Krümmung nach hinten, die er bei Acanthias u. a. besitzt, sondern verläuft entsprechend der benachbarten Articulation des Hyomandibulare gerade nach aussen mit deutlicher Vorwärtsrichtung. Von der Seitenfläche der Labyrinth-Region ist die äussere Mündung in den unteren hinteren Winkel der Orbitalhöhle gerückt, so dass sie vor der Labyrinth-Region lagert und vom Durchgangsloche des Trigeminus nur durch einen schmalen Knorpelpfeiler getrennt ist. Dabei liegt sie zugleich dem Hyoidgelenke benachbart, und zwar näher als bei den vorhin vorgeführten Haien. Der durch die verbreiterte Basis cranii gebildete Boden der Orbita ist nach aussen und vor der Facialisöffnung durchbohrt.

Die Lagerungsveränderung der Facialisöffnung bei Cestracion führt zu einem bei anderen Haien vorkommenden Verhalten, welches in der Vereinigung des Facialis-Canals mit der Austrittsöffnung des Trigeminus besteht und eine Verbindung oder doch enge Anlagerung der beiden Nerven zur Folge hat. Die hieher gehörigen eines distincten Facialis-Canals entbehrenden Gattungen sind bereits oben aufgeführt worden.

Die Rochen schliessen sich bezüglich des Facialis-Canals der erst erwähnten Gruppe der Haie an. Raja besitzt die Austrittsöffnung des Facialis in einer tiefen quer gestellten Grube (Taf. III, Fig. 2 *Fa*) hinter und etwas unter der Trigeminusöffnung. Die Grube läuft nach hinten flach auf den Fortsatz aus, welcher das Hyoidgelenk trägt. Eigenthümlich ist das Verhalten der Austritts-

---

tor in einer Lageveränderung der primitiven Austrittsstelle des Facialis zu suchen. Diese wird von der Basalfläche des Craniums, an der sie bei den Monotremen liegt, an die laterale Schädelwand gerückt und zugleich etwas medial, so dass sie mehr dem Cavum cranii sich zuwendet. Diese Lageveränderung scheint durch die Bildung der Cochlea zu Stande zu kommen, welche den vordersten Theil des Petrosum voluminöser gestaltet und mit dem Anfang ihrer ersten im Promontorium der Labyrinthwand der Paukenhöhle vorspringenden Windung eine neue grössere Strecke der Aussenfläche des Primordial-Cranium bildet. Durch die Paukenhöhle empfängt der Facialis dann seine Bahn an der oberen und ferner an der hinteren Wand in Uebereinstimmung mit dem primitiven Verhalten des Nerven zum Zungenbeinbogen und zur ersten primitiven Kiemenspalte.

öffnung bei Rhynchobatus (Taf. III, Fig. 1). Sie wird hier von einer schräg von oben und vorn nach hinten und abwärts gerichteten Knorpelspange (*sp'*) bedeckt, von der ich bei Raja keine Andeutung finde. Die untere und hintere Verbindung der Knorpelspange mit dem Cranium liegt dicht vor dem Hyoidgelenk. Der Austritt des Facialis-Stammes erfolgt hinter der Spange, vor dieser tritt aber schon ein Zweig herab, den ich für den Ramus palatinus halten muss. Durch diese Beziehungen des N. facialis zur Knorpelspange wird die letztere verständlich, da sie sich aus dem oben von Scymnus und Acanthias Beschriebenen ableiten lässt. Denkt man sich nämlich die dort als Hiatus bezeichnete Oeffnung bedeutend vergrössert, und ebenso die eigentliche End-Oeffnung des Facialis-Canals erweitert, so wird der zwischen beiden Oeffnungen liegende Knorpel, der einen Theil der lateralen Wandung des Facialis-Canals ausmachte, spangenförmig gestaltet erscheinen. Unter der Spange wird sich ein Raum finden, in den nunmehr der Facialis-Canal sich öffnet, und dieser Raum war vorher nichts Anderes als das jenseits des Hiatus gelegene Endstück des ursprünglichen Facialis-Canales selbst. Mit Beziehung auf Scymnus und Acanthias ist also die hinter der beregten Knorpelspange liegende Oeffnung jene, durch welche der Stamm des Facialis tritt: die Endöffnung des Facialis-Canals; die vor der Spange befindliche Oeffnung, durch welche der R. palatinus tritt, ist der Hiatus. Die ganze Bildung beruht also auf einer Umgestaltung oder Vergrösserung des Endabschnittes des Facialis-Canals.

Das gleiche Verhalten wie bei Rhynchobatus findet sich bei Trygon und Pristis. Durch die Erklärung der Spangenbildung aus dem Befunde bei Scymnus und Acanthias wird auch eine ähnliche Einrichtung bei Squatina verständlich. Das sehr complicirte Hyoidgelenk läuft nach einem vorderen Fortsatz aus, über welchem von der Orbita her ein Canal zur Seite der Labyrinth-Region hinzieht. Der Canal ist von ziemlicher Weite und trägt an seiner medialen Wand die Mündung des Facialis-Canals, welche von dem die laterale Wand des Canals bildenden Knorpelpfeiler von aussen her unsichtbar gemacht wird. Dieser Knorpelpfeiler ist nun nichts Anderes als die Spange von Rhynchobatus und Pristis, und die vordere oder Orbitalöffnung des Canals der erweiterte und etwas in der Lage geänderte Hiatus von Scymnus und Acanthias.

Torpedo besitzt die discrete Facialisöffnung in ausserordentlicher Weite. Sie liegt wie bei Rhynchobatus dicht vor dem Hyoidgelenk.

Zur Labyrinth-Region gehört endlich auf der Oberfläche des Craniums die den Selachiern eigenthümliche Grube, die ich als Parietalgrube bezeichnet habe. Im Grunde der Grube liegen jederseits zwei Oeffnungen, welche ins Innere des Labyrinthes führen. Sowohl die Ausdehnung der Parietalgrube als

ihre Gestalt und Lage zeigt manche Eigenthümlichkeiten, die aus den bezüglichen Abbildungen der Oberfläche des Craniums zu ersehen sind, und nur das Eine soll erwähnt werden, dass immer eine bestimmte Beziehung zum vorderen und hinteren Bogengange insofern sich erkennen lässt, als die Grube stets an der Stelle sich findet, wo diese Bogengänge convergiren, um in einen gemeinsamen Abschnitt zusammenzutreten. Sehr verschieden ist die Grösse und Lagerung der im Grunde der Grube sich öffnenden Löcher.

Die Untersuchung der Labyrinth-Region hat einen Schädelabschnitt nachgewiesen, dessen Eigenthümlichkeiten wesentlich durch die Beziehungen zum Gehörorgan bedingt wurden. Bei jenen Selachiern, welche durch zahlreiche Verhältnisse ihrer Organisation als niedere Formen den übrigen sich gegenüberstellen, waren jene Beziehungen selbst in kleineren Merkmalen ausgeprägt, und fast die ganze äussere und innere Sculptur dieses Schädelabschnittes ergab sich in engster Abhängigkeit vom Labyrinthe und von der Gestaltung und räumlichen Ausdehnung der Theile desselben. Dagegen verhielten sich untergeordnet die Beziehungen zum Visceralskelet, von dem ein Bogen, der Zungenbeinbogen, der Seitenfläche der Labyrinth-Region angefügt war. So verhielten sich vor Allem die Notidaniden unter den Haien, Scymnus und die Dornhaie schlossen sich diesem Verhalten an, allerdings mit bereits beginnenden Veränderungen der bei den erstgenannten bestehenden primitiven Zustände. Diese Veränderungen zeigten sich in einer Modification der Verbindungsstelle des Hyoidbogens. Die Articulationsfläche und ihre Umgebung war mehrfache Differenzirungen eingegangen und ergab sich als der veränderlichste Theil, während die Sculptur der übrigen Oberfläche immer noch das ihr durch das umschlossene Labyrinth gewordene Gepräge aufwies.

Bei der Prionodon, Zygaena, Mustelus, Galeus und die Scyllien umfassenden Gruppe ist der Einfluss des Labyrinthes auf die Form des Schädels minder deutlich, nur die Bogengänge machen sich noch bemerklich, aber die Vorhofs-Protuberanz ist verloren gegangen, da die ursprünglich so eigenthümliche Grundfläche dieser Region mit jener der Occipital-Region zusammenfloss. Die Vorbereitung zu dieser Nivellirung war bereits bei den Dornhaien, besonders bei Centrophorus bemerkbar geworden. Immerhin ist jedoch das Labyrinth in seinem gestaltbedingenden Einflusse zu erkennen. Dieser Einfluss beherrscht noch die Region, wenn auch die Hyoid-Articulation einen bedeutenden Antheil an der Gesammtform des Abschnittes sich errungen hat, der zum höchsten Grade bei Squatina sich steigert.

Unter den Rochen ist nur bei Raja diese Bedeutung des Labyrinthes noch vorwaltend. Bei den übrigen bestehen nur Andeutungen hievon in

schwachen, durch die Bogengänge bedingten Protuberanzen. Die sonst so mächtige seitliche Ausdehnung des Schädels ist verschwunden und fast in gleicher Flucht verläuft die Seitenfläche des Craniums von dem occipitalen Abschnitte bis zur Orbita hin. Der Labyrinthvorsprung als Ganzes ist noch am meisten bei Trygon und Myliobatis, weniger bei Raja bemerkbar. Er nimmt noch mehr bei Torpedo und Rhynchobatus ab, am meisten bei Pristis. Wenn durch die im Vergleich mit den meisten Haien minder massive Sculptur der Hyoid-Articulation die Labyrinth-Region weniger Umgestaltungen empfängt, so ist durch das Aufhören der schärferen Abgränzung das Charakteristische der ganzen Region um so gründlicher umgebildet worden.

Diese verschiedenen Zustände unter einander vergleichend, finden wir das Vorwiegen des formgebenden Einflusses des Labyrinthes als den Ausdruck einer niederen Organisationsstufe und treffen jenen Factor in allmählicher Abnahme, je weiter die Gesammtorganisation sich von jenem niederen Zustande entfernt. Das bei Haien noch Bedeutende schwindet bei den Rochen und auch innerhalb dieser Abtheilung ist in der Veränderung eine Stufenfolge wahrnehmbar. Wir werden aus diesen Thatsachen zu dem Schlusse gelangen, dass der niederste Zustand der Labyrinth-Region eben dem Labyrinthe seine bedeutendsten Eigenthümlichkeiten verdankt, dass er aus einer Anpassung an das von ihm aufgenommene Hörorgan hervorging. Wenn dies nicht bestritten werden kann, so folgt ferner, dass ohne jene Beziehungen zum Hörorgane der fragliche Schädelabschnitt von der Occipital-Region nicht gesondert wäre, dass also die beiden Regionen einen einzigen gleichartigen Abschnitt repräsentirten. Da nun eben bei der Occipital-Region die Uebereinstimmung mit dem darauf folgenden Theile des Axenskeletes, dem Rückgrate, nachgewiesen wurde, so wird auch für die Labyrinth-Region das ursprüngliche Bestehen einer solchen Uebereinstimmung angenommen werden müssen.

Somit ist also auch für die Labyrinth-Region des Craniums eine Differenzirung aus einem mit dem Rückgrate gleichartigen Zustande aufzustellen. Sie erscheint als ein mit der Aufnahme des Labyrinthes sich sondernder Abschnitt. Wenn ich die Aufnahme dieses zuerst in Form des primitiven Hörbläschens auftretenden Organs als wichtigsten Factor betrachte, so darf sie doch nicht als einziger gelten. Die Beziehung zum umschlossenen Abschnitte des centralen Nervensystems, wie die Verbindung mit einem Bogen des Visceralskeletes verlangt gleichfalls Beachtung, und beide werden in Rechnung gebracht werden müssen. Aus der ersteren entspringt die grössere Weite des Binnenraumes und aus der letzteren die Articulationsstelle, die in Anpassung an

die veränderte Function des Zungenbeinbogens mehrfache Differenzirungen einging.

All' dies zusammenfassend, treffen wir also die Eigenthümlichkeiten dieses wichtigen Abschnittes des Craniums nicht sowohl für sich und aus sich entstanden, sondern in Abhängigkeit und als Wirkung von äusseren Factoren, nämlich von einem Theile des Visceralskeletes und vom Labyrinthe, das durch seine Genese gleichfalls als ein von aussen her wirkender Factor erscheint.

3. *Orbital-Region.*

Die vor der Labyrinth-Region gelegene, zur Aufnahme des Augapfels und seiner Muskulatur dienende, mehr oder minder tiefe Bucht besitzt hinten und oben als Gränzmarke gegen die Labyrinth-Region einen Vorsprung, der schon von Cuvier als Postorbitalfortsatz unterschieden wurde. Darunter liegt in verschiedener Entfernung die Austrittsöffnung des Trigeminus. Die vor diesen Theilen liegende mediane Wandfläche der Orbital-Region wird von den Durchtrittsstellen des Sehnerven und der Augenmuskel-Nerven eingenommen. Die vordere Begränzung ist der vom Ethmoidalabschnitte des Craniums dargestellte seitliche Vorsprung. Dieser läuft rückwärts auf eine bis gegen den Postorbitalfortsatz fortgesetzte Kante aus, welche die Orbita überragt und medial auf die der Stirngegend entsprechende obere Fläche der Orbital-Region übergeht.

Der Binnenraum der Orbital-Region des Craniums scheidet sich durch die Sattelgrube, oder besser durch den von der Sattellehne gebildeten Vorsprung in zwei Abtheilungen. Die hintere lässt stets den Trigeminus, die vordere stets den Sehnerv zum Austritt gelangen.

Der den bemerkenswerthesten Vorsprung bildende Postorbitalfortsatz zeigt sich am häufigsten in Gestalt einer dreiseitigen, mit der Spitze lateralwärts gerichteten Pyramide. Die eine Fläche derselben sieht gegen die Orbital-Region, somit nach vorn und abwärts, die andere Fläche ist nach oben gerichtet und läuft gegen die Stirngegend aus; die dritte Fläche endlich ist nach hinten und abwärts gerichtet, sieht somit gegen die Labyrinth-Region. Die letztgenannte Fläche ist bei Heptanchus (Taf. I, Fig. 1 *Kg*) in eigenthümlicher Weise gestaltet. Sie bildet einen besonderen Vorsprung, in den gegen die Basis der Pyramide von dem seitlichen Planum der Labyrinth-Region her eine tiefe Grube sich einsenkt. Dadurch setzt sich der gegen die Spitze zu gelagerte übrige Theil der hinteren Seitenfläche scharf von der Labyrinth-Region ab. Auf Taf. XX, Fig. 8 ist jene Fläche (*g*) des Postorbitalfortsatzes (*Po*) in der Ansicht von hinten dargestellt.

Am meisten beachtenswerth ist für die genannte Fläche ihre Verbindung mit dem Oberkieferknorpel (Palato-Quadratum), welcher hier eine ausgeprägte Articulation besitzt. Da das Palato-Quadratum mit dem Unterkieferknorpel einen Bogen des Visceralskeletes (den Kieferbogen) vorstellt (siehe darüber weiter unten beim Visceralskelet), findet sich also hier zum ersten Male noch eine Verbindung dieses Bogens mit dem Cranium vor. Welche Bedeutung diese Verbindung für den Kieferbogen besitzt, soll beim Visceralskelete entwickelt werden.

Auch bei der anderen Notidaniden-Gattung ist diese Beziehung des Palato-Quadratum zum Postorbitalfortsatze vorhanden, der sogar noch mächtiger als bei Heptanchus vorspringt (Taf. I, Fig. 2 *Po*; Taf. VII, Fig. 2 *Po*). Die Abgränzung der Gelenkfläche ist jedoch bei Hexanchus minder deutlich.

Der Postorbitalfortsatz entbehrt bei allen übrigen von mir untersuchten Selachiern der geschilderten Beziehung zum Kieferbogen. Sehr bedeutend, wenn auch nicht mehr so massiv wie bei den Notidaniden, ist er bei Scymnus (Taf. I, Fig. 3), einen geringeren Vorsprung bildet er bei Acanthias und Centrophorus, bei letzterem mit abgestumpfter Spitze versehen. Bei allen bisher aufgeführten Haien entspricht der untere Theil der Basis des Fortsatzes der Stelle, wo der vordere Bogengang des Labyrinthes seine grösste Convexität besitzt. Bei Acanthias ist dieses Verhältniss am meisten bemerkbar, nämlich durch einen in die Orbita ragenden Vorsprung, den man auch bei Centrophorus erkennen kann und ebenso bei Prionodon findet. Sehr modificirt ist sein Verhalten bei Cestracion, wo er nach hinten gerichtet über der Labyrinth-Region steht. Diese findet sich in Zusammenhang mit der oben geschilderten Verkürzung der beiden hinteren Regionen des Schädels. Durch die so entstandene Verschiebung des Postorbitalfortsatzes hat bei Cestracion die Orbita sich weiter nach hinten gelagert als bei irgend einem anderen Selachier. In der Gestalt des Fortsatzes selbst gibt sich eine Verbindung mit Centrophorus zu erkennen, indem die Spitze gleichfalls abgestumpft ist. Diess erscheint in einem so hohen Grade, dass die dadurch entstandene Fläche (vergl. Taf. II, Fig. 1 *Po*) eher für eine Seite des Fortsatzes als für die aus der Abstumpfung der Spitze entstandene Fläche angesehen werden könnte, wenn nicht durch die Vergleichung mit Centrophorus der geschilderte Sachverhalt hervorginge. Abwärts läuft die Fläche wie bei Centrophorus in einen schwachen Vorsprung aus*).

---

*) Die Ableitung des eigenthümlichen Befundes des Postorbitalfortsatzes bei Cestracion von einem bei Centrophorus bestehenden Verhalten ist um so beachtenswerther, als das Cranium von Cestracion in vielen Beziehungen eine ziemlich isolirte Stellung einnimmt. Die aus dem An-

In der Richtung kommt er bei Galeus mit jenem von Scymnus überein, doch ist die Krümmung nach aussen und abwärts bei ersterer Gattung viel stärker und die Basis ist dünner, so dass der Fortsatz mehr wie eine gekrümmte Lamelle erscheint. Damit ist er sehr weit von dem Verhalten entfernt, das er bei den Notidaniden und den Dornhaien besitzt. Aehnlich erscheint er bei Galeus canis, viel schwächer bei Mustelus, wo er von den vorgeführten Haien am kürzesten ist. Bei Galeus verläuft auf der Oberfläche des Fortsatzes eine gegen den Hinterrand vertiefte und von einem Loche durchsetzte Rinne. Diese führt zu einer Sonderung des Fortsatzes in zwei Stücke, indem sie bei Mustelus zu einem Einschnitte umgebildet ist, der vom Hinterrande des Orbitalfortsatzes ein Stück in Gestalt einer vorspringenden Zacke trennt.

Eine eigenthümliche Bildung findet sich bei Squatina. Der Fortsatz ist stark vorwärts gerichtet und läuft in eine Lamelle aus, welche mit einer von der Ethmoidal-Region kommenden (Tafel XII, Figur 4) (dem Praeorbitalfortsatz) zusammenstösst und sich durch Bandmasse mit ihr verbindet. Medial von dieser Verbindung und etwas nach hinten zu findet sich dadurch ein grosses Loch (Taf. XII, Fig. 4 *Fo*) umschlossen, welches von der Oberfläche des Craniums schräg nach vorn in die Orbita führt. Cuvier*) erwähnt diese Oeffnung als eine Durchbohrung der Wurzel des Postorbitalfortsatzes und vergleicht sie mit der Oeffnung am Schädel der Crocodile. Bei Molin ist diese Oeffnung abgebildet, ihre laterale Begränzung wird jedoch als aus Einem Stück dargestellt angesehen, daher die Oeffnung selbst unverständlich blieb. Die richtige Auffassung findet sich dagegen im »Règne animal«**).

Eine bedeutende Rückbildung zeigt der Postorbitalfortsatz bei Prionodon, wo er wie ein dünner, schlanker Anhang des Schädels erscheint, der bei P. glaucus (Taf. II, Fig. 4 *Po*) stärker und kürzer als bei P. melanopterus sich darstellt. In dieser schlanken Form vermittelt er das Verhalten von Zygaena (Taf. IX, Figg. 1 u. 5), bei der jedoch eine mächtige laterale Längsausdehnung desselben Fortsatzes (Fig. 5, *Po*, *Po'*, *Po''*) stattfindet und zugleich eine Verbindung des distalen Endes mit dem der Ethmoidal-Region angehörigen Praeorbitalfortsatz. In dieser Verbindung trifft sich endlich eine auch auf Squatina beziehbare Einrichtung, von der ich jedoch ungewiss lassen muss, ob die Zygaenenform direct von ihr ableitbar ist. Als das Wahrscheinlichste möchte ich gelten las-

---

geführten hervorgehende Verknüpfung mit den Dornhaien lässt dagegen die Bedenken verschwinden, welche aus anderen Verhältnissen des Craniums von Cestracion entspringen könnten.

*) Leçons. Sec. ed. Tome II, p. 667.

**) Poissons. Pl. V, Figg. 1, 2.

sen, dass beide Zustände zusammen einen gemeinsamen Ausgangspunkt haben, der in der terminalen Verbindung von Post- und Praeorbitalfortsatz beruht, denn auch bei Prionodon besteht eine solche durch einen langen Bandstreifen vermittelt.

Der Knorpel des Postorbitalfortsatzes ist nahe an der Basis von Canälen durchbrochen, die wenigstens theilweise Nerven (Zweige des Ramus ophthalmicus) zum Schädeldach gelangen lassen. Bei Hexanchus treten mehrere dorsalwärts sich verzweigende Canäle durch. Bei Heptanchus läuft am unteren Rande ein zur hinteren Grube führender Canal. Weiter ist derselbe Canal bei Scymnus, und ähnliche Befunde lassen auch die anderen Haie erkennen.

Der grossen Verbreitung des Postorbitalfortsatzes bei den Haien stellen sich die Rochen gegenüber, unter denen er nur bei Trygon und Myliobatis als eine zwar ausgedehnte, aber sehr schwache Knorpellamelle und bei Raja als ein leichter Vorsprung besteht. Kaum angedeutet erscheint er bei Rhynchobatus, noch weniger bei Pristis und den Torpedines.

Die Haie besitzen also einen Fortsatz am Cranium, der bei den Rochen bis zum völligen Verschwinden rückgebildet ist. Am mächtigsten ist der Fortsatz bei jenen Haien, deren Kieferbogen sich mit ihm verbindet, indess er bei den anderen zwar noch besteht, allein entweder an Länge oder Dicke oder an beiden zugleich gemindert ist.

Die Beurtheilung dieser Thatsachen kann in verschiedener Weise geschehen. Nach der einen ist der fragliche Fortsatz eine von einer unbekannten Einrichtung stammende Bildung, die sich bei den Haien erhalten hat, vielleicht zur Oberflächenvergrösserung für Muskel-Insertionen dienend. Bei einigen — den Notidaniden — ist dieser Fortsatz in Verbindung mit dem Palato-Quadratum getreten und hat sich in Anpassung an die erworbene Articulation mächtiger gestaltet. Hier wird also der Fortsatz an sich als etwas Ererbtes gelten, er ist das Primäre, die Beziehung zum Palato-Quadratum ist das Erworbene, das Secundäre. Nach diesem Gesichtspunkte wird erstens der Fortsatz nicht erklärt, da er als gegeben vorausgesetzt wird; es wird zweitens der Kieferbogen als ursprünglich ohne diese Verbindung mit dem Cranium angenommen, da die Articulation als secundäre Erscheinung betrachtet wird, und endlich drittens wird das Verhältniss der Notidaniden zu den übrigen Selachiern nicht berücksichtigt, indem ein bei ihnen, als den niederer stehenden Formen, vorkommender Befund als eine höhere Differenzirung angesehen wird, die keine der anderen aufweist. Ist nun auch zuzugeben, dass die Weiterentwickelung eines Organs bei einer niederen Form bestehen kann, während sie bei einer höheren sistirt ist, so ergibt sich doch aus der blossen Möglichkeit einer Sache noch kein Grund für

die Annahme ihres Bestehens. Da nun nach dem eben dargelegten Verfahren für die Bildung des Fortsatzes keine Erklärung beigebracht wird, da ferner daraus nur neue Räthsel hervorgehen, wird man diesen Weg nicht für den richtigen halten können. Wir wenden uns daher zu einem anderen.

Dabei gehen wir von der Thatsache aus, dass die Notidaniden im Vergleiche mit den übrigen Haien einen niederen Organisationszustand vorstellen. Eine bei ihnen sich findende Einrichtung wird daher zu einer Prüfung nach jener Seite veranlassen. In dem gegebenen Falle handelt es sich um die Beurtheilung der Verbindung eines Bogens des Visceralskeletes mit dem Cranium, um die Frage, ob diese Verbindung eine primäre oder secundäre sei. Wenn man das Visceralskelet als ein dem Cranium zugehöriges Bogengerüste ansieht, so kann kein Zweifel sein, dass diese Zugehörigkeit sich auch durch die Verbindung äussern muss, dass also die Verbindung der einzelnen Bogen mit dem Cranium ebenso dem primitiven Zustande entspricht, wie die Ablösung der Bogen vom Cranium einen späteren, secundären Zustand ausdrückt. Wo ein Bogen mit dem Cranium sich verbunden findet, der in einem anderen Falle davon getrennt getroffen wird, da wird man den ersten Befund für den ursprünglichen halten müssen. Bei den Notidaniden sehen wir demnach in der Verbindung des Kieferbogens mit dem Cranium das Fortbestehen eines ursprünglichen, sonst nur noch für den Zungenbeinbogen sich treffenden Zustandes.

Aus dieser Verbindung mit dem Kieferbogen tritt die Bedeutung des Postorbitalfortsatzes hervor, er erscheint als ein Theil des Craniums, der sich durch jene Verbindung sonderte und in dem Maasse weiter entwickelte, als der in den Kieferbogen umgewandelte Bogen des Visceralskeletes sich mächtiger entfaltet und der neuen Function angepasst hat. Mit dieser Anpassung steht die Richtung der Articulationsfläche in Zusammenhang. Das Palato-Quadratum findet an der nach hinten gerichteten Fläche ausser der Verbindung im Allgemeinen auch eine feste Stütze, die bei der die Kiefer schliessenden und das Unterkieferstück anziehenden und nach vorn bewegenden Muskelaction in Betracht kommt.

Der vorgetragenen Deutung des Postorbitalfortsatzes steht noch ein Verhältniss im Wege, nämlich der Ursprung jenes Fortsatzes hoch oben am Cranium, wodurch die Oberfläche des Fortsatzes mit dem Schädeldache in ein Niveau zusammenfällt. Die primäre Verbindung eines Visceralbogens mit dem Cranium kann nicht an einer solchen Stelle stattgefunden haben, zumal dieselbe weit über den Austrittsstellen der bezüglichen Nerven liegt. Der hieraus entspringende Einwand müsste Geltung haben, wenn nicht aus dem Verhalten des

Bogens selbst eine Erklärung sich finden liesse. Diese entnehme ich der mächtigen Entfaltung der beiden Stücke des Kieferbogens (vergl. Taf. X, Figg. 1, 2), durch welche ein Emporrücken der Gelenkstelle erfolgt sein wird. Wenn ich daher den Postorbitalfortsatz als solchen als einen vom Cranium aus entfalteten Stützapparat des Oberkieferknorpels betrachte. so sehe ich in seiner Lagerung nicht mehr den ursprünglichen Zustand, sondern eine durch die Entfaltung des Kieferbogens bedingte umgewandelte Einrichtung, die von einer ursprünglich tiefer gelegenen Articulationsstelle her höher empor stieg.

Für die übrigen Haie müssen mit der Ablösung des Palato-Quadratum vom Cranium compensatorische Einrichtungen aufgetreten sein, die zum Theil in der Muskulatur zu suchen sein werden. Zum Theil lassen sie sich schon in der viel geringeren Volumsentfaltung der Kiefer erkennen, sowie in der Ausbildung einer anderen bei den Notidaniden bereits angelegten Articulationsstelle zwischen der Basis des Craniums und dem Palato-Quadratum. Wenn die bei den Haien sich vollziehende Trennung des Palato-Quadratum vom Schädel die Reduction des Postorbitalfortsatzes einleitet, so wird daraus zugleich die weitere Rückbildung jenes Fortsatzes bei den Rochen verständlich, auf welche die Kieferbogen-Verbindung sich nicht mehr vererbt hat.

Die Gestaltung der medialen Wandfläche der Orbital-Region ist theils durch die sie durchsetzenden Oeffnungen, theils durch Vorsprünge verschiedenartig beeinflusst. Ebenso wird die Ausdehnung dieser Fläche aufwärts und abwärts wiederum durch Vorsprünge beherrscht. Ein oberer, zugleich die Stirnfläche lateral ausdehnender Vorsprung bildet über die Orbita ein Dach, welches vom Postorbitalfortsatz meist mit concavem Rande bis zur Ethmoidal-Region ausläuft. Sehr bedeutend ist dieses Dach bei Hexanchus. Indem seine untere Fläche ganz allmählich zur tiefsten Stelle der Orbita sich herabsenkt, entspricht der grösste Theil jener Fläche der medialen Orbitalwand, wie durch die ihr angelagerten Gebilde, wie Nerven etc. bezeugt wird. Weniger vorspringend erscheint das Orbitaldach bei Heptanchus, wo dem entsprechend die Orbitalwand eine senkrechte Stellung besitzt. Aehnlich verhält sie sich bei Scymnus. Durch bedeutenderen Vorsprung des Daches vertieft sich dagegen die Orbita bei Acanthias und Centrophorus; bei letzterem ist die von dem Postorbitalfortsatze beginnende sehr dünne Dachlamelle aufwärts umgekrempt, so dass sie auf der Stirn eine längs der ganzen Orbital-Region verlaufende starke Vertiefung begränzt. Von der Vertiefung besteht eine Andeutung bei Acanthias. Durch bedeutende Annäherung eines von der Ethmoidal-Region her nach hinten und aussen gerichteten Vorsprunges gegen den Postorbitalfortsatz wird bei Cestracion (Taf. II, Fig. 1) das knorpelige Orbitaldach wesentlich durch diese beiden

Vorsprünge gebildet. Ein halbkreisförmiger, oben beide von einander trennender Ausschnitt ist durch eine straffe Membran verschlossen (vgl. Taf. XII, Fig. 3).

Die geringe Dicke des Postorbitalfortsatzes bei Galeus lässt denselben hier wie einen verlängerten Theil der dünnen Lamelle erscheinen, welche die Decke der tiefen und weiten Orbita bildet. Diese Decke ist besonders nach vorn zu verbreitert und läuft auf einen von der Ethmoidal-Region abgesetzten Fortsatz aus, der als Praeorbitalfortsatz bezeichnet wird. Galeus und Mustelus sind auch im Verhalten des Orbitaldaches nur wenig unterschieden. Dagegen fehlt diess Orbitaldach gänzlich bei Prionodon, und die Orbitalfläche läuft abgerundet auf die Stirnfläche aus. Minder deutlich ist das Orbitaldach bei den Rochen entwickelt, am meisten noch bei Raja, Trygon, wenig bei Rhynchobatus. Es fehlt ganz bei Pristis und Torpedo.

Nach vorn zu läuft das Orbitaldach auf die Ethmoidal-Region aus und zwar in einen leistenförmigen Wulst, der wenig bei den Notidaniden, mehr bei Scymnus und den Dornhaien vorragt. Dieser Wulst mag als Praeorbitalleiste bezeichnet werden. Eine besonders bei Acanthias und Centrophorus an der Umbiegestelle nach abwärts gelegene Protuberanz will ich als Praeorbitalvorsprung bezeichnen (vergl. Taf. VII, Figg. 4, 5; Taf. VIII, Fig. 1 *Pr*). Dass dieser Theil mehr der orbitalen als der ethmoidalen Region, welcher er bei den Notidaniden benachbarter liegt, angehört, ist bei Centrophorus calceus zu ersehen, wo er von den Nasenkapseln weit nach hinten entfernt liegt (Tafel XVI, Fig. 1 *Pr*).

Die vorhin als Praeorbitalfortsatz bezeichnete Bildung zeigt bei den Selachiern ausserordentlich mannichfaltige Verhältnisse, welche nur durch die Berücksichtigung des Ramus ophthalmicus und seiner Zweige in Zusammenhang zu bringen sind. Da hiebei auch ein Theil des ethmoidalen Abschnittes des Craniums in Frage kommt, wird das hieher Bezügliche schon bei dem orbitalen Abschnitte berührt werden müssen, daher es weiter unten bei den Nerven der Orbita besprochen werden soll.

Bezüglich der unteren basalen Abgränzung der Orbita bieten sich sehr wichtige und für das Verständniss des gesammten Craniums bedeutungsvolle Verhältnisse dar, denen wir eine ausführliche Prüfung widmen müssen. Die Orbita der Notidaniden entbehrt abwärts eines von Seite des Craniums gebildeten Abschlusses. Vorn bildet der ethmoidale Abschnitt, wie auch sonst, eine Gränze, aber etwas hinter und unter demselben senkt sich die Orbitalwand zur Unterfläche des Craniums herab. In beiden Gattungen geht die wie bei allen Selachiern noch die Schädelhöhle umschliessende Scheidewand der beiden Orbitae vorn in einen concaven Ausschnitt über, der nach oben gegen die Ethmoidal-

Region emporsteigt, nach hinten dagegen steil abfällt. Das hintere oder untere Ende dieses Ausschnittes stösst mit der Basis des hinteren Abschnittes der medialen Orbitalwand zusammen, und diese setzt sich unmittelbar auf die Unterfläche der Labyrinth- und der Occipital-Region fort. Man vergleiche hierüber die auf Taf. I in Figg. 1 u. 2 gegebenen bildlichen Darstellungen. Die untere Fläche des gesammten Craniums liegt dem Gesagten zufolge nichts weniger als in Einer Ebene. Wenn wir davon absehen, was schon oben bezüglich der Labyrinth-Region bemerkt wurde, so lassen sich an der Grundfläche zwei Abschnitte unterscheiden, ein hinterer, bis zur Mitte der Länge der Orbital-Region nach vorn reichend, und ein vorderer, von da an beginnend. Der hintere endigt vorn mit einem bedeutenden Vorsprunge, demselben Theile, von dem der oben erwähnte Ausschnitt bogenförmig emporsteigt. Diesen Vorsprung will ich als Basalecke (*B*) bezeichnen. Der über der Basalecke durch die Incisur gebildete einspringende Winkel beträgt bei Heptanchus ca. 115°; bei Hexanchus ca. 135°; der Vorsprung der Basalecke bei Heptanchus ca. 100°, bei Hexanchus ca. 102°. Demnach ist Basalecke und Basalwinkel (d. h. der Ausschnitt) bei Heptanchus mehr, bei Hexanchus minder ausgeprägt.

Der die Basalecke tragende Theil des Craniums setzt sich bei Heptanchus schmal nach hinten fort und beginnt erst kurz vor der Labyrinth-Region sich zu verbreitern. Bei Hexanchus tritt die Verbreiterung früher auf, dagegen beginnt vor der Labyrinth-Region eine Verschmälerung, auf welche an der letztgenannten Region eine bedeutendere Breiteentfaltung folgt. Die Basalfläche des Craniums ist daher bei Heptanchus vorn mehr durch eine abgerundete Kante vorgestellt und auch bei Hexanchus, obwohl viel ansehnlicher, doch im Vergleiche zum Gesammt-Cranium gering. Durch die seitliche, hinter der Basalecke beginnende Verbreiterung der Basis wird bei Hexanchus für den hinteren Abschnitt der Orbita eine schwache untere Abgränzung dargeboten.

Die Basalecke nimmt bei den übrigen Haien noch bedeutender ab. Bei Acanthias und Centrophorus ist der von ihr gebildete Winkel auf 140—150° gestiegen. Noch mehr beträgt er bei Scymnus (vergl. Taf. I, Fig. 3; Taf. II, Figg. 2, 3). Die von der Basalecke aus nach hinten zu verlaufende Basalfläche ist bei Acanthias und Scymnus (Taf. XVII, Fig. 4) längs des orbitalen Abschnittes wenig, bei Centrophorus (Taf. XVI, Fig. 1) etwas mehr verbreitert; in demselben Maasse erhält der hintere Abschnitt der Orbita einen Boden.

Gänzlich verschwunden ist die Basalecke bei Cestracion*). Die Verbrei-

*) Wenn Owen von Cestracion sagt: »The Cestracion, so interesting from its early introduction into the sees of this planet is not so far advanced in the Cranial developpment as in

terung der orbitalen Basalfläche ist dabei gewachsen (Taf. XVII, Fig. 5, *Bp*), und durch Anreihung der Fläche nach vorn ist der Orbitalboden vervollständigt, so dass nur ganz vorne gegen die Ethmoidal-Region eine schmale Strecke in der untern vordern Orbitalwand offen erscheint.

Dieser durch Ausdehnung der Basalfläche zur Herstellung einer Basalplatte (*Bp*) und zum Verschwinden der Basalecke führende Vorgang steigert sich bei Prionodon, Mustelus und den Scyllien. Diese besitzen eine ausserordentlich verbreiterte untere Orbitalwand, durch eine lateral dünn auslaufende Knorpellamelle gebildet (Taf. VIII, Fig. 4—6 *Bp*). Sie liegt im Wesentlichen in einem Niveau mit der Basalfläche der Labyrinth- und Occipital-Region und ist seitlich meist etwas aufwärts gebogen. Die bei Acanthias, Centrophorus und Scymnus lange Strecke, an der die Orbitalwand von der Basalecke zu dem Besalausschnitte herablief, ist bei den vorhergenannten durch eine kurze, halb vom Vorderrand des Orbitalbodens begränzte Stelle repräsentirt, so dass daraus der Zusammenhang mit den anderen Formen noch deutlich erkennbar, und auch die Stelle nachweisbar bleibt, an welcher die Basalecke bestanden haben muss. Ebenso ist in der seichten, genau der offenen Stelle des Orbitalbodens entsprechenden Einsenkung der Basalfläche des Craniums noch der Basalausschnitt der Notidaniden zu erkennen. Während er jedoch bei der letzteren an einem schmalen Theile des Craniums sich zeigte, ist die betreffende Stelle bei Galeus und Genossen ausnehmend verbreitert, und damit ist nicht weniger ein Theil des für den Notidanus-Schädel Charakteristischen verloren gegangen als durch die Verflachung des Ausschnittes selbst.

Von dem ethmoidalen Abschnitt des Craniums ist die in die laterale Basalplatte auslaufende Basalfläche durch eine transversale Einsenkung getrennt, welche schwach bei Mustelus und Galeus, bedeutender bei Prionodon *)

---

the more modern Squatina«, so möchte ich gerade das Gegentheil behaupten, und nicht etwa bloss bezüglich der Basalverhältnisse des Craniums.

*) Vom Rande der Basalplatte erstreckt sich eine besonders hinten sehr starke Membran, theils zum Hyomandibulare, theils zum Palato-Quadratum. Bei Prionodon glaucus finde ich einen Theil derselben zu einem starken Bande differenzirt (Taf. II, Fig. 4). Längs des Randes der Basalplatte lagern kleine Knorpelstückchen. Die hinteren vermisse ich bei Pr. melanopterus, das vorderste dagegen, unmittelbar hinter dem Basalausschnitte gelegen, ist viel ansehnlicher als bei Pr. glaucus. Die Bedeutung dieser Knorpelchen ist nicht sicher zu stellen. Sie als abgelöste Theile der Basalplatte zu betrachten, wäre nur eine Meinung, aber keine Erklärung. denn es ist nicht zu ersehen, wodurch diese Trennung zu Stande gekommen wäre, zumal ein primärer Zusammenhang mit dem Cranium nicht verständlich ist. Eine andere Auffassung dieser Knorpelstückchen soll bei den »Spritzlochknorpeln« Berücksichtigung finden.

(Taf. II, Fig. 4) und noch mehr bei Zygaena entfaltet ist. Bei den letzteren bildet die Ethmoidal-Region einen vor der Orbital-Region sich tief herabsenkenden Abschnitt. Für diese Verhältnisse verweise ich auf die seitlichen Ansichten, wie auf die sagittalen Durchschnittsbilder. Es entsteht für dieses Verhältniss die Frage, ob in ihm eine neue Erscheinung oder nur die Modification eines bei allen Haien bestehenden Zustandes gegeben sei. Jene untere, basale Einbuchtung ist nun in der That zurückzuführen auf den bei den Notidaniden vor der Basalecke liegenden Ausschnitt und auf eine ähnliche schwächere Buchtung, die bei Acanthias, Centrophorus und Scymnus vorkommt. Fände sich für die fragliche Stelle eine Verbreiterung, ähnlich wie sie schon bei Mustelus besteht, oder noch mehr bei Prionodon, so würde daraus eine mit letzterm ziemlich übereinstimmende Form hervorgehen. Die Verbreiterung bei Mustelus, Galeus und Prionodon hängt aber mit der bedeutenden Ausdehnung des bezüglichen Abschnittes der Schädelhöhle zusammen, und dieser mit der Ausdehnung des ihn ganz füllenden Vorderhirns, so dass also die basale Quervertiefung schliesslich mit einer umfänglicheren Gestaltung eines Hirnabschnittes im Zusammenhange steht.

Eine viel niedere Stufe als die Cranien der letzt betrachteten Gruppe nimmt der Schädel von Squatina ein. Die Basalecke (Taf. V, Fig. 6 *B*) besteht hier noch als bedeutender Vorsprung, von dem ein Ausschnitt zur breiten Ethmoidal-Region hinaufführt. Wenn darin nähere Beziehungen zu den Notidaniden liegen, so werden diese durch andere Differenzirungen wieder etwas abgeschwächt, nämlich durch die bedeutende Verbreiterung des seitlichen Theiles der Basalecke, welcher eine Basalplatte und dadurch den Boden der Orbita bilden hilft. In der Form der Basalecke, sowie in der durch einen tiefen Einschnitt hervorgebrachten Verschmälerung der Basis cranii bleiben immer bemerkenswerthe Aehnlichkeiten mit Hexanchus. Sie werden um so höher anzuschlagen sein, als bei keinem der untersuchten Haie eine derartige Annäherung an die Notidaniden sich fand.

Mit dem Auftreten der Basalplatte verknüpft sich eine eigenthümliche Durchbrechung des Bodens der Orbita. Schon bei der nur geringer entfalteten Basalplatte von Cestracion ist ein Loch vorhanden, dessen ich oben gedacht habe (Taf. II, Fig. 1 *δ*). Dieselbe Oeffnung findet sich von geringer Grösse bei Mustelus, Galeus (Taf. 2, Fig. 2 *δ*) und den Scyllien. Sehr bedeutend dagegen ist die Oeffnung bei Prionodon (Taf. II, Fig. 4 *δ*), wo die Basalplatte (*Bp*) auf eine die ovale Oeffnung umziehende Knorpellamelle reduzirt erscheint. Das Loch hat dabei eine schräge Stellung. Dadurch knüpft sich der Befund von Zygaena näher an. Hier liegt das Loch nicht mehr in der Platte selbst, sondern ist

weiter nach hinten auf die breite massive Wurzel des Hyomandibulargelenkes gerückt. Es liegt so am Ursprunge der Basalplatte von diesem seitlichen Schädelfortsatze. Auf Taf. IX, Fig. 5 ist eine Sonde *δ* eingeführt. Bei anderen Haien habe ich nichts hierher Bezügliches beobachtet, und die Frage, ob die bei Raja bestehende Durchbrechung des das Hyomandibulargelenk tragenden Fortsatzes hieher bezogen werden kann, muss ich verneinend beantworten.

Wenn ich hieran die Rochen anknüpfe, so geschieht es weniger der Uebereinstimmung als des Gegensatzes wegen, der bei der nicht selten angenommenen grossen Verwandtschaft mit Squatina wichtig ist.

Die bei allen Haien wenigstens noch in einer Andeutung erkennbare Basalecke ist bei den Rochen vollständig verschwunden, da selbst die leichte Einbuchtung, die ich oben als Spur einer vorzüglich den Notidaniden zukommenden Einrichtung des Schädelbaues nachgewiesen habe, nicht mehr vorkommt. Die in den hinteren Abschnitten des Craniums schon bei den Haien gewonnene ebene Fläche der Basis setzt sich bei den Rochen unter der ganzen Orbital-Region nach vorn fort und erstreckt sich ohne Unterbrechung zur Ethmoidal-Region. Vergleiche die auf Taf. VI gegebenen Abbildungen von sagittalen Durchschnitten. Diese Fläche ist bei Rhynchobatus von hinten nach vorn zu leicht gewölbt. Die Wölbung kann aber nicht als Andeutung der Basalecke betrachtet werden, da sie vor der Orbital-Region liegt und genau der Ethmoidal-Region entspricht. Schwach concav ist die gesammte Basalfläche bei Raja und Torpedo, mehr fällt sie bei Trygon nach vorn an der Ethmoidal-Region ab, indem die letztere, wie schon bei Raja angedeutet, über das Niveau der Schädelbasis sich herabsenkt. Diess ist am bedeutendsten bei Myliobatis der Fall, wo die Ethmoidal-Region fast rechtwinkelig gegen die Basis cranii abwärts gekrümmt ist. Mit diesem bei Trygon sehr auffallenden Verhalten verbindet sich eine neue Beziehung zum Oberkieferknorpel, der sich gegen die Winkelkrümmung des Craniums einlagert. In dem Verhalten selbst besteht einige Aehnlichkeit mit der ethmoidalen Absenkung von Prionodon und Zygaena. Von dem bei den Haien durch Verbreiterung der Basalecke entstandenen Orbitalboden ist gleichfalls nichts mehr vorhanden. Bei Rhynchobatus und Pristis begränzt zwar eine schwache Leiste die mediale Orbitalwand und sondert sie von der Basalfläche. Aber auch darin kann nur eine secundäre Bildung und kein Rest des Orbitalbodens der Haie erkannt werden, da sich die Leiste continuirlich nach vorn bis zum Nasenknorpel verfolgen lässt. Bei Torpedo endlich geht die mediale Orbitalwand mit einer Abrundung in die Basalfläche über.

Durch diese Veränderungen wird vor Allem eine bedeutende Gleichartigkeit des Verhaltens der einzelnen Regionen an der Schädel-

basis hervorgerufen, und mit dieser Nivellirung der Basalfläche geht bei den Rochen eine neue Schädelform hervor, so dass das fürs Einzelne die Sonderung aufhebende Moment fürs Ganze wieder eine neue Sonderung mit der neuen Form hervorbringt.

An den Nivellirungsvorgang knüpft sich die Auflösung einer Verbindung des Oberkieferknorpels mit dem Cranium, die schon neben der nur den Notidaniden zukommenden andern Articulation besteht, allein in viel grösserem Maasse, nämlich bei allen Haien, verbreitet ist. Durch eine verschieden geformte Gelenkfläche trägt diese zweite Articulation zur Sculptur der Aussenfläche des Schädels nicht wenig bei, und ebenso kommt sie bei den Veränderungen in Betracht, welche das Cranium für die einzelnen Abtheilungen erleidet.

Diese andere Articulation mag als Palato-Basal-Verbindung unterschieden werden. Von Seiten des Palato-Quadratum ist an ihr ein besonderer Fortsatz betheiligt, der aufwärts und dabei mehr oder minder nach hinten gerichtet auf der vom Cranium gebotenen Gelenkfläche sich bewegt.

Die Gelenkfläche liegt an der Seite der Basalecke. Heptanchus besitzt sie in Gestalt einer etwas schräg abwärts gerichteten Rinne (Taf. I, Fig. 1 *mg*), deren hinterer (lateraler) Rand bedeutend vorspringt und selbst noch in die Articulation mit einbezogen ist. Bei Hexanchus (Fig. 2) verhält sich die Rinne in gleicher Weise, allein der laterale Rand bildet einen bedeutenderen Vorsprung, entsprechend der Verbreiterung, welche der vordere, dicht hinter der Basalecke befindliche Theil der Basis cranii erfahren hat.

Minder deutliche Ränder besitzt die gleichfalls noch rinnenartige Gelenkfläche bei Acanthias und Scymnus; bei Centrophorus ist dagegen der seitliche Rand unten verbreitet, und auf denselben erstreckt sich hier die schärfer abgegränzte Basis cranii.

In hohem Grade modificirt ist die Gelenkeinrichtung bei Cestracion. (Vergl. Taf. II, Fig. 1). Die bei den vorher betrachteten Haien fast senkrechte Rinne ist in eine der horizontalen genäherte schräge Richtung getreten und verläuft vom Vorderrand der Orbita gegen die hier sehr lang ausgezogene Ethmoidal-Region hin (*mg*). Der hintere Rinnenrand ist zu einem untern geworden. Er läuft nach hinten auf den Rand des Orbitalbodens und trägt auf seiner Unterfläche die hier weiter als bei anderen Haien nach vorne ausgedehnte Basalfläche des Craniums. Wenn man sich die Gelenkrinne bei Centrophorus in schrägere Lage gebracht vorstellt, so dass sie weiter nach vorne zu ausläuft, lässt sich das bei Cestracion bestehende Verhalten von jenem ableiten, und es bedarf nur einer genauen Vergleichung der bezüglichen Bildungen, um bei Cestracion eine Modification der allen anderen Haien, besonders den Dornhaien zukommenden

Organisation auch in dem fraglichen Theile zu erkennen. Diese Modification bei Cestracion gründet sich auf die enge und feste Verbindung des Palato-Quadratums mit dem Cranium, welches in der genannten langen Rinne (*mg*) eine ansehnliche Verbindungsfläche darbietet. Für diese Verbindung des Craniums mit dem Palato-Quadratum s. Fig. 3 auf Taf. XII. Eine sehr straffe Bandmasse vereinigt es nicht nur mit den Rändern der Rinne, sondern auch mit dem vordern Abschnitte des Craniums.

Die bei Cestracion schräg gerichtete Gelenkrinne ist bei Squatina in derselben Lagerung vorhanden; sie findet sich jedoch hier auf jener vorn mit der Basalecke endigenden Knorpelplatte, deren hinterer seitlicher Theil den Boden der Orbita mit bilden hilft. Die Rinne befindet sich dadurch im vorderen Theil der Orbita, zum Theil sogar an der medialen Wand derselben. Würde die Rinne von Cestracion tiefer und breiter sein, so würde daraus das Verhalten von Squatina hervorgehen, wenn der die Rinne von oben begränzende der Ethmoidal-Region angehörende Knorpel zugleich in ein breites Dach der Orbita ausgezogen wäre.

In einen blossen Ausschnitt ist die Rinne bei Galeus und Prionodon (Taf. II, Fig. 4 *mg*) umgewandelt. Der Ausschnitt liegt am Vorderrand des Orbitalbodens, zieht sich von da medianwärts und nach vorn gegen den offenen Theil der Orbitalwand und läuft an der untern Seite der Nasenkapsel in eine schräg abwärts steigende Fläche aus. Die letztere gehört der Rinnenbildung in so fern an, als der erwähnte Palato-Quadrat-Fortsatz dort gleichfalls sich bewegt. Mustelus und die Scyllien theilen das Verhalten von Galeus.

Allen Rochen fehlt die geschilderte Gelenkbildung am Cranium, wie auch der Palato-Quadrat-Knorpel des zur Articulation dienenden Fortsatzes entbehrt. Die ganze Einrichtung wird also als rückgebildet zu betrachten sein.

Es ist oben (S. 56) für das Visceralskelet die Verbindung der Bogen desselben mit dem Cranium postulirt worden, und für den Kieferbogen wurde eine solche Verbindung bei den Notidaniden aufgedeckt. Nach der Vorführung der Palato-Basal-Verbindung erhebt sich die Frage, wie sich die letztere zu jener anderen Kiefer-Articulation verhalte, und ob derselben nicht die Priorität streitig gemacht werden könne. Es ist zwar oben schon versucht worden, der Postorbital-Articulation des Palato-Quadratum auf Grund der Verbreitung des Postorbital-Fortsatzes die Bedeutung einer primitiven Verbindung zu sichern, allein die Sache bedarf jetzt bei der Concurrenz der Palato-Basalverbindung einer nochmaligen Berücksichtigung. Zuerst ist es die Verbreitung der letztgenannten Kiefer-Verbindung bei allen Haien, welche gegen das beschränktere Vorkommen der Postorbital-Verbindung ins Gewicht fällt, dann ist es

zweitens die Lage an der Basis cranii, die der Auffassung einer hier bestehenden ursprünglichen Verbindung eines Bogens des Visceralskeletes scheinbar günstig ist.

Diesen Thatsachen müssen folgende Erwägungen zur Prüfung ihres Werthes dienen. Was die Verbreitung betrifft, so kann diese zwar nicht bestritten werden, allein in der Art der so verbreiteten Gelenkverbindung liegt etwas der daraus abzuleitenden Auffassung entgegen Stehendes. Das ist die mit Ausnahme von Cestracion allgemein bestehende bedeutende Verschiebbarkeit des betreffenden Fortsatzes in der Gelenkrinne. Dieser Verschiebbarkeit ist der Bandapparat angepasst; er besteht meist aus einem weiten Kapselbande, welches von dem Ende jenes Kieferfortsatzes ausgeht und meist einen mächtig entwickelten Faserstrang enthält. Sowohl in dem zugespitzt auslaufenden Fortsatze, wie in der ihn nur zum kleinsten Theile umschliessenden Rinne findet sich kein Verhältniss gegeben, welches auf eine hier einmal bestandene innigere Verbindung schliessen liesse, eine solche nämlich, die einem Skeletbogen eine Stütze geboten hätte. Desshalb ist das Argument der Verbreitung nicht vollgültig, und in der bei den Notidaniden, besonders bei Heptanchus, bestehenden Stützvorrichtung ist trotz der Beschränkung ihres Vorkommens eine viel mehr auf das ursprüngliche Verhalten hinweisende Einrichtung zu ersehen, als in dem Palato-Basalgelenk, welches damit in die Reihe der Anpassungen tritt. Ein ferneres Argument für die secundäre Natur des genannten Gelenkes ist die weit nach vorn gerückte Lage, durch die es von der Austrittsstelle des zum Kieferbogen gehörigen Nerven entfernt ist, indess die Postorbitalverbindung genau der Austrittsstelle dieses Nerven entspricht. Dazu kommen noch andere Gründe aus dem Verhalten des Palato-Quadratums selbst, worüber beim Visceralskelet zu handeln sein wird.

Mit der Orbital-Region steht bei den Selachiern ein Fortsatz in Verbindung, der von der Orbitalwand zum Bulbus oculi sich erstreckt und mit verbreitertem Ende nach hinten von der Eintrittsstelle des Sehnerven mit der Sclerotica articulirt, die letztere besitzt an der Verbindungsstelle eine Verdickung ihres Knorpels. Durch diesen zum Bulbus sich stielartig verhaltenden Knorpel kommt für ersteren eine Art von Stütze zu Stande, die den Bulbus bei der lockeren Verbindung mit der Endplatte in seinen Bewegungen nicht beeinträchtigt. Dieser Augenträger hat bei den Haien eine mehr cylindrische Gestalt, ist an seiner Basis etwas schmächtiger als gegen das Ende, welches bei den Notidaniden keulenförmig gestaltet ist (vergl. Taf. I, Fig. 2 *os*). Bei den Rochen ist er dagegen verbreitert, sehr breit und dabei dünner bei Raja (Taf. III, Fig. 2 *os*), wo die terminale Platte (*os'*) rhomboidal geformt erscheint. Bei Torpedo ist er am Anfang breit und läuft allmählich in Cylinderform aus (Taf. III,

Fig. 3 *os*). Das Gewebe dieses Knorpelstiels geht in jenes des Craniums unmittelbar über. Die Beschaffenheit des Knorpels ist am Stiele etwas weicher, wie auch die Kalkkruste der Schädelwand nicht auf den Stiel übergeht. Durch die erst erwähnte Eigenthümlichkeit setzt sich an der Basis des Stiels ein Stück ab, welches durch seine festere (aber gleichfalls der Kalkkruste entbehrende) Beschaffenheit mehr zum Schädel als zum Stiele zu gehören scheint. Es bildet eine Art Fortsatz der Orbitalwand, auf welchem der weichere Stiel entspringt. Bei gewaltsamer Abtrennung des Stieles löst er sich von diesem Fortsatze. Diese Befestigungsstelle ist bei allen Selachiern übereinstimmend. Sie findet sich stets vor der Austrittsstelle des Trigeminus und hinter jener des Opticus. Bald liegt sie genau in der Mitte, bald der einen oder der anderen Stelle näher*). In unmittelbarer Nähe der Ursprungsstelle des Stieles findet sich eine kleine Oeffnung in der Schädelwand, durch welche der N. oculomotorius (*om*) austritt.

Dass dieser knorpelige Augenträger genetisch nicht zum Auge gehört, dürfte wahrscheinlich sein. Er wird also zum Kopfskelet gerechnet werden müssen, und da fragt es sich, ob er eine Differenzirung der Orbitalwand vorstellt, also einen Theil des Craniums bildet, oder ob er nicht vielmehr ursprünglich einen Theil des Visceralskeletes vorstellte, der mit der paläontologischen Entstehung des Bulbus zu diesem in Beziehungen trat und damit in anderer Verwendung sich fort vererbte, indess seine Fortsetzung zu Grunde ging. Ich werfe das als eine Frage auf, die mindestens in der Form der aufgeführten Alternative bei der Prüfung dieses eigenthümlichen Organs einem entgegentritt, für deren Beantwortung jedoch die Acten noch keineswegs spruchreif sind. —

Mit der Austrittsstelle des Trigeminus verknüpfen sich gleichfalls mancherlei Einrichtungen. Die Oeffnung (*Tr*) durchsetzt die Schädelwand meist in querer Richtung, sieht aber dabei etwas nach vorn. Sie liegt stets unter der Basis des Postorbitalfortsatzes, dessen untere Kante gegen den hinteren Rand des Loches abwärts steigt. Dieses Verhalten ist bei Hexanchus, Acanthias und Centrophorus am ausgeprägtesten. Wo die Oeffnung, wie bei Scymnus, etwas weiter nach hinten lagert, besitzt die genannte Kante eine schräg nach hinten verlaufende Richtung. Sehr weit nach innen, in medialer Richtung von der Kante entfernt findet sich die Oeffnung bei Cestracion.

---

*) Dem Trigeminusloche näher finde ich den Augenträger befestigt bei den Notidaniden, den Dornhaien und bei Scymnus. Bei Cestracion fügt sich der Stiel, anstatt auf einen Fortsatz, in eine Grube ein. Sehr nahe liegt er bei Acanthias der Durchtrittsstelle des Trigeminus. Ebenso bei Galeus etc. Bei Raja ist er gleichweit von Trigeminus und Opticus entfernt, bei Torpedo liegt er dem Opticus näher, noch mehr bei Rhynchobatus.

Auch bei Squatina ist diese Lageveränderung ausgedrückt. Sie führt zu der bei Mustelus, Galeus, Prionodon, Zygaena und den Scyllien bestehenden Lage, in der die Beziehung zum Postorbitalfortsatz verschwunden ist. Allgemein trifft sich das bei den Rochen. Dass die Oeffnung bei Prionodon, Mustelus etc. auch noch den Facialis durchlässt, ist oben (S. 46) schon erwähnt worden.

Vom oberen Rande des Trigeminusloches aus zieht eine seichte Furche aufwärts gegen das Orbitaldach. Sie birgt den Ramus ophthalmicus. Bei Hexanchus führt die Furche unter einer dicht vor dem Trigeminusloche gelegenen Knorpelspange (Taf. I, Fig. 2) hindurch und tritt erst dann unter dem Orbitaldache nach vorn. Der R. ophthalmicus durchbohrt also hier ein gesondertes Stück der Schädelwand. Das darf als wichtig gelten, weil es einen Theil der Begründung der Deutung des R. ophthalmicus als R. dorsalis liefert. Der Nerv bietet also wenigstens auf einer Strecke das Verhalten dar, welches die Rami dorsales des Glossopharyngeus und Vagus aufweisen, nämlich den Verlauf durch den Knorpel des Craniums.

Die Dornhaie, sowie Heptanchus und Scymnus entbehren der Knorpelspange über dem Ramus ophthalmicus, welcher vom Foramen trigemini aus einfach längs der Orbitalwand verläuft. Ebenso verhält es sich bei Squatina, wie bei allen untersuchten Rochen. Dagegen sind bei einer Gruppe von Haien bedeutendere Veränderungen gegeben, indem der Ramus ophthalmicus nicht mit dem Stamme des Trigeminus austritt, sondern gleich innerhalb der Schädelhöhle schräg aufwärts steigt, um über und etwas vor der Trigeminusöffnung die Orbitalwand schräg zu durchbohren. Dem Ramus ophthalmicus kommt somit eine besondere Austrittsstelle zu (*Tr'*). Dieses Verhalten finde ich bei Zygaena (Taf. IX, Fig. 5), Prionodon, Galeus (Taf. II, Fig. 2; Taf. XI, Fig. 3), Mustelus und den Scyllien. Zygaena besitzt die Austrittsstelle innen gleich über dem Trigeminusstamme, sie stellt einen schrägen Canal vor. Bei Galeus und Mustelus ist die Oeffnung am weitesten vom Foramen trigemini entfernt.

Für das Verhalten der Austrittsstelle des Ramus ophthalmicus zur Schädelwand ergeben sich somit dreierlei Zustände. 1) Er tritt mit dem Trigeminusstamme nach aussen und bleibt in offenem Verlaufe an der Orbitalwand. 2) Er tritt mit dem Trigeminusstamme nach aussen, durchbricht aber sofort wieder ein Stück der Orbitalwand, um erst alsdann den offenen Verlauf fortzusetzen; endlich 3) sondert er sich schon innerhalb der Schädelhöhle vom Trigeminusstamme und gelangt näher oder entfernter vom Foramen trigemini die Orbita durchbohrend zur äusseren Orbitalwand. Vereinigen wir hiemit die Thatsache, dass der genannte Nerv in allen Fällen nach seinem Eintritte in die Orbita

wiederum den Schädelknorpel durchbohrt, um eine längere oder kürzere Strecke in einem Knorpelcanal zu verlaufen, so kann daraus auf einen ursprünglich gänzlich im Schädelknorpel stattfindenden Verlauf des Nerven geschlossen werden. Je nachdem die innere gegen die Schädelhöhle gerichtete oder die äussere, der Orbita zugewendete Wand des den Nerven umschliessenden Canals schwand, erhielt der Nerv auf der betreffenden Strecke einen entweder gegen die Schädelhöhle oder gegen die Orbita offenen Verlauf. Wendet man diese Auffassung auf die drei Fälle an, so ist im ersten Falle die ganze Orbitalstrecke des hypothetischen Canales geschwunden, und der Nerv ist von seinem Abgang vom Stamme aus offen gelegt (Heptanchus, Scymnus, Cestracion, Dornhaie, Rochen). Im dritten Falle ist der Anfangstheil des Canals seiner Wand gegen die Schädelhöhle verlustig geworden, und vom Endtheile des Canals ist gleichfalls eine Strecke, aber nach der Orbita zu durchbrochen (Nictitantes, Scyllien). Im zweiten Falle besteht wie im ersten kein medialer Durchbruch der Wand, aber ein lateraler ist vorhanden, beginnt jedoch nicht schon an der Austrittsstelle, sondern erst jenseits derselben, so dass von der äusseren Wand des Canals noch ein Rest in Gestalt einer schmalen knorpeligen Brücke oder Spange fortbestehen bleibt (Hexanchus).

Wir können also diese verschiedenen Durchtrittsverhältnisse des sogenannten ersten Astes des Trigeminus durch die Annahme eines ursprünglich durchaus im Schädelknorpel stattfindenden Verlaufes des genannten Nerven erklären, und dieser Zustand repräsentirt den der Indifferenz, von welchem aus die sonst unter sich nicht verständlichen Befunde abgeleitet werden können. Jene Annahme ist eine berechtigte, denn sie erklärt und verknüpft sonst ganz unerklärliche Befunde. Sie ist aber auch noch ferner begründbar, denn es gibt noch einige andere Thatsachen, welche für sie sprechen. Die erste ist, dass der Nerv auf seinem orbitalen Verlaufe meist eine sehr feste Scheide besitzt, so namentlich bei Galeus und Prionodon. Dadurch unterscheidet er sich sehr von den anderen Aesten des Trigeminus. Die Scheide ist dunkel pigmentirt. Durch die Scheide schliesst sich der Nerv dicht an die Orbitalwand, so dass er wie in das Perichondrium eingeschlossen sich ausnimmt. Wo er sich in eine Furche einbettet, ist diese Beziehung zur Orbitalwand, wie leicht begreiflich, stärker ausgeprägt, und es wird in der Furche ein Rest der ursprünglich totalen Umschliessung des Nerven erkannt werden müssen.

Die zweite für den ursprünglichen Verlauf des Nerven im Schädelknorpel sprechende Thatsache findet sich in den Bahnen der Zweige des Nerven und des Endes seines Stammes. Gleich nach seinem Abgange vom Stamme sendet er Rami parietales und frontales ab, welche die Basis des Postorbitalfortsatzes

durchbrechen. Einige gelangen zu der bei den Notidaniden hinter dem Fortsatze gelagerten Grube. Andere durchsetzen das Orbitaldach als Foramina supraorbitalia. Sie kommen dann auf der Oberfläche des Craniums zum Vorschein. Ihre Austrittsstellen erscheinen als kleine, meist in einer Längsreihe gelagerte Löcher. Bei den Notidaniden sind diese Löcher nicht ganz regelmässig angeordnet. In fast gleichen Abständen erscheinen sie bei Acanthias (Taf. VII, Fig. 4 *φ*); ähnlich bei Cestracion. Sehr weit, aber in viel geringerer Zahl, bestehen sie bei Scymnus (Taf. VII, Fig. 3; Taf. I, Fig. 3 *φ*), wo ich deren vier zähle. Bei Centrophorus calceus ist das hinterste ausserordentlich erweitert, die vorderen dagegen ausnehmend fein (Taf. VIII, Fig. 1); klein sind sie sämmtlich bei C. granulosus. Man könnte darnach vermuthen, dass ein grosser Theil des Ophthalmicus-Stammes durch jenes Loch senkrecht zum Schädeldache emportrete. Das ist jedoch nicht der Fall, denn auch durch das weite Loch läuft nur ein feinstes Nervenfädchen. Die Oeffnung kann also nicht mit der Nervenvertheilung in Connex stehen. Ein etwas grösseres hinteres Supraorbitalloch und zahlreiche feine vordere, die in einer ziemlich gebogenen Längsreihe liegen, besitzen Galeus, Mustelus u. a. Den Rajae kommen gleichfalls noch Supraorbitallöcher zu (Taf. XIII, Fig. 1), auch bei Rhynchobatus ist eines vorhanden (Taf. IX, Fig. 2), und einige feine finden sich bei Trygon, aber mit dem Schwinden des Orbitaldaches müssen sie in Wegfall kommen, demgemäss fehlen sie unter den Haien bei Prionodon und Zygaena und unter den Rochen bei Pristis und Torpedo.

Je nach der Dicke der von diesen Oeffnungen durchbrochenen Orbitaldecke entsprechen den Löchern längere oder kürzere Canäle. Die Gleichartigkeit dieser Gebilde wird also nur durch die Verschiedenheit der Stärke des durchsetzten Knorpels modificirt. Dasselbe trifft sich für die von der Fortsetzung des Nervenstammes gebildete Durchbrechung der Orbitalwand. Bei Hexanchus gelangt der Nerv sehr bald in einen an der medialen und oberen Wandfläche der Orbita beginnenden Canal (Taf. I, Fig. 2 *o*). Die rein orbitale Strecke der Nervenbahn ist daher eine relativ sehr kurze. Aus diesem Canale tritt der Nerv auf die Oberfläche des Schädeldaches zur Nasenkapsel, auf der er alsbald wieder von Neuem in einen Knorpelcanal sich begibt. Der erstgenannte Canal verhält sich wie die Supraorbitallöcher, insofern er von der Orbita auf die Schädeloberfläche führt. Ich will ihn als Praeorbital-Canal (*cp*) bezeichnen, zumal er die Basis der Praeorbitalleiste durchsetzt. Bei Heptanchus beginnt der Canal weiter nach vorn zu (Taf. I, Fig. 1 *o*). Bei Scymnus ist er nur durch seine Lage, nicht aber durch seine Weite von den Supraorbitallöchern unterschieden, so dass er sich wie ein vorderstes Supraorbitalloch darstellt (Taf. I, Fig. 3 *o*).

Weiter ist er bei Centrophorus und Spinax, noch mehr bei Acanthias, bei denen er wegen der Dünne der entsprechenden Orbitalwand ein einfaches Loch bildet (Taf. II, Fig. 3 *o*). Auch bei Squatina ist die Canalform der Durchbrechung aufgegeben.

Cestracion besitzt dagegen die Canalform des Durchtrittes und reiht sich darin den Notidaniden an. Mit dem Austritte durch den Canalis praeorbitalis oder das Foramen praeorbitale gelangt der Nervenstamm auf die Oberfläche des Craniums, wo er bei manchen in eine Rinne eingebettet wird. Diese besteht bei den Notidaniden. Am Ende der Rinne beginnt bei denselben ein zweiter Canal, der einen Theil des Nerven aufnimmt und seitlich um die Nasenkapsel herum nach aussen und unten leitet, so dass dieser Nervenzweig an der lateralen Unterfläche zur weiteren Verbreitung seinen Austritt erhält. Diesen Canal will ich als Ethmoidal-Canal unterscheiden. Der nicht in ihn eintretende Theil des Nerven nimmt medianwärts seinen Weg und verläuft gegen das Rostrum. Die orbitale Oeffnung (*cp*) des Praeorbitalcanals ist in Fig. 1 und 2 auf Taf. I abgebildet. Die frontale Mündung auf Taf. VII in Fig. 1 und 2. In letzteren Darstellungen findet sich auch die frontale Oeffnung des Ethmoidalcanals (*ce*) angegeben. Die laterale oder untere Mündung (*ce'*) ist in Fig. 1 und 2 auf Taf. I, sowie in Fig. 3 auf Taf. XVI zu ersehen.

Mit den Notidaniden stimmen in Beziehung auf die geschilderten, theils dem orbitalen, theils dem ethmoidalen Abschnitte des Craniums angehörigen Canäle die Dornhaie und Scymnus überein, mit den bereits oben für den Praeorbitalcanal hervorgehobenen Modificationen (vergleiche Taf. I, Fig. 3; Taf. II, Fig. 3; Taf. VII, Figg. 3—6; Taf. VIII, Fig. 1). Ebenso gehört Squatina und Cestracion hieher. Bei Squatina ist das Verhalten der Canäle nur in untergeordneten Dingen modificirt (Taf. XII, Fig. 4 *cp'* u. *ce*), dagegen besitzt Cestracion für den Ethmoidalcanal andere Verhältnisse. Derselbe beginnt (Taf. II, Fig. 1 *ce*) ziemlich weit von der frontalen Oeffnung des Praeorbitalcanals hinter der Nasenkapsel und durchsetzt eine kurze Strecke der oberen Seitenkante des ethmoidalen Abschnittes, um ziemlich weit oben, aber gleichfalls noch hinter der Nasenkapsel auszumünden (*ce'*). Dieses auffallende Verhalten wird durch die bedeutende Längenausdehnung verständlich, welche hier dem ethmoidalen Abschnitte des Craniums zu Theil ward, und auch viele andere Einrichtungen beherrscht.

Eine bedeutende Veränderung entsteht mit dem Schwinden des ethmoidalen Canales, wie dieses bei Mustelus, Galeus und den Scyllien der Fall ist. Wenn wir sehen, wie bei Centrophorus (Taf. VIII, Fig. 1 *ce*) der bei den Notidaniden, bei Scymnus wie bei Acanthias lang gestreckte Canal in ein weites, den

Knorpel nur auf einer kurzen Strecke durchsetzendes Loch umgewandelt ist, so wird man sich die dieses Loch lateral umwandende Knorpelbrücke noch weiter reducirt vorstellen können und dann an der Stelle des Canals einen blossen Ausschnitt finden, gerade wie Mustelus, Galeus, Scyllium etc. ihn besitzen (vergl. Taf. VIII, Figg. 2, 3, 5 *ce*).

Die von dem Rande des Orbitaldaches herkommende Kante läuft dann nicht mehr gegen die Ethmoidal-Region auf die Nasenkapsel aus, sondern bildet einen vorn durch den Ausschnitt begränzten Vorsprung (*Pr*), der eine verschiedene Gestaltung besitzen kann. Hakenförmig abwärts gekrümmt finde ich ihn bei Mustelus (Taf. VIII, Fig. 2 *Pr*). Hinter dem Ausschnitte, aber noch vor der frontalen Mündung des Praeorbitalloches, finde ich bei Scyllium und Galeus noch ein kleines Loch in der Decke der Orbita (Taf. VIII, Figg. 3, 5 *Pr*), dessen Bestimmung ich nicht feststellen kann. Doch ist soviel gewiss, dass es nicht etwa den Canalis ethmoidalis vorstellt, wie man zu glauben versucht sein könnte, wenn man auf den Verlauf des durch das Praeorbitalloch ausgetretenen Ramus ophthalmicus keine Rücksicht nahm.

Auf ähnliche Weise wie der Ethmoidalcanal in einen blossen Ausschnitt sich umwandelte, geht auch der Praeorbitalcanal in einen Ausschnitt über, wozu die Umwandlung in ein Loch wiederum eine vermittelnde Form abgibt. Wenn die hintere vom Orbitaldache gebildete Umgränzung des Foramen praeorbitale (vergl. Taf. VIII, Figg. 2, 3, 5 *cp'*) schwindet, so dass die mediale Orbitalwand hinter dem gedachten Loche sich direct auf die Schädeloberfläche fortsetzt, so tritt der Ramus ophthalmicus durch einen Ausschnitt zum Schädeldache empor und vom ursprünglichen Orbitaldache bleibt ein Stück als Fortsatz bestehen, den ich als Praeorbitalfortsatz (*Pr*) bezeichne. Diess Verhalten finde ich bei Pristiurus (Taf. VIII, Fig. 6), Prionodon (Taf. VIII, Fig. 4) und Zygaena (Taf. IX, Fig. 1). In den beiden erstgenannten Gattungen erscheint dieser Fortsatz als eine terminal sehr verdünnte Knorpelplatte, die mit einem schmalen Theile vom Cranium entspringt. Bei allen bildet eine Incisur seine vordere wie hintere Abgränzung. Der Praeorbitalfortsatz der genannten Gattungen ist dem Gesagten zufolge an seiner Basis aus der Strecke des Craniums hervorgegangen, welche zwischen den frontalen Oeffnungen des Praeorbital- und Ethmoidalcanals der Notidaniden, der Dornhaie und von Scymnus lag. Bei Prionodon melanopterus ist der Fortsatz ziemlich stark nach hinten verlängert, und bei Pr. glaucus setzt sich von der hinteren abgerundeten Ecke des Fortsatzes ein derber Faserstrang zum Postorbitalfortsatze fort. Bei Zygaena endlich zeigt er die bedeutendsten Veränderungen, deren weiter unten (Ethmoidal-Abschnitt) gedacht werden soll.

Der in einer Abtheilung der Haie in einen Ausschnitt umgewandelte

Praeorbitalcanal hat sich bei den meisten Rochen erhalten, aber doch so weit modificirt, dass er häufig nur durch die Berücksichtigung der Nerven bestimmt werden kann. Er beginnt mehr an der vorderen Orbitalwand, und anstatt der schräg aufwärts steigenden schlägt er eine mehr horizontale Richtung ein, was mit der meist sehr lang gestreckten, aber wenig hohen Orbitalfläche des Craniums in Zusammenhang stehend erkannt werden kann. Bei bedeutender Entwickelung des Rostrums und damit verbundener Entfaltung eines internasalen Theiles des Craniums nimmt der Praeorbitalcanal seinen Weg medial von den Nasenkapseln. Diess ist bei Rhynchobatus und Raja der Fall. Bei Raja ist die orbitale Oeffnung des Canals (Taf. III, Fig. 2 *cp*) durch ihre mehr mediale Lage in grösserem Einklange mit der Lage bei den Haien. Weniger ist sie es bei Rhynchobatus, wo der sehr weite, aber kürzere Canal die starke Knorpelleiste durchsetzt, welche die Nasenkapseln mit dem übrigen Cranium verbindet. Auf Taf. IX ist in Fig. 2 linkerseits eine Sonde durch den Canal geführt. Vom Canal zweigt sich bei demselben ein Canälchen ab, welches lateral gerichtet auf der Oberfläche der Nasenkapseln ausmündet (Taf. III, Fig. 1; Taf. IX, Fig. 2 *ce'*) und gleichfalls einen Nerven enthält. Ob dieses den Ethmoidalcanal der Haie repräsentirt, ist mir zweifelhaft. Sollte es in diesem Sinne gedeutet werden, so müsste man den Praeorbitalcanal der Rochen als sehr verschieden von jenem der Haie beurtheilen, und gelangte zu der Folgerung, dass die vordere Oeffnung bei den Rochen nicht jener (frontalen Oeffnung) der Haie entspräche, sondern so weit nach vorn verlegt sei, dass der Anfang des Ethmoidalcanals noch in sie hinein fiele. Ich gedenke dieser Auffassung, die ich nicht für ganz unberechtigt halte, desshalb, weil sie ein sonst unverständliches Factum aufklären könnte, nicht aber weil sie jetzt schon sicher zu begründen wäre. Pristis besitzt eine ähnliche, aber mehr medial als bei Rhynchobatus ausmündende Abzweigung (Taf. III, Fig. 4 *ce'*) des Praeorbitalcanals, der hier zugleich die bedeutsame Einrichtung besitzt, dass er in seiner Fortsetzung ganz aufs Rostrum verlegt wird, in welchem er den medialen Canal vorstellt (Taf. IX, Figg. 7, 8 *m*).

Bei Trygon ergeben sich wieder einfachere an die Haie anschliessende Befunde. Der Praeorbitalcanal bildet einen vom Orbitaldache kommenden Vorsprung und gelangt ziemlich lateral auf die Oberfläche des ethmoidalen Schädelabschnittes (Taf. III, Fig. 5; Taf. XIII, Fig. 2 *cp'*). Aehnlich ist das Verhältniss bei Myliobatis.

Torpedo besitzt an der Stelle des Praeorbitalcanals einen oberen Ausschnitt (Taf. III, Fig. 3 *ip*), der zur Aufnahme des Nerven eine lateral von einem Fortsatze (*Pr*) überragte Rinne bildet. Durch den Mangel eines ethmoidalen, sowie eines praeorbitalen Canales wird also hier ein ähnliches Verhältniss geboten,

wie es oben für Pristiurus und Prionodon dargestellt wurde. Man könnte nun daraus auf eine engere Verwandtschaft schliessen, wenn man übersehen dürfte, dass der bei den Rochen zu einer Auflösung des Praeorbitalcanals führende Weg ein anderer ist als bei den Haien, da eben kein selbständig auf der Schädeloberfläche beginnender Ethmoidalcanal vorkommt. Darnach wird auch die Entstehung des Praeorbitalfortsatzes der Rochen zu beurtheilen sein, welcher der freier entwickelte Praeorbitalvorsprung der Haie ist und nur bei Torpedo Beziehungen zu einem Praeorbitalausschnitt empfängt.

An der vorderen Orbitalwand, meist bedeutend unterhalb der Oeffnung des Praeorbitalcanals, findet sich die verschieden grosse Mündung eines anderen Canals, durch welchen gleichfalls ein Zweig des R. ophthalmicus vom Trigeminus aus die Orbita verlässt, um theils zur Nasenhöhle zu gelangen, theils unterhalb oder seitlich von der Nasenkapsel auszutreten. Dieser Canal sei als Orbito-Nasalcanal unterschieden. Die innere oder orbitale Oeffnung dieses Canals ist bei den Notidaniden (Taf. I, Figg. 1, 2 *w*) sehr deutlich. Auch bei Centrophorus (Taf. XI, Fig. 2 *w*), Acanthias (Taf. II, Fig. 3 *w*), Cestracion (Taf. II. Fig. 1 *w*), Galeus (Taf. II, Fig. 2 *w*), wie bei anderen fehlt sie nicht, und ebenso besteht sie bei den Rochen, von denen ich sie bei Raja (Taf. III, Fig. 2 *w*) und Torpedo (Fig. 3 *w*) abbildete. Die äussere oder untere Oeffnung des Canals bietet eine sehr verschiedene Lagerung: bei den Notidaniden liegt sie an der Wand eines den Ethmoidalabschnitt des Craniums durchsetzenden weiten Canals, bei anderen findet man sie dicht hinter der Nasenkapsel, z. B. bei Cestracion (Taf. XVI, Fig. 2 *w'*), und auch bei Centrophorus granulosus liegt sie den Knorpel durchsetzend an ähnlicher Stelle, während sie bei C. calceus weit von der Nasenkapsel entfernt ist (Taf. XVI, Fig. 1 *w'*).

Die Austrittsstellen der Augenmuskel-Nerven besitzen bestimmte Localitäten, die für die Deutung einzelner Theile des Craniums der Fische von Wichtigkeit sind. Diess gilt vorzüglich für den Abducens. Derselbe verlässt bei den Notidaniden den Schädel durch einen unterhalb des Trigeminusloches befindlichen feinen Canal (Taf. I, Fig. 2 *ab*), der bei Hexanchus dicht über der Oeffnung eines weiteren Canales liegt, der später näher beschrieben werden soll. Bei Scymnus und den Dornhaien findet sich der Abducens-Canal in ähnlicher Lagerung, doch dem Trigeminusloche noch näher gerückt. Seine äussere Mündung liegt in einer auch die Trigeminusöffnung aufnehmenden Bucht.

Der Oculomotorius-Canal (*om*) hat seine Lage stets vor dem Trigeminusloche, bei Hexanchus nahe an dem knorpeligen Augenträger. Etwas vor diesem lagert er bei Scymnus, und in entsprechender Lage besitzen ihn auch die übrigen Haie.

In grösserer Entfernung vom Trigeminus tritt der Trochlearis aus. Bei den meisten Selachiern findet sich die Austrittsstelle in der Nähe des orbitalen Verlaufes des Ramus ophthalmicus, dicht unterhalb desselben, bei Hexanchus sogar in dem vom Ramus ophthalmicus eingenommenen Halbcanale (Tafel I, Figg. 1, 2 *tr*).

Was den Opticus betrifft, so verläuft derselbe nur bei Hexanchus durch einen dickeren Theil der knorpeligen Orbitalwand, und die äussere Oeffnung der Durchtrittsstelle erscheint als trichterförmige in einen Canal führende Vertiefung (Taf. I, Fig. 2 *o*). Bei Heptanchus ist die Oeffnung im Knorpel viel beträchtlicher als der Dickedurchmesser des Opticus. Der von dem letzteren nicht eingenommene Raum wird von einer Membran verschlossen (Taf. I, Fig. 1 *o*). Bei den übrigen Selachiern finde ich diese Differenz zwischen Sehnerv und Durchtrittsöffnung im Knorpelcranium fast allgemein, denn nur bei Squatina, annähernd auch noch bei Mustelus, besteht in Dicke des Nerven und Weite der Austrittsöffnung ein übereinstimmendes Verhältniss. Dieses an sich unbedeutende, weil auf ein geringes Maass beschränkte Verhalten der Orbitalwand an der Austrittsstelle des Opticus hat insofern Werth, als das Zurücktreten des Knorpels in der Umgebung des Opticus die erste Spur einer Erscheinung ist, die bei den differenzirten grossen Abtheilungen der Fische, besonders bei den Teleostiern in grossem Maassstabe sich entfaltet und daselbst zur Bildung einer membranösen Orbitalwand führt, die schliesslich unter Rückbildung des vorderen Abschnittes der Schädelhöhle ein membranöses Septum interorbitale vorstellt.

Für die Lage des Sehnervenloches ist noch die Beziehung zum vorderen Abschnitte der Ethmoidal-Region hervorzuheben. Die Notidaniden besitzen den Opticus-Austritt senkrecht über der Basalecke des Craniums. Bei Scymnus, Acanthias und Centrophorus liegt er weiter nach vorn zu. Mit der Ausgleichung der Basalecke und der damit verbundenen Herstellung einer auch nach vorn zu gleichmässig ausgedehnten Basalebene ist jene Beziehung aufgelöst, ohne dass jedoch der Opticus-Austritt seine vordere Lage verlöre.

Mit der Orbital-Region müssen noch einige Canäle betrachtet werden, welche der Basis cranii angehören. Die ersten sind die Carotidencanäle, die paarig an der Schädelbasis beginnen und stets zur Sattelgrube führen. Bei den Notidaniden liegen die beiden untern Oeffnungen dicht bei einander und führen senkrecht empor, um unterhalb der Sattelgrube in einen einzigen weitern Canal zusammen zu fliessen (Taf. IV, Fig. 1, 2 *ca*). Bei Symnus lagern die Oeffnungen gleichfalls sehr nahe beisammen, der Canal führt aber schräg nach vorne (Fig. 3 *ca*). Aehnlich verhalten sich Acanthias und Centrophorus (Taf. VI, Fig. 1 *ca*). Cestracion besitzt an der Durchtrittsstelle der Carotidencanäle eine beträcht-

liche Verdünnung der knorpeligen Basis, so dass der Canal durch ein Loch vertreten wird (Taf. V, Fig. 5 *ca*). Weiter von einander liegen die unteren Mündungen bei Galeus und noch mehr bei Mustelus, bei welchem sie in eine gegen die Occipital-Region auslaufende tiefe Furche an der Schädelbasis führen. Das Auseinanderweichen der beiden untern Oeffnungen fällt demnach mit der Verbreiterung der Basis cranii zusammen, womit auch Squatina übereinstimmt. Bei den Rochen vereinigen sich die beiderseitigen Carotiden an der Basis cranii, von wo sie dann ein engerer Canal in die Schädelhöhle führt*).

Ein zweiter der Basis cranii zukommender Canal ist unpaarig und besitzt eine quere Richtung. Er scheint bis jetzt unbekannt geblieben zu sein, wenigstens finde ich seiner nur einmal gedacht**). Dieser Canalis transversus (*C*) liegt bei den Notidaniden hinter dem Palatobasalgelenke, zwischen diesem und dem Trigeminusloche. Hexanchus besitzt ihn in gradlinigem Verlaufe durch den Knorpel der Schädelbasis (Taf. I, Fig. 2). Er beginnt mit trichterförmiger Einsenkung, in deren Nähe der N. abducens austritt. Tiefer im Knorpel verliert er seine anfängliche Form, indem die vordere Wand der hinteren sich nähert, so dass der senkrechte Durchmesser der Lumens bedeutender wird. Dieser mittlere Abschnitt des Canals liegt unmittelbar hinter der Sattelgrube (Taf. IV, Fig. 2), und wird gegen den Carotidencanal durch eine dünne Knorpelschicht, an einer Stelle sogar nur membranös, abgegränzt. Etwas verschieden ist das Verhalten dieses Canals bei Heptanchus. Er beginnt am untern hintern Theil einer an gleicher Stelle wie bei Hexanchus gelegenen flachen Einbuchtung der Orbitalwand (Taf. I, Fig. 1) und senkt sich schräg ab- und hinterwärts in den Basalknorpel. Hier stellt er sich in der Mitte (Taf. IV, Fig. 1) wieder als schmaler Canal vor mit vorwiegend senkrechter Ausdehnung des Lumens, das abwärts vom Carotidencanal auf einer grösseren Strecke durch eine häutige Scheidewand abgeschlossen wird. Die bei Hexanchus dünne Knorpelpartie, welche, vor dem Canal gelagert, denselben vom Grunde der Sattelgrube scheidet, ist bei Heptanchus viel ansehnlicher. In beiden Gattungen liegt vor diesem Knorpel die zum Boden der Sattelgrube sich fortsetzende innerste Strecke des Carotidencanals.

Eine tiefere Bucht trägt bei Scymnus (Taf. 1, Fig. 3) die Mündung des Canals ganz nahe unter dem Trigeminusloche. Der weite Canal behält auch

---

*) Die Eintrittsstelle und eine in der Schädelbasis gebildete Kreuzung der Carotiden beschrieb Hyrtl, »Das arterielle Gefässsystem der Rochen« S. 19. Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. XV.

**) Bei Miklucho-Maclay, zur vergl. Neurologie, Leipzig, 1870. Der Canal erscheint hier oftmals auf den Abbildungen, mit *C* bezeichnet. Ueber seine Beziehungen fehlen nähere Angaben.

in der Mitte seines Verlaufes ein cylindrisches Lumen, ist aber von der Sattelgrube weiter nach hinten entfernt (Taf. IV, Fig. 3) und durchsetzt den Knorpel des Dorsum ephippii. Ziemlich übereinstimmend verhält sich Centrophorus und Acanthias (Taf. VI, Figg. 1, 2).

Im Ungewissen verblieb ich bezüglich dieses Canales bei Cestracion. Die bei den vorhergehenden die Canalmündung bergende Bucht fehlt hier. Da, wo man durch den Befund bei anderen Haien geleitet, den Canal suchen würde, findet sich zwar ein solcher vor (Taf. II, Fig. 1 *C*), allein derselbe führt nicht in den Basalknorpel, sondern durchbricht die Schädelhöhlenwand, um gegen den vorderen flachen Theil der Sattelgrube auszumünden. Ueber dieser inneren Oeffnung liegt noch eine zweite feinere, welche in den Canal dicht vor seiner Ausmündung einführt. Wenn der beschriebene Canal der richtige sein sollte, so stimmen damit noch andere Haie überein. Bei Galeus wie bei Mustelus beginnt der Quercanal vor und etwas unter dem Trigeminusloche und gelangt gleichfalls nicht in den Basalknorpel, sondern in die Sattelgrube, die er, vorn von straffem mit der Dura mater zusammenhängenden Bindegewebe, hinten von der vorderen etwas concaven Fläche der Sattellehne begränzt, durchsetzt. In ähnlichen Befunden ist der Canal bei Squatina zu treffen, doch wird er hier innerhalb der Schädelhöhle zum grössten Theile von Weichtheilen umschlossen, so dass nur seine untere Hälfte im Knorpel der Schädelbasis dicht vor der sehr niedrigen Sattellehne ruht. Der bei einem Theile der Haie in den Schädelknorpel eingegrabene Canal gewinnt also bei anderen eine oberflächliche Lagerung zum Cavum cranii, und diese steht mit einer Volumsverminderung des Knorpels der Basis cranii in Zusammenhang.

Schwieriger wird die Bestimmung des Canals bei den Rochen, bei denen er bedeutend enger ist, und durch seine äussere Mündung in einzelnen Fällen eine Verwechselung mit dem Carotidencanale möglich macht. Er fehlt aber hier so wenig wie bei den Haien. Bei Raja beginnt er vor und unterhalb der Trigeminusöffnung und leitet in einen ganz von der Dura mater umwandeten, die Innenfläche der Schädelbasis quer durchziehenden Canal. An derselben Stelle finde ich ein sehr feines Canälchen bei Torpedo.

Die Bedeutung des Quercanales ergibt sich wie die der meisten übrigen Canäle nicht aus dem blossen Verhalten zum Schädelgerüste, sondern wird aus der Beziehung zu benachbarten, mit diesen Hohlraumbildungen im Zusammenhang stehenden Weichtheilen, zu ermitteln sein. Dass der fragliche Canal keine Beziehung zu Nerven besitzt, dürfte aus der Beschreibung zur Genüge hervorgegangen sein, und dazu kann ich noch erwähnen, dass ich überhaupt niemals festere Theile in ihm vorfand. Daraus entspringt einige Wahrscheinlichkeit für

die Annahme, dass er mit dem Gefässsystem in Zusammenhang stehe. Genauere Nachweise ergeben sich aus folgenden Beziehungen. Die Orbita der Selachier umschliesst einen weiten, mit dem Blutgefässsystem nicht in Communication stehenden Raum, in welchem sowohl der hintere Abschnitt des Bulbus, als auch die Muskeln eingebettet sind. Nach hinten setzt sich dieser Raum bei Hexanchus in einen engeren längs den Austrittsstellen der grossen Nervenstämme verlaufenden, von straffen Bindegewebsbalken durchsetzten Raum fort, und median ist der orbitale Raum bis zur Austrittsstelle des Trigeminus ausgedehnt. Blutgefässe, sowohl Venen als Arterien, werden auf verschiedenen Strecken dieses Raumes angetroffen, sie durchziehen ihn in Bindegewebe eingehüllt, so z. B. die Blutgefässe der Augenmuskeln. Seine Auskleidung bietet meist glatte Wandflächen, an manchen Stellen ein Balkenwerk von wechselnder Stärke. Ich halte diesen bei allen untersuchten Selachiern vorkommenden, in seiner Ausdehnung verschiedenen, im Wesentlichen jedoch übereinstimmenden Raum für einen Lymphbehälter. Der positive Nachweis dafür wird jedoch erst bei Untersuchung frischer Exemplare zu erbringen sein.

Dieser Orbitalsinus setzt sich in der Tiefe der Orbita stets bis in den Canalis transversus fort, und durch den letzteren communiciren die beiderseitigen Orbitalsinusse unter einander*).

Auf dem Wege durch den Basalknorpel besitzt der Canalis transversus gleichfalls Verbindungen, und zwar gegen die Sattelgrube hin. Bei den Notidaniden lässt sich an der Stelle, wo die Canalwand nur membranös ist, eine Communication mit den unterhalb der Dura mater gelagerten Räumen erkennen. Am ansehnlichsten traf ich diese Sinusse bei Hexanchus. Sie waren von Bindegewebssträngen durchsetzt.

Wenn aus diesen Beziehungen einiges Licht auf die functionelle Bedeutung des Quercanals fällt, so glaube ich ihm auch noch in morphologischer Beziehung Wichtigkeit beimessen zu dürfen. Diese ergibt sich aus folgenden Punkten. Vor oder auch über der Mündung des Canalis transversus nehmen die

---

*) Hievon kann man sich auf die einfachste Weise dadurch überzeugen, dass man den einen Orbitalsinus an einer kleinen Strecke — am besten längs des Supraorbitalrandes — öffnet und eine gefärbte Flüssigkeit injicirt. Dieselbe wird alsbald im anderseitigen Sinus angetroffen, der je nach der injicirten Menge in verschiedenem Grade gefüllt wird. Bei Injection einer Leimlösung lässt sich der Weg, den die Flüssigkeit von der einen Orbita nach der anderen nahm, aufs bestimmteste nachweisen. Ich habe diess an Exemplaren von Acanthias vorgenommen. An sehr grossen Exemplaren von Heptanchus kann die bestehende Communication mittels einer biegsamen Sonde verfolgt werden. Dass hiezu jene Haie sich nicht eignen, deren Canalis transversus im Grunde einer Bucht mündet (siehe oben), ist selbstverständlich.

geraden Augenmuskeln ihren Ursprung, und dieses Verhalten ist ein derart constantes, dass bei der Einlagerung der Mündung des Canals in die oben beschriebene Bucht auch der Ursprung der Musculi recti dorthin rückt. Zweitens tritt der N. abducens über dem Canale aus, dem oberen Rande der Canalmündung zuweilen so nahe gelagert, dass man sagen kann, die Austrittsstelle des Nerven sei mit der Canalmündung vereinigt.

Bringt man hiemit das Verhalten des sogenannten Augenmuskelcanals mancher Teleostier in Verbindung, so wird für diese durch den Befund der Selachier eine bis jetzt mangelnde Erklärung gegeben. Denkt man sich nämlich die bei manchen Haien bestehende Buchtung fortgesetzt und dabei die Beziehungen zu dem Ursprunge der Musculi recti gleichen Schritt haltend, so wird ein in die Schädelbasis eindringender, die Augenmuskelursprünge bergender Canal entstehen. Der N. abducens wird dann die obere Wand dieses Canals durchbohren müssen, um zu seiner Vertheilung im Rectus externus zu gelangen, gerade wie es bei den Teleostiern mit dem Augenmuskelcanal der Fall ist. Erwägt man hiebei, dass der Canalis transversus bei manchen Haien nach hinten zu verläuft, dass ferner die Beziehung zu den Augenmuskelursprüngen schon bei den Haien mehrfache Stufen erkennen lässt, so wird der Zusammenhang von beiderlei Einrichtungen klar werden.

Die Bedingungen zur Verwendung des Canalis transversus zum Augenmuskelcanal hängen anscheinend mit dem Umfange des Bulbus oculi zusammen. Der Augenmuskelcanal kommt nämlich fast nur solchen Fischen zu, die einen grossen Bulbus besitzen, und fehlt den anderen, so dass es begreiflich wird, dass die auch für den Ursprung der Musculi recti eine weiter entfernt liegende Stelle erfordernde Vergrösserung des Bulbus auf ein Tieferrücken der Ursprungsstelle und damit auf das Eintreten derselben in den genannten Canal gewirkt hat, der so in neuer Beziehung als Augenmuskelcanal erscheint.

Der Canalis transversus der Selachier bietet sonach die Bahn, auf welcher der Augenmuskelcanal der Teleostier sich ausbildet. Die Selachier, speciell die Haie, besitzen im Quercanal die Anlage einer Einrichtung, die erst bei den Teleostiern und einigen Ganoïden ihre volle Ausbildung empfängt. Jene im Quercanal gegebene Anlage dient aber ganz anderen Verrichtungen als der ausgebildete Zustand, und so erweist sich auch hier die an vielen Organen zu bestätigende Erfahrung, dass bei Entstehung einer bestimmten Einrichtung dieselbe nicht sofort in der definitiven Function auftritt, sondern durch ganz anderen Verrichtungen dienende Organisationen vorbereitet und eingeleitet wird*). Dieses indifferente Stadium des Quercanals

*) Es sei ausdrücklich bemerkt, dass ich diese Umwandlung der Function auch dann noch

existirt nur bei einem Theile der Haie, jenem mit mächtigem Basalknorpel. Wo Canalstrecken bereits an die innere Schädelfläche gerückt sind, ist es nicht mehr vorhanden, und die Anknüpfungspunkte an den Augenmuskelcanal gingen damit verloren.

Die Orbital-Region erweist sich dem Aufgeführten zufolge als ein Abschnitt des Craniums, an dem sich eine grosse Anzahl von Einrichtungen in Beziehung auf den hier eingebetteten Bulbus oculi nachweisen liess. Dahin gehört vor Allem die in hohem Grade die Form des Abschnittes bedingende Einbuchtung des Craniums, sowie der darüber hinziehende Vorsprung als Orbitaldach, der Augenträger, dann die Austrittsstellen der zum Auge und zu seinen Muskeln bestimmten Nerven. Die Bucht der Orbita selbst erscheint noch abhängig von den vor und hinter ihr liegenden Vorsprüngen des Craniums, von denen der vordere durch die Ethmoidal-Region gebildet wird. Den hinteren stellt die durch das Gehörorgan hervorgewölbte Labyrinth-Region dar, sowie der Postorbitalfortsatz. Letzterer konnte als eine zur Verbindung mit dem Kieferbogen dienende Einrichtung gedeutet werden, die da am mächtigsten ist, wo sie in dieser Function steht (Notidaniden). Die Differenzirung dieses Fortsatzes bei den Notidaniden steht mit der Differenzirung des Kieferbogens im Einklang. Er erhält sich noch bei den diesen zunächst stehenden Haien (Scymnus, Dornhaie) in jener Form, erleidet Rückbildungen bei den übrigen Haien und verschwindet bei den von der Urform am meisten entfernten Selachiern, den Rochen. Die Sonderung der Orbita wird dadurch minder deutlich, und daraus dürfte hervorgehen, dass es nicht der Bulbus oculi allein ist, der die Orbita entstehen liess, dass vielmehr benachbarte, ganz anderen Functionen dienende Theile als mindestens ebenso wichtige Factoren für die Orbitalbildung anzusehen sind.

An der Unterfläche der Orbital-Region findet sich bei den Notidaniden das Zusammentreffen zweier sehr verschiedener Theile des Craniums. Der hintere liegt mehr in der Fortsetzung der Labyrinth- und Occipital-Region. Er bildet nach vorn zu einen Vorsprung (Basalecke), der bei Heptanchus sogar kielartig gestaltet ist. Durch einen scharfen Ausschnitt setzt sich der vordere Theil davon ab und geht zur Ethmoidal-Region über. Wenn wir danach die ganze

---

gelten lassen muss, wenn sich im Augenmuskelcanal der Teleostier ein Lymphsinus forterhalten haben sollte, was an sich nicht unwahrscheinlich ist.

Die Modification des Skeletes durch von Muskeln eingenommene Räume zeigt sich analog auch beim Schultergürtel der Selachier. Hier sind es Nervencanäle welche den Ausgangspunkt bilden (vergl. meine Untersuchungen, Heft II).

Orbital-Region in zwei Abschnitte sondern, so ist für den hinteren noch als bemerkenswerth anzuführen, dass der Trigeminus sowie die Augenmuskel-Nerven an ihm ihre Austrittsstellen besitzen, indess am vorderen nur der Opticus austritt.

Dieser Zustand einer Sonderung der Orbital-Region in zwei Theile ändert sich, indem schon bei den Dornhaien und bei Scymnus die von der Occipital-Region nach vorn zu als ein Planum sich ausbildende Basis cranii allmählich weiter auf die Orbital-Region übergreift. Der Gegensatz eines vorderen und hinteren Abschnittes der Orbital-Region schwindet damit allmählich, soweit er auf das verschiedene Verhalten der Basis sich gründete, und bei den Nictitantes und den Scyllien ist schon der ethmoidale Schädelabschnitt an seiner Basis nur wenig vom orbitalen getrennt. Bei den Rochen endlich ist kaum noch eine Andeutung jenes Verhaltens vorhanden, das bei den Notidaniden so charakteristisch war.

Die Nivellirung der Basis cranii lässt also eine Eigenthümlichkeit verschwinden, welche den Schädel in zwei ungleichwerthige Abschnitte zerlegte. Da diese Eigenthümlichkeit sehr verschiedenen Gattungen zukam, da sie ferner bei anderen in ganz allmählicher Umbildung sich zeigte, und da endlich die Selachier, bei denen mit der Ausdehnung der Basis cranii nach vorn zu jene besondere Bildung verschwunden ist, an das Verhalten der übrigen Wirbelthiere sich anreihen, so wird in jener Einrichtung ein sehr niederer Zustand gesehen werden dürfen. Gewiss ist es von nicht geringer Bedeutung, dass dieselben Selachier mit jener Sonderung des Craniums in zwei Abschnitte auch andere Merkmale besitzen, aus denen sie als minder differenzirte Formen erkennbar sind.

4. *Ethmoidal-Region.*

Dieser Abschnitt des Craniums trägt seitlich die Nasengruben, über welche der Knorpel als Nasenkapsel von oben und von der Seite her sich fortsetzt. Zwischen beiden Nasenkapseln erstreckt sich der Knorpel an den medianen Abschnitt der Basis cranii, so dass die beiden Nasenkapseln median eine in die Schädelhöhle führende Lücke im Knorpelcranium begränzen. Auf die obere Fläche der Nasenkapsel läuft die Ebene des Schädeldaches von der Stirngegend her und senkt sich an der Gränze der erwähnten Lücke zu dieser herab.

Der hintere seitliche Theil der Ethmoidal-Region bildet mit dem ihm verbundenen Praeorbitalfortsatz die vordere Begränzung der Orbita. Die untere

Fläche dagegen bietet sehr verschiedene Beziehungen zur Schädelbasis, die bereits bei der Orbital-Region dargestellt worden sind.

Indem ich zur specielleren Vorführung der genannten Theile der Ethmoidal-Region gelange, gehe ich von der medianen Lücke des Schädeldaches und den Begränzungen dieser Lücke aus, welche ausserordentlich mannichfachen Modificationen unterliegen, und für die Configuration des Selachierschädels von grossem Einflusse sind. Diese von mir als Praefrontallücke unterschiedene Oeffnung des Knorpelcraniums ist bei allen Selachiern durch lockeres, gallertartiges Bindegewebe ausgefüllt, welches nach der Schädelhöhle zu in eine festere in die Dura mater sich fortsetzende Membran übergeht. Die Notidaniden bieten in dem Verhalten der Umgränzungen der Lücke die ersten Anfänge der Differenzirungen, und zwar verhalten sich beide Gattungen etwas verschieden, so zwar, dass die eine Form den Zustand der anderen weiter entwickelt zeigt.

Hexanchus. Die beiden Nasenkapseln sind bei dieser Gattung nicht bloss stark in die Breite entfaltet, sondern auch ziemlich weit aus einander gerückt, wodurch die Praefrontallücke gleichfalls bedeutend breit erscheint. Am hinteren Rande der Lücke setzt sich der verdickte Knorpel der Stirngegend wulstförmig ab und tritt etwas dünner in den Seitenrand der vorn flach auslaufenden Lücke über, die er erhaben umzieht, um dann vorn mit dem vom Boden der Oeffnung kommenden, an der Basis der Ethmoidal-Region befindlichen Knorpel zusammenzufliessen. Man kann sich so die Lücke als eine sehr schräg von hinten und unten nach vorn und aufwärts gerichtete Durchbrechung des Ethmoidaldaches vorstellen. Der vordere Rand der flach auf den Internasalknorpel auslaufenden Vertiefung ist von einem schmalen Wulste umsäumt, welcher seitlich auf die Nasenkapsel und von da auf den lateralen Rand der Praefrontallücke sich fortsetzt (Taf. VII, Fig. 2).

Indem der vordere Rand der Nasalkapseln in sanfter Biegung medianwärts verläuft und auf den Vorderrand des den Boden der Praefrontallücke bildenden Internasalknorpels sich in gerader Linie fortsetzt, empfängt die Ethmoidal-Region des Craniums eine breite Gestalt und der Schädel ein abgerundetes Ende.

Der Internasalknorpel steht nicht in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Knorpel der Nasenkapsel in Verbindung. Vielmehr bemerkt man auf der Unterfläche einen gegen die Nasengrube gerichteten Ausschnitt, der in eine erst unter, dann median von der Nasengrubenhaut verlaufende Oeffnung führt. Diese ist gegen den vorderen Theil der Schädelhöhle gerichtet, wird aber vom Binnenraum derselben durch eine mit der Nasengruben-Membran zusammen-

hängende feste Bindegewebsschicht abgegränzt. Es besteht also hier an der Basis eine Durchbrechung des continuirlichen Schädelknorpels, und zwar eine paarige, die aber eben so wenig wie die Praefrontallücke wichtigen Organen zum Durchtritte dient. Ich will diese paarige Lücke als nasale unterscheiden.

Heptanchus. Die Praefrontal-Lücke ist in dieser Gattung um Vieles kleiner, namentlich bedeutend schmäler als bei Hexanchus. Der gewulstete Rand setzt sich schräg abwärts zum Boden der Oeffnung fort, der, vom Internasalknorpel gebildet, sich stark nach vorn zu auszieht und bis zu seinem vordersten zugespitzten Ende einen vom Rand der Lücke her auslaufenden Wulst als Begränzung empfängt (Taf. VII, Fig. 1 *D*). Wenn man sich bei Hexanchus den Internasalknorpel über den Nasalrand hinaus nach vorn fortgesetzt denkt, so wird der betreffende Zustand bei Heptanchus daraus hervorgehen. Somit ist es nur die Bildung eines zwischen den Nasenkapseln liegenden Vorsprunges, die für Heptanchus eigenthümlich ist. An der Unterfläche der Ethmoidal-Region (Taf. XVI, Fig. 3) führt wieder ein Ausschnitt an der Seite des hier leistenförmig vorspringenden Internasalknorpels hinter der Nasengrube in eine mit lockerem Bindegewebe ausgefüllte Bucht (*E*), welche aufwärts und median in einen kurzen zur Schädelhöhle führenden Canal sich fortsetzt. Dieser Canal fehlt bei Hexanchus als ein von Knorpelwänden umschlossener Raum. Es besteht also hier im Vergleiche zu Heptanchus eine weitere Differenzirung, da der dort bestehende Ausschnitt in der Tiefe in einen Canal umgebildet ist, der medial von dem den Olfactorius zur Nasenkapsel leitenden Raum die Schädelwand durchbricht. In der Bucht mündet der bereits oben erwähnte Orbito-Nasalcanal aus.

Das Verhalten von Hexanchus gleicht im Wesentlichen dem von Squatina. Sowohl die Form der Praefrontallücke als auch die Stellung der Nasenkapseln und ihre Trennung durch einen breiten Internasalknorpel ist ganz wie bei Hexanchus. Die quer gestellte Nasallücke besitzt ebenso die gleichen Beziehungen. Ich finde sie an der Ethmoidalbasis durch eine sehr feste Haut verschlossen. Von der über dieser liegenden Bucht geht ein Verbindungscanal zur Schädelhöhle.

Von den anderen Haien reiht sich Cestracion an, bei welchem jedoch eine besondere Modification vorkommt, die hier betrachtet werden soll. Die gesammte Ethmoidal-Region ist nämlich stark in die Länge gestreckt, so dass der bei den übrigen Selachiern sehr kurze praeorbitale Theil des Craniums, der fast unmittelbar an die Nasenkapsel sich fügt, in eine bedeutende, fast mehr als ¼ der Gesammtlänge des Craniums darstellende Strecke verlängert ist. Dem entspricht die schon oben (S. 63) hervorgehobene sehr lang gezogene palato-basale Articulation, sowie die Entfernung des Praeorbitalvorsprunges von der Ethmoidal-

Region. Die Praefrontallücke ist an dieser Ausdehnung nicht betheiligt, sie liegt daher vom Vorderrande des Craniums weiter entfernt (Taf. IX, Fig. 3 *D*). Ihre Seitenränder laufen nach vorn auf den aus dem Boden der Lücke aufsteigenden Internasalknorpel aus, der, von geringerer Breite, die Nasenkapseln einander genähert liegen lässt. Von Hexanchus und Squatina kann dieser Befund in der Art abgeleitet werden, dass man den dort am Vorderrande des Schädels quer verlaufenden Wulst des Internasalknorpels sich bedeutend verdickt, d. h. von vorn nach hinten stärker geworden, aber auch in der Querausdehnung verkürzt denkt. Daraus wird das Verhalten von Cestracion sich ergeben. Durch die Annäherung der Nasenkapseln wird der Internasalknorpel auch in seiner Ausdehnung nach vorn beschränkt, so dass ein Ausschnitt zwischen den Kapseln seine vordere Gränze bildet. Die nasale Lücke (Taf. XVI, Fig. 2 *l*) lagert auf der bei Cestracion fast vollständig in ein Planum umgewandelten Basis cranii. Sie führt, wie bei Hexanchus, unmittelbar in die den Olfactorius bergende Strecke der Schädelhöhle.

Der Ausdehnung des praeorbitalen Theiles der Ethmoidal-Region gemäss durchläuft auch der oben (S. 73) beschriebene Orbita-Nasalcanal eine sehr lange Strecke und hat medial von der Palato-Basal-Articulation seine Lage. Er beginnt dicht über dem Orbitalboden (Taf. II, Fig. 1 *w*) hinter der rinnenförmigen Fläche des genannten Gelenkes und seine Ausmündung findet sich über dem Rande des Austrittes der Nasallücke (Taf. XVI, Fig. 2 *w'*). Dieselbe hat eine viel geringere Ausprägung als bei Hexanchus und Squatina, indem der sie nach hinten abgränzende Ausschnitt am Knorpel sowohl in den lateralen als in den medialen Rand der Nasenkapsel bogenförmig sich fortsetzt.

Die bezüglich der Ethmoidal-Region am nächsten an Heptanchus sich reihende Form findet sich bei Scymnus, dessen Praefrontallücke nach hinten die gleiche Ausdehnung besitzt (Taf. VII, Fig. 3 *D*). Der Rand läuft nach vorn in eine kurze aufwärts gerichtete Knorpellamelle aus, welche zwischen beiden Nasenkapseln sich etwas einsenkt, aber dann an der Basis in einen starken senkrecht abstehenden Knorpelvorsprung sich fortsetzt, der bei Heptanchus nicht angedeutet war. Seitlich von diesem unteren, somit basalen Vorsprung (Taf. I, Fig. 3; Taf. IV, Fig. 3; Taf. XVII, Fig. 4 *V*) findet sich die tiefe Bucht, die in den zur Schädelhöhle leitenden Knorpelcanal führt. Von den bei Scymnus und Heptanchus bestehenden Einrichtungen dieser Art können die Befunde von Acanthias abgeleitet werden. Die Praefrontallücke (Taf. VII, Fig. 4) dehnt sich nach hinten nicht weiter als bei den vorgenannten aus, ihr hinterer Rand ist durch zwei kurze Vorsprünge ausgezeichnet. Die Ausdehnung nach vorn zu ist dagegen bedeutender. Geht man von Heptanchus aus und lässt den dort bestehenden,

den Seitenrand der Lücke aufnehmenden vorderen Vorsprung des Internasalknorpels noch bedeutender nach vorn und seitlich zu einer kahnförmigen Gestalt auswachsen, so erhält man die Form des vorderen Schädelfortsatzes bei Acanthias. Derselbe ist ziemlich über die Nasenkapseln hinaus nach vorn entfaltet und zeigt seinen Seitenrand etwas nach aussen umgeschlagen. Er führt mit seiner oberen mit Gallertgewebe gefüllten Vertiefung schräg nach hinten zur Schädelhöhle und besitzt an der unteren convexen Fläche einen medianen leistenförmigen Vorsprung (Taf. VI, Fig. 4 *V*), der als Kiel des Kahnes erscheint. Diesen Kiel hat Acanthias mit Scymnus gemein, mit Heptanchus die vordere Verlängerung.

Die bei Heptanchus und Scymnus hinter der Nasenkapsel gelagerte Bucht ist bei Acanthias medial zur Kapsel gelagert (Taf. XVI, Fig. 4). Die beiden Nasenkapseln sind daher weiter von einander getrennt. Die Bucht läuft vorwärts auf die Unterfläche des kahnförmigen Fortsatzes aus; der »Kiel« scheidet sie von der anderseitigen. In der Bucht öffnet sich der empor führende Canal (*E*), der von der Schädelhöhle durch das Gallertgewebe getrennt ist, welches die Höhlung des kahnförmigen Fortsatzes erfüllt. Ausserdem scheidet noch die Fortsetzung der Dura mater (Taf. VI, Fig. 4 *m*), welche hier ziemlich senkrecht den Grund der Praefrontallücke abschliesst.

Die schon bei Heptanchus vorgebildete Fortsetzung des Schädelknorpels in der Umgebung der Praefrontallücke wird als Rostrum bezeichnet. In Concurrenz mit der als Nasallücke aufgeführten Durchbrechung des Knorpels, führt dieses Rostrum zu eigenthümlichen, bisher nicht richtig aufgefassten Differenzirungen.

Am nächsten an Acanthias reiht sich Centrophorus granulosus, und dieser vermittelt das Verhalten von C. calceus, das ich näher schildern werde.

Die Ethmoidal-Region bietet hier die Eigenthümlichkeit, dass sie bedeutend in die Länge gezogen ist. In ganz geringem Maasse ist das im Vergleich mit Acanthias schon bei C. granulosus der Fall. Es trifft den zwischen Nasengrube und Praeorbitalfortsatz befindlichen Theil des Craniums. Bei Heptanchus und Scymnus ist der bezügliche Abschnitt eine sehr schmale Strecke, die aber bei Acanthias durch grössere Ausdehnung die Verbindung mit Centrophorus herstellt (vergl. Taf. XVI, Fig. 4 u. Fig. 1). Durch diesen verlängerten Theil der Ethmoidal-Region wird die Nasenkapsel weit nach vorn verlegt. Die Nasalincisur (Fig. 1 *E*) bietet in ihrer hinteren Circumferenz dieselbe Lage wie bei Acanthias. Ihr lateraler Rand läuft auf eine Längsleiste (Fig. 1 *E'*) aus, welche zur hinteren Circumferenz der Nasenkapsel führt. Diese Leiste ist bei Acanthias durch einen kantenartigen kurzen Vorsprung angedeutet, der die Incisur lateral umgibt. Bedeutender ist der Vorsprung bei C. granulosus entfaltet, wo er in

einen kurzen, senkrecht abstehenden Fortsatz ausgezogen ist. Dicht über der Incisur lagert auch bei Centrophorus calceus die schräg ovale Durchbrechung des Knorpels, welche in die Vertiefung des Rostrums führt. Das Rostrum ist an seinem praenasalen Theile weniger als bei Acanthias und C. granulosus entwickelt. Es bildet einen nur kurzen internasalen Fortsatz, dessen seitliche Ränder oben auf die laterale Umrandung der Praefrontallücke (Taf. VIII, Fig. 1) übergehen. Diese ist schmaler als bei Acanthias, aber viel länger, indem sie sich bis nahe an die supraorbitale Durchtrittsstelle des Ramus ophthalmicus nach hinten erstreckt. Der Kiel des Rostrums ist mächtig entwickelt (Taf. XVI, Fig. 1; Taf. VI, Fig. 1 *V*), er beginnt hinten in gleicher Linie mit der Nasalincisur. Das vordere Ende des Rostrums ist etwas verbreitert und besitzt jederseits einen nach hinten gerichteten Fortsatz (*r′ r′*), von welchem ein bis zur Nasenkapsel verfolgbares, an dem vorderen Rand derselben befestigtes Ligament ausgeht. Dieses Ligament bildet die seitliche Begränzung der Schnauze; es ist innig mit dem Integumente verbunden, wo dieses am Seitenrande der Schnauze von der Dorsalfläche zur Unterfläche umbiegt. Den Repräsentanten eines Skeletgebildes kann ich in diesem Bande nicht erkennen, denn wenn man vielleicht versucht wäre, in dem medianen Rostrum und den lateral davon ausgehenden Strängen eine Uebereinstimmung mit dem dreischenkeligen Schnauzenknorpel der Nictitantes und der Scyllien etc. zu sehen, so wird die nähere Prüfung ein anderes Resultat haben. Schon die Erwägung der Befestigungsstelle des Bandes an der Seite der Nasenkapseln macht die Vergleichung unwahrscheinlich. Mit Acanthias wird dieses rostrale Verhalten durch C. granulosus in Einklang gebracht. Letzterer (Taf. VII, Fig. 5) besitzt das gleiche kahnförmige Rostrum wie Acanthias, aber der Vorderrand ist etwas breiter und ist mit einem lateralen Knorpelanhange (*r′*) versehen. Leitet man hievon C. calceus ab, so bedarf es nur einer Reduction des bei C. granulosus stärker entfalteten Randes, um ersteren Zustand mit hervorgehen zu lassen, und da auch bei C. granulosus die Rostralanhänge in Bandstränge sich fortsetzen, ist die Uebereinstimmung eine vollständige. Ebenso reiht sich Spinax hier nahe an (Taf. VII, Fig. 6).

Was die Schnauzenknorpel der Nictitantes betrifft, so finden sie sich nicht bloss in den nächst verwandten Gattungen, sondern auch bei entfernteren vor, wie bei Mustelus, Lamna und den Scyllien. Diese Verbreitung liess sie als den Haien allgemein zukommende Einrichtungen ansehen, denn J. Müller spricht von ihnen als Eigenthümlichkeiten »der Haifische und der Zygaenen«.

Bezüglich ihres specielleren Verhaltens ist vor Allem die Continuität mit dem Cranium zu beachten, die auch J. Müller hervorhebt. Der mittlere unpaare Knorpel (*R′*) bildet eine meist senkrecht gestellte Leiste, welche von dem schmalen

Internasalknorpel sich fortsetzt (Taf. II, Fig. 2; Taf. V, Figg. 1—3; Taf. VIII, Figg. 2—6; Taf. IX, Fig. 1; Taf. XI, Fig. 3; Taf. XII, Fig. 2). Er verläuft bogenförmig gekrümmt nach vorn und aufwärts und verbindet sich an seinem Ende mit den ihm entgegen kommenden paarigen Schenkeln (*r*). Diese gehen von der oberen Fläche der Nasenkapseln, genau von der Seite der Umrandung der Praefrontallücke aus, welche hier über und etwas hinter den Nasenkapseln liegt. Sie ist mehr senkrecht gestellt, oder doch schräg von oben und hinten nach vorn und abwärts gerichtet, wieder von der schon erwähnten Membran verschlossen. So verhält sie sich bei Galeus (vergl. Taf. V, Fig. 2). Eine schrägere Stellung empfängt die Praefrontallücke bei Mustelus (Taf. V, Fig. 1), bei welchem das dreischenkelige Gerüste etwas kürzer ist und die paarigen Schenkel nicht mehr in der Mitte der Oberfläche der Nasenkapsel, sondern etwas medial davon entspringen. Diese Verschiedenheiten sind noch mehr bei den Scyllien (Taf. VIII, Figg. 5, 6; Taf. XVI, Figg. 5, 6) ausgebildet. Die Praefrontallücke liegt mit der Stirnfläche in gleicher Ebene, das Knorpelgerüste ist unansehnlicher und seine paarigen Schenkel sind mit ihrem Ursprunge der Medianlinie noch näher gerückt. Mit diesen Veränderungen lässt sich die Beziehung der genannten Schenkel zum Rande der Praefrontallücke in Einklang bringen. Bei Mustelus und Prionodon sind sie weiter als bei Galeus und bei Scyllium weiter als bei Mustelus davon entfernt. Von der Seite der Lücke sind sie noch vor dieselbe getreten.

Diese Knorpel gehören zu den wenigen Theilen des Selachier-Craniums, an denen sich die Deutung bis jetzt versucht hat. »Sie haben immer die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gezogen, aber ihre Bedeutung blieb bis jetzt unklar«, sagt J. Müller*) von ihnen. Rosenthal führt sie in seinen ichthyotomischen Tafeln bei Scyllium catulus und Zygaena malleus als Zwischenkiefer auf**). J. Müller widmet ihrer Vergleichung mehrere Seiten seiner Abhandlung. Er sieht in ihnen eine Verlängerung der Schnauze wie bei den Stören, Spatularien und bei Pristis, aber auch wie bei den Chimären, namentlich Callorhynchus. Durch die Vergleichung mit den sogenannten Schnauzenknorpeln der Chimären scheint, nach Müller, hervorzugehen: »dass die Schnauzenknorpel accessorische, nicht in den allgemeinen osteologischen Plan der Wirbelthiere gehörende Bildungen sind«. Mit Recht wendet sich jedoch Müller von diesem Wege der Vergleichung ab und versucht nach der Lagerung der fraglichen Knorpelfortsätze ihre Bedeutung zu bestimmen. Dass sie nicht zum

*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I. S. 164.

**) Ichthyotomische Tafeln, Berlin 1839, Taf. XXV u. XXVI.

Oberkieferapparat gehören können, nichts dem verlängerten Kieferapparat der Knochenfische Aehnliches bieten, folgert Müller richtig aus dem Bestehen jenes Oberkieferapparates unterhalb der von den fraglichen Knorpeln gestützten Schnauze der Selachier. Sie werden dem Cranium zugehören, glaubte er, und werden, »da die Nasenkapseln und die vordere Wand der Augenhöhle nicht in ihre Bildung eingehen, der untere als Verlängerung des Vomer, die oberen als Verlängerungen der Frontalia betrachtet werden müssen«. — Spätere Untersucher, wie Molin, haben diesen Theilen nicht so viel Nachdenken gewidmet und sich auf die blosse Beschreibung beschränkt, was ja auch für so manche Andere der einzig richtige und erlaubte Weg der Forschung ist.

Mit jenen »Deutungen« wird man sich heute schwerlich befriedigt erklären können, noch weniger freilich mit der Beschreibung. Was die Beziehungen auf knöcherne Skelettheile betrifft, so haben in der langen Reihe von Jahren, welche seit dem Erscheinen des ersten Theiles der Myxinoiden-Anatomie verflossen, unsere Anschauungen sich derart geändert, dass man weder Vomer noch Frontale in einem Theile eines Knorpelcraniums mehr suchen wird, wenn auch der Gedanke Müller's an den Vomer gewiss kein verfehlter war, da, beiläufig bemerkt, ein homologer Knorpeltheil dem Vomer die primordiale Grundlage abgibt. Dass wir hier es aber nur mit Theilen des continuirlichen Knorpelcraniums zu thun haben, dürfte nicht zu bezweifeln sein.

Die Frage stellt sich also derart: welchen Theilen des Knorpelcraniums entsprechen jene das dreischenkelige Schnauzengerüste bildende Knorpel? Zur Beantwortung lassen wir Säugethiere wie Knochenfische bei Seite und wenden uns zu den Selachiern selbst, dort nach verwandten Zuständen suchend, weil nur aus der Ableitung aus einer ähnlichen Bildung die Erklärung auf Grund der Vererbung möglich wird. Die nächsten Anschlüsse bietet Acanthias und Centrophorus (C. granulosus) dar. Das kahnförmig ausgezogene Rostrum erscheint als die gleiche Einrichtung wie die drei Schnauzenknorpel der Carchariae, wenn wir die zwischen dem unteren medianen und dem oberen lateralen Schenkel befindlichen mächtigen Oeffnungen (Fenster) uns verengert, d. h. die Knorpelspangen nach der Richtung dieser Fenster verbreitert denken, oder wenn wir uns vorstellen, dass die seitlichen Wände des Rostrums von Acanthias durchbrochen seien. Die im letzteren Falle übrig bleibenden Knorpeltheile werden dann die Gestalt der Knorpelschenkel des Rostrums der Nictitantes etc. besitzen, von denen der untere dem Kiele des Rostrums, die seitlichen oberen den Seitenrändern des Rostrums von Acanthias entsprechen. Ich habe zur Vergleichung die Annahme einer Durchbrechung des Rostrums aufgestellt, um die Uebereinstimmung rascher vorzuführen, eigentlich bedürfte es jedoch nicht erst dieser

Voraussetzung, denn es besteht auch bei Acanthias in der That eine Durchbrechung des Rostrums, in der Oeffnung nämlich, welche median von der Nasenkapsel in die Höhle des Knorpelcraniums führt (Taf. XVI, Fig. 4 *E*). Bedenkt man die Lagerung dieser Oeffnung und ihre Ausmündung vor dem im Grunde der Praefrontallücke liegenden membranösen Abschlusse der Schädelhöhlenöffnung, so wird begreiflich, dass eine Vergrösserung dieser nasalen Lücke zu der Einrichtung des dreischenkeligen Knorpelgerüstes führen muss. Nicht unwichtig ist die schon bei Centrophorus im Vergleiche mit Acanthias bestehende Erweiterung jener Durchbrechung.

Ist so der Zusammenhang der eigenthümlichen Gerüstbildung mit einer bei anderen Haien bestehenden Einrichtung erkannt, so bedarf die Verschiedenheit des Ursprunges der lateralen Schenkel bei Galeus im Vergleiche mit dem Anfange des Rostrumrandes der Dornhaie noch der Aufklärung. Diese Verschiedenheit steht mit der Lagerung der Nasenkapseln in Zusammenhang. Bei Acanthias ist durch die seitliche Stellung derselben und durch die Verbreiterung des Internasalspatiums das Auslaufen des Rostrumrandes medial von den Nasenkapseln bedingt, ebenso wie bei Prionodon etc. die Annäherung der Nasenkapseln und der schmale Internasalraum den Ursprung des Rostrumrandes, d. h. der paarigen Schenkel des Schnauzengerüstes auf die Nasenkapseln selbst verlegt. Diese Zustände sind somit wiederum unter einander verknüpfbar, und man vermag den einen aus dem anderen hervorgehen zu lassen, wenn man das Internasalspatium der Dornhaie verringert, bei den Nictitantes es sich vergrössert denkt. Bei Mustelus und den Scyllien waren durch den mehr medialen Ursprung der paarigen Knorpelschenkel scheinbare Vermittelungsformen zu Acanthias gegeben, ich sage scheinbare, denn der mehr mediale Ursprung der genannten Knorpelfortsätze lässt seinen Grund ebenso gut in einer Verkleinerung des Schnauzengerüstes erkennen, und es besteht die Möglichkeit, dass in jener Form eine Rückbildung des bei den Nictitantes vorhandenen Verhaltens vorliege. Die Verbindung jener beiden Zustände wird demgemäss durch Ableitung beider von einem indifferenten Zustande her am naturgemässesten geschehen können. Eine solche Ableitung ist von Heptanchus möglich, dessen kurzes Rostrum mit Acanthias die es bildende solide Knorpellamelle gemein hat, indess es mit den Nictitantes etc. die Fortsetzung des Randes auf die Oberfläche der Nasenkapseln theilt. Die in der Wurzel dieses Rostrums befindliche paarige, von unten her gegen die knorpelige Schädelhöhle führende Durchbrechung lässt durch ihre in Vergleichung mit den Fenstern der Nictitantes etc. unbedeutende Ausdehnung die Beziehung zu Acanthias im Uebergewichte erscheinen, verleiht aber dadurch der Verwandtschaft in der Rostrumbildung bei den Nictitantes und Heptanchus einen höheren Werth.

Die bisher beurtheilten mehrfachen Formen der Rostra der Ethmoidal-Region sind also als verschiedenartige Differenzirungen aufzufassen, die sowohl durch ihre Verwandtschaft unter sich wie durch die Ableitung von einer gemeinsamen Grundform ihren genetischen Zusammenhang kundgeben.

Zum Schlusse dieser Reihe füge ich noch Sphyrna bei, dessen ausserordentlich in die Quere entfaltetes Cranium in dem Ethmoidalabschnitte die grössten Differenzirungen von den sonst nahe verwandten Gattungen der Carchariae darbietet. Mit dem Schädel von Prionodon stimmt bekanntlich Sphyrna durch die Umbildung des Rostrums in drei Schenkel überein (Taf. IX, Fig. 1). Diese sind kürzer, aber stärker als bei Prionodon und vereinigen sich vorne gleichfalls in eine quere Lamelle, von deren seitlichem Ende noch ein aus Faserknorpel bestehender kurzer Anhang ausgeht. Dieser Anhang ist mit dem für Centrophorus angegebenen Knorpelfortsatz (*r'*) homolog. Die hinter dem Rostrum befindliche Praefrontallücke (*D*) ist von bedeutender Weite und das Planum ihres Einganges ist schräg nach vorn gerichtet. Die paarigen schwach abwärts gekrümmten Schenkel des Rostrums entspringen wie bei Prionodon am Rande der Lücke und sind von der Nasenkapsel entfernt, worin ein bedeutender Unterschied von Galeus sich findet.

Die Nasenkapsel selbst ist in einen mächtigen Fortsatz ausgezogen, der massiv vor der Orbital-Region des Craniums entspringt und nach aussen zu sich abflacht und dabei verbreitert (vergl. Fig. 1 auf Taf. IX). Dieser Fortsatz läuft lateral in eine nach vorn gekrümmte Spitze aus, von der an die Oeffnung der Nasenkapsel in medialer Richtung als eine schmale Spalte sich schräg gegen die untere Fläche des Fortsatzendes hinzieht. Diesen Fortsatz will ich als Nasenkapsel bezeichnen, da er wesentlich von derselben und einer Verlängerung ihrer Basis vorgestellt wird. Die Ausdehnung des von der Riechschleimhaut eingenommenen Binnenraumes der Kapsel habe ich in der citirten Figur durch eine punktirte Linie bezeichnet.

Vom hinteren Rande dieses mächtigen Fortsatzes, und zwar von dem lateralen Dritttheile seiner Länge, geht ein zweiter Fortsatz (*Pr*) aus, der erst nach hinten und aussen verläuft, dann im Bogen nach vorn sich wendet und in zwei, einen stark gekrümmten Halbmond darstellende Hörner ausläuft. Das vordere Horn (*pr*) ist länger und schlanker; es tritt gegen den hinteren Rand des Endes der Nasenkapsel, mit dem es durch Bandmasse verbunden ist. Das hintere kürzere Horn (pr^1) verbindet sich mit einem dritten, vom Cranium ausgehenden Fortsatze (*Po*, *Po'*, *Po''*), der bereits oben als Praeorbitalfortsatz besprochen ward, als welchen ihn schon Cuvier auffasste. Der von beiden Hörnern umzogene

Bogen bildet die flache Orbita, insofern der Bulbus hier eingefügt ist; richtiger wird es sein, den Bogen als einen Theil des Orbitaldaches aufzufassen, welches sich mit der Entfernung des Bulbus von der Orbitalwand des Craniums mit diesem nach der Seite entfernt hat. Der das Orbitaldach tragende Fortsatz ist der vordere Orbitalfortsatz. Da dieser als eine Differenzirung eines vorderen gegen die Ethmoidal-Region zu befindlichen Theiles des Orbitaldaches nachgewiesen wurde, ist die Lageveränderung verständlich, die mit der Ausdehnung der Nasenkapsel erfolgen musste. In der Deutung dieser Theile befinde ich mich in Uebereinstimmung mit Cuvier, aber nicht so mit Stannius*), der abweichend den von der Nasenkapsel entspringenden Praeorbitalfortsatz als einen Theil des Postorbitalfortsatzes aufzufassen scheint. Noch abweichender ist die Deutung Rosenthal's, der Abschnitte des Canalsystems des Integumentes zum Kopfskelete gezogen hat. Einen solchen dem Postorbitalfortsatz eng anlagernden Theil, habe ich im Umrisse (x) dargestellt.

Bei der Beurtheilung dieser eigenthümlichen Einrichtung wird man auf die bedeutende Ausdehnung der Nasenhöhle Gewicht zu legen haben; das Geruchsorgan allein ist das Organ, welches durch seine Entfaltung die Querausdehnung der Ethmoidal-Region hervorrief, und benachbarte Theile, wie das Auge, dieser Richtung folgen liess. Ausser dieser partiellen Volumsentfaltung ist noch die Verbindung der beiden Orbitalfortsätze bemerkenswerth, welche bei Prionodon durch ein langes Ligament zu Stande kommt, indess sonst nur noch bei Squatina etwas Aehnliches sich findet. Während bei Squatina beide Orbitalfortsätze verbreitert gegen einander gelagert sind, ist bei Sphyrna eine innige Verschmelzung eingetreten. Die von den beiden Orbitalfortsätzen bei Squatina lateral umschlossene Oeffnung entspricht bei Sphyrna der weiten Oeffnung, welche hinten vom Postorbitalfortsatze abgegränzt wird. Wenn man das Verhalten bei Squatina zu dem von Sphyrna führen will, muss man das genannte Loch bis zum Supraorbitalaustritte des Ramus ophthalmicus sich ausziehend denken, denn dieses fehlt bei Sphyrna, oder fällt vielmehr mit der grossen Oeffnung zusammen, da ebenso wie bei Prionodon die Sonderung des Praeorbital-

*) Zootomie der Fische, S. 45; Anmerkung: »Auf ganz eigenthümliche Weise bildet bei Sphyrna der Processus orbitalis posterior einen langen dünnen, nach auswärts gerichteten Stiel, der hinter dem Bulbus in eine Platte sich verbreitert, von der aus ein Fortsatz schräg zum Processus orbitalis anterior sich erstreckt und ein zweiter einen oberen Augenhöhlenbogen bildet.« Wenn nicht der die Nasenhöhle bergende Fortsatz als Processus orbitalis anterior angesehen wird, ist die Deutung von Stannius mir unverständlich, im anderen Falle ist sie unrichtig, denn das Orbitaldach wird nicht vom hinteren, sondern vielmehr vom vorderen Orbitalfortsatze gebildet, den Stannius als einen Theil des hinteren angesehen zu haben scheint.

fortsatzes damit zusammenhängt. Die zweite kleinere Oeffnung, welche bei Sphyrna zum grössten Theile vom vorderen Orbitalfortsatze umzogen und vorn vom Nasenfortsatze abgegränzt wird, ist eine secundäre Bildung, die durch das Auswachsen des Praeorbitalfortsatzes und Verbindung mit der Nasenkapsel erzielt wird. Sie entspricht dem Ausschnitte, welcher bei Prionodon, aber auch bei Mustelus u. a. zwischen Nasenkapsel und vorderem Orbitalfortsatze besteht und bei Acanthias, Centrophorus und den Notidaniden durch einen Canal an der Seite der Nasenkapsel vorgestellt wird. —

In anderer Richtung als bei den Haien findet die Differenzirung der Ethmoidal-Region und des davon ausgehenden Rostrums bei den Rochen statt.

Dieses Rostrum ist aber von dem oben bei den Haien beschriebenen wesentlich dadurch verschieden, dass es stets an seiner Basis undurchbohrt ist, indem wie bei Hexanchus die Canäle fehlen, welche die Rostrumbildungen der Haie zu so eigenartigen Umgestaltungen führten. Die hieher gehörigen Formen unterscheide ich als undurchbohrtes Rostrum. Die Entwickelung dieses Rostrums bedingt eine grössere Breite des Internasalraumes, so dass die Nasenkapseln weiter aus einander rücken. Das Verhalten der Notidaniden gibt somit auch hiefür den Indifferenzzustand ab, sowie frühe Embryonalzustände der Rajae mit jenen der Haie im Verhalten der Kopfform völlig übereinkommen. Die Nasenkapseln entfernen sich nach der Seite vom Cranium. Der Zusammenhang der Rostrumbildung mit der Praefrontallücke des Craniums ergibt sich bei Rhynchobatus. Die Lücke liegt hier vor den Nasenkapseln, ausschliesslich auf dem Rostrum. Man kann dasselbe durch eine bedeutende Ausdehnung des Bodens und der Seitenränder jener Lücke bei Hexanchus in der Richtung nach vorn entstanden sich vorstellen, so dass die Lücke auf einen Theil des Rostrums zu liegen kommt. Durch die laterale Ausdehnung der Nasenkapseln gestaltet sich zwischen diesem und dem Rostrum eine verschieden tiefe Incisur, und dadurch gelangt das Rostrum zu grösserer Selbständigkeit. Bezüglich der Ausdehnung des Rostrums in die Länge stehen die Rhinobatiden und Raja voran. Die grösste Entfaltung aber erlangt es bei Pristis, in dessen »Säge« der Knorpel des Rostrums den Hauptbestandtheil ausmacht. Dass es ein einziges in geweblicher Beziehung an einzelnen Theilen modificirtes Knorpelstück bildet, davon kann man sich durch die mikroskopische Untersuchung von Querschnitten kleinerer »Sägen« nicht schwer überzeugen. Es ist desshalb unrichtig, wenn A. Duméril *) von mehreren Knorpeln spricht, und wenn derselbe gar die den

*) Histoire naturelle des poissons, ou Ichthyologie générale, T. I, Sec. partie, S. 471 und 472.

Rostralknorpel durchziehenden Canäle auf die drei Rostralknorpel (oder Knorpelschenkel) mancher Haie bezieht — er sagt: »Ce sont les 3 cartilages ordinaires de la portion rostrale du crâne« — so ist das kaum zu begreifen.

In der Hauptsache finde ich das Rostrum von Pristis in folgender Weise gebaut. Der median in der ganzen Länge mächtige Knorpel verdünnt sich nach beiden Seitenrändern und steht an seiner ganzen Oberfläche mit dem Integumente in Verbindung, welches hier manche Eigenthümlichkeiten zeigt. Ueber diese wie über anderes mikroskopisches Detail verweise ich auf die Mittheilungen anderer Untersucher*).

Sowohl am medianen Theile, aber auch seitlich an einigen Stellen bleibt der Knorpel in hyaliner Beschaffenheit, während er an anderen Stellen durch Auftreten verkalkter Plättchen Veränderungen erleidet. Eine solche Kalkkruste überkleidet einmal die gesammte Oberfläche des knorpeligen Rostrums und tritt auf der oberen Fläche über eine die mediane Knorpelpartie der Länge nach durchziehende Lücke hinweg, welche von lockerem Bindegewebe ausgefüllt wird. Diese Lücke finde ich bei dem von mir untersuchten Exemplare nur am hinteren Theile des Rostrums, sie nimmt gegen den zahntragenden Abschnitt ab und wächst gegen das Cranium zu, wo sie sich in die Praefrontallücke fortsetzt. An der Wurzel des Rostrums ist sie auch dorsal von einer wenn auch dünnen Knorpellage umschlossen (Taf. IX, Fig. 7 *n*), weiter nach vorn zu bemerkt man über ihr keinen hyalinen Knorpel mehr, sondern nur ein Dach von verkalkten Plättchen, wie auch sonst an der Oberfläche des Rostrums. Der Zusammenhang dieses Raumes mit der Praefrontallücke, von der das gleiche Füllgewebe sich in ihn erstreckt, gibt hier eine ähnliche Einrichtung wie bei Rhynchobatus zu erkennen, wo das die Praefrontallücke füllende Gewebe sich sogar in einen auf die ganze Länge des Rostrums ausgedehnten Hohlraum fortsetzt (vergleiche Taf. VI, Fig. 3).

Am hinteren Abschnitte ist der mediane Hyalinknorpel ebenso breit als hoch, nach vorn zu verschmälert er sich allmählich, indem die lateral verlaufenden Canäle medial sich einander nähern (vergl. Taf. IX, Figg. 7, 8).

Von dem aus der Praefrontallücke her sich verlängernden medianen Canale müssen die seitlichen Canäle unterschieden werden, welche den grössten Theil des Rostrums einnehmen. Ein medialer weiterer Canal (Taf. IX, Figg. 7 u. 8 *m*) bildet eine Fortsetzung des Praeorbitalcanals. Eine von der Orbita aus eingeführte Borste dringt in ihn mit Leichtigkeit vor. Der äussere oder laterale

*) Williamson, Philosoph. Transactions, 1851, Part. II, Seite 678. — Kölliker, Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift, I, 1860, S. 144.

Canal (*l*) ist bedeutend kleiner. An dem zahntragenden Theile der Säge sind die Basen der Zähne (*d*) gegen die äussere Wand des Canales gerichtet. Dieser laterale Canal beginnt erst an der Wurzel des Rostrums mit einer an der Kante desselben gelegenen Spalte, welche nur vom Integumente bedeckt wird.

Beide Canäle besitzen in ihrer knorpeligen Wand ein Pflaster von verkalkten Platten, welche ganz ebenso wie die oberflächlichen Platten des Rostrumknorpels beschaffen sind. Oben und unten stösst diese Schicht mit dem oberflächlichen Pflaster zusammen, und ebenso treffen sich auch die einander entsprechenden Wände der jederseitigen Canäle, so dass zwischen diesen verkalkten Schichten nur kleine Reste hyalinen Knorpels übrig bleiben (vergl. Taf. IX, Figg. 7, 8). Der Verkalkung ihrer Wände verdanken beide Canalpaare ihre Erhaltung an trockenen »Sägen«, an denen durch Schrumpfen der medianen Knorpelpartieen ein neuer Hohlraum entsteht*).

Das Rostrum von Pristis erscheint dem Geschilderten zufolge nicht bloss durch die bedeutendere Ausdehnung von den Rostralgebilden der Rochen verschieden, sondern auch, was viel belangreicher, durch seinen Bau. Während es noch durch den medianen aus der Praefrontallücke fortgesetzten Canal mit anderen Rochen übereinstimmt, ja durch die ziemlich entfernt von der Spitze stattfindende Endigung jenes medianen Canals sich sogar zwischen Rhynchobatus und Raja einordnen lässt, so prägt ihm der Besitz zweier lateraler Canalpaare eine bedeutende Eigenthümlichkeit auf, die es mit keinem der bis jetzt untersuchten Rochen theilt.

Von den eben aufgeführten Bildungen des Rostrums verschieden ergeben sich die Fortsätze der Torpedines. Bei Narcine**) ist der ethmoidale Abschnitt

---

*) In der Duméril'schen offenbar einem getrockneten Präparate entnommenen Beschreibung des Rostrums wird zwar nur von drei Canälen gesprochen, aber in der Abbildung sind deren fünf vorhanden (vergl. Op. cit. Pl. 9, Fig. 7). Der Mediancanal wird von einer festen Wand umgeben dargestellt, ob das geschrumpfter Knorpel ist oder eine verkalkte Schicht, kann ich nicht ersehen. Die Regelmässigkeit der Contour möchte für Letzteres sprechen, aber dann stimmt das Verhältniss nicht mit meinem Befunde, der dem Mediancanal nur oben und zwar nur auf einer bestimmten Strecke eine Wand von Kalkplatten, sonst aber unveränderten hyalinen Knorpel zuweist. Der Mediancanal ist in der citirten Abbildung fast allseitig von einer bedeutenden Lücke umgeben, welche dem medianen Knorpel entspricht. Sie hat im Querschnittsbilde genau dieselben Umrisse wie jener Knorpel auf meiner Fig. 7. Von den seitlichen Canälen wird der mediale wieder in entsprechendem Verhalten getroffen und auch als Canal gedeutet, der laterale dagegen scheint für eine blosse, durch das Eintrocknen entstandene Lücke gehalten worden zu sein.

**) J. Henle, Ueber Narcine, eine neue Gattung elektrischer Rochen, Berlin 1834. — Auf der von Rosenthal (Ichthyotomische Tafeln) gegebenen Abbildung von T. marmorata fehlt das Rostrum ganz.

des Craniums zwischen den Nasenkapseln bedeutend nach vorn zu verlängert und trägt die ansehnliche Praefrontallücke, der vordere seitliche Theil läuft in zwei medial gerichtete Spitzen aus. Der breite Boden dieses Rostrums geht in die Basis cranii über, die Seitenwand ist vor und etwas über der Nasenkapsel durchbrochen. Man könnte so das Knorpelrostrum der Narcinen mit jenem der Nictitantes in Verbindung bringen, denn es bestehen auch bei den ersteren drei Knorpelschenkel, zwei paarige, von den Ecken des breiten Rostrums beginnend und gegen das Dach des Craniums emporsteigend, und ein unpaarer, medianer, unterer, der bei Narcine als eine breite Knorpelplatte erscheint. Durch die letztere wird anscheinend die bedeutendste Eigenthümlichkeit vorgestellt, aber auch in der Verbreiterung der Enden spricht sich ein anderes Verhältniss aus, worin man jedoch eine Uebereinstimmung mit Sphyrna sehen könnte. Wenn die Bildung des Rostrums von Narcine durch das Vorkommen von drei Knorpelschenkeln mit dem Rostrum der Nictitantes verglichen werden konnte, so ist eine andere Frage, ob es von dem gleichen primitiven Verhalten ableitbar ist, d. h. ob die seitliche Lücke, durch welche die Zerlegung in drei Schenkel auftritt, von dem bei Heptanchus, Acanthias und Scymnus bestehenden Knorpelcanal herstammt. Dafür vermag ich keinen überzeugenden Grund anzuführen; ich halte daher die laterale Fensterung des Rostrums von Narcine für eine mit der Ausdehnung des Rostrums gewonnene selbständige Bildung, und zwar um so mehr, als bei der Gattung Torpedo nichts Derartiges vorkommt. Damit verliert die Vergleichung mit den dreischenkeligen Rostris ihren Boden, und die Aehnlichkeit von beiderlei Befunden kann nicht als Homologie gedeutet werden.

Bei Torpedo tritt das Rostrum gegen das von Narcine bedeutend zurück. Es wird durch zwei Fortsätze vorgestellt, welche die kleine Praefrontallücke umfassen. Sie begränzen dieselbe von der Seite her und lassen sie, ohne sich vor ihr zu vereinigen, auch nach unten sich öffnen, indem sie gegen die Schädelbasis zu noch etwas aus einander weichen. Die mediane Verbindung beider Fortsätze geschieht durch straffes Bindegewebe, welches auch über die Lücke hinwegzieht. Die beiden Rostralfortsätze sollen nach Henle bei Torp. marmorata zugespitzt enden (s. dessen Abbildung), was ich nach Untersuchung eines Exemplars aus dem Mittelmeer und eines canarischen Exemplares für irrig halten muss. Vielmehr fand ich das folgende Verhalten: Jeder der in eine aponeurotische Membran eingeschlossenen Fortsätze läuft in eine Knorpelplatte aus, welche mit mehrfachen Längsspalten durchsetzt ist und mit verschieden tief eingeschnittenen Fortsätzen endigt (Taf. XIII, Fig. 3 *R*). Diese treten zum Vorderrande der Körperscheibe und begränzen dieselbe mit ähnlichen, vom Vorderrande des Schädelflossen-Knorpels ausgehenden Fortsätzen, welche für ein mit dem

Vorderrand der Körperscheibe parallel gegen die Brustflossen verlaufendes Bündel Gallertröhren eine Unterlage abgeben. Torpedo ocellata besitzt dieselbe Form des Rostrums.

Ist das Rostrum der elektrischen Rochen auch durch manche Eigenthümlichkeiten von dem der anderen unterschieden, so sind doch die Verhältnisse allgemeiner Verwandtschaft nicht zu verkennen, und diese treten uns noch näher, sobald wir die Haie mit in Vergleichung ziehen. Nachdem ich vorhin schon bei der Besprechung von Narcine die Vergleichung mit den dreischenkeligen Rostralgebilden als nicht zutreffend ausschloss, werden andere Haie mit entwickeltem Rostrum geprüft werden dürfen. Das sind von den untersuchten Formen die Dornhaie und Scymnus. Bei diesen setzt sich erstlich die Praefrontallücke auf das Rostrum fort und zweitens bietet das letztere bei manchen eine laterale Entfaltung dar, aus der mit dem Auftreten einer medianen Trennung die Befunde der elektrischen Rochen ohne Zwang ableitbar sind. Würde die mediane Furche, welche das Rostrum von Scymnus oder Spinax bietet (Taf. VII, Figg. 3, 6), sich tiefer gestalten und weiterhin eine Bildung von zwei Rostralspitzen hervorrufen, so wäre damit eine ganz unmittelbare Verbindung mit den Rostris der elektrischen Rochen ausgesprochen. Wenn nun auch eine vollständige Theilung nicht besteht, so ist doch ein erster Schritt dazu in dem Bestehen jener medianen Furche angedeutet, der um so mehr genügt, als die sonstige Verschiedenheit der Cranien eine bedeutendere Nähe der Verwandtschaft ausschliesst.

Grössere Schwierigkeit bietet die Beurtheilung der Rostralverhältnisse bei den Trygonen und den Myliobatiden. Das Fehlen eines in der Weise wie bei anderen Rochen ausgebildeten Rostrums kann zu der Meinung führen, dass die Cranien eher an jene der rostrumlosen Haie anschlössen, wie an Squatina, Cestracion, Hexanchus. Diese Ansicht könnte sich näher begründen lassen, wenn auch im Uebrigen die Cranien übereinstimmende oder ähnliche Verhältnisse mit jenen darböten, was nach allem bisher Ermittelten entschieden in Abrede zu stellen ist Es wird also ein anderer Weg einzuschlagen, vor Allem jedoch die Thatsache des Mangels eines Rostrums zu prüfen sein. In dieser Beziehung finde ich bei Trygon tuberculata ein sehr bemerkenswerthes Verhältniss. Ein knorpeliges Rostrum fehlt zwar, allein zwischen den beiderseitigen Basalstücken (Taf. XI, Fig. 4 *Bp'*) des weit über den Kopf hinaus verlängerten Propterygiums der Brustflosse liegt ein derber Faserstrang (*R*), der sich von dem ihn umlagernden lockeren Bindegewebe um so leichter isoliren lässt, je weiter man ihn nach hinten zum Cranium verfolgt. An letzterem verbindet er sich an derselben Stelle, wo das Rostrum der Rajae ausgeht, oder wo wir den medianen Schenkel

des Rostrums der Nictitantes unter den Haien mit dem Schädel verbunden sehen. Der Zusammenhang mit dem Cranium ist ein unmittelbarer, und während benachbartes Fasergewebe leicht vom Cranium abpräparirt werden kann, so dass letzteres ringsum mit glatter Fläche vortritt, geht jener mediane Faserstrang in den Knorpel des Craniums über. Sieht man von dem Gewebe ab, so kann kein Zweifel sein, dass jener Strang ein Rostrum vorstellt, und diese Auffassung behält auch mit Rücksicht auf das Gewebe ihre Geltung, wenn man die Umwandlung von hyalinem Knorpel in Faserknorpel und Bindegewebe zulässt. Trygon pastinaca hat einen ähnlichen, jedoch viel unansehnlicheren Faserstreif (Taf. XIII, Fig. 2 *R*) als medianen Fortsatz des Craniums zwischen den Brustflossen, doch würde man denselben ohne die Kenntniss des Befundes von Trygon tuberculata kaum auf ein Rostrum beziehen. Letztere Art verknüpft also einen noch weiter rückgebildeten Zustand des Rostrums mit der deutlicheren Form.

Für das Verständniss der Rückbildung des Rostrums bei Trygon, namentlich mit Bezug auf die gewebliche Veränderung, gibt das Verhalten der Brustflossen, sowie der Nasenkapseln Aufschluss. Die Ausdehnung der Brustflossen vor dem Cranium, wo sie von jeder Seite her ganz nahe an einander treten, wird die Rostralbildung beschränken müssen, so dass die Rückbildung des Rostrums in dem Maasse eintritt, als jener Vorgang Platz greift. Vor das Cranium tritt ein neuer Theil, ein Abschnitt einer Gliedmasse, der das Rostrum unter veränderte Bedingungen bringt. Da nämlich der praecraniale Theil der Brustflosse in allen seinen Stücken beweglich ist und sogar am Basalknorpel Gliederungen aufweist, so wird das zwischengelagerte Rostrum, dem bei der Schmalheit des Internasalraumes nur eine geringe Dicke zukommen kann, sich jener Beweglichkeit anpassen und daraus seine Umwandlung aus einem starren Fortsatze in ein an den Actionen der praecranialen Flossentheile theilnehmendes Gebilde erklären lassen.

An Trygon reiht sich Myliobatis an, dessen Brustflossen durch die selbständigere Ausbildung ihres praecranialen Theiles zu einer »Kopfflosse« eine neue Differenzirung eingingen, welcher der gänzliche Schwund des Rostrums entspricht. Wenn das Rostrum nur zwischen dem praecranialen Theile der Brustflossen gesucht werden kann, wo bei Myliobatis Nichts davon zu erkennen ist, so kann ein kleines internasal gelagertes, von J. Müller bei Rhinoptera und Myliobatis beschriebenes Knorpelchen nicht hieher bezogen werden. Es liegt »in der Mitte der gemeinsamen Nasenklappe bei Rhinoptera eingeschoben, bei Myliobatis durch Band befestigt«. Ich finde es gleichfalls bei Myliobatis, aber nicht in der bestimmten Form, in der es Müller abbildete.

Durch den Nachweis von rostralen Rudimenten bei Trygon und die

Erklärung der bei Myliobatis vollständigsten Rückbildung des Rostrums aus einer Anpassung an die durch die Brustflosse veränderten Beziehungen des Craniums, sind wir im Stande, auch diese Abtheilung der Rochen mit den anderen in Zusammenhang zu bringen und damit für alle Rochen das Rostrum als eine gemeinsame Bildung zu erkennen.

Was die Praefrontallücke der Rochen betrifft, so bietet dieselbe in Lage und Ausdehnung eine grössere Mannichfaltigkeit als bei den Haien. Raja besitzt sie an der Wurzel des Rostrums (Taf. XIII, Fig. 1 *D*). Bei Rhynchobatus ist sie auf zwei Abschnitte getheilt (Taf. IX, Fig. 2 *D*, *D'*), davon der vordere grössere ganz auf dem Rostrum liegt, indess der hintere kleinere in der Parietalregion sich findet. Torpedo besitzt die einfache Lücke zwischen den Nasenkapseln nach unten ausgedehnt und von den beiden Fortsätzen des Rostrums umfasst (Taf. XIII, Fig. 3 *D*; Taf. XX, Fig. 1 *D'*) und bei Trygon ist die bedeutende, vorn stark verbreiterte Oeffnung (Taf. XIII, Fig. 2 *D*) über den grössten Theil des Schädeldaches ausgedehnt, in welcher Form sie bei Myliobatis noch weiter gebildet ist.

Bezüglich der Nasenkapseln und der Stellung ihrer Längsaxe gilt das oben für Rhynchobatus Bemerkte auch für Raja, Pristis und Torpedo, während bei Trygon und Myliobatis die Längsaxe der Kapseln eine quere Stellung aufweist. Auch diese Verschiedenheit ist erklärbar. Bei Rhynchobatus und Raja bildet jede Nasenkapsel einen schräg von vorn nach hinten gerichteten Strebepfeiler für den die Brustflosse aufnehmenden Schädelflossenknorpel und besitzt in jener Richtung die günstigste Stellung für die genannte Function. Aehnlich verhält sich Pristis. Bei Torpedo ist dieselbe Bedeutung der Nasenkapseln in Bezug auf den Schädelflossenknorpel ersichtlich und bei Trygon und Myliobatis ist durch die oben erwähnte Beziehung der Brustflosse zum Cranium die Function der Nasenkapsel als eines Strebepfeilers zurückgetreten, und dem entsprechend die einfache Querstellung ausgeprägt.

Mit dem ethmoidalen Abschnitte des Craniums stehen noch zwei Skelettheile in Verbindung, welche eine verschieden abgestufte Selbständigkeit besitzen und damit als Differenzirungen der Ethmoidal-Region sich ansehen lassen. Ich füge daher die Untersuchung dieser Theile hier bei. Es sind die Nasenflügel-Knorpel und die Schädelflossen-Knorpel.

Nasenflügel-Knorpel.

Unter diesem Namen bezeichnet J. Müller*) einen bei Rochen und Haifischen in der Nasenklappe vorkommenden Knorpel, von dem er Folgendes

*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I, S. 171.

anführt. »Bei den meisten verwächst er mit dem Rande der Nasenkapsel an mehreren Stellen, bei anderen dagegen, selbst bei einigen Haifischen, wie bei denen der Gattung Scyllium, stellt er sich als ein besonderer Knorpel dar.«

Dieser Knorpel bildet stets die Umgränzung des Einganges in die Nasengrube. Obgleich er bei den Haien mannichfache Modificationen aufweist, ist er doch gleichartiger als bei den Rochen gestaltet, deren Nasenflügel-Knorpel von jenen der Haie abzuleiten sind, wie ich darzulegen versuchen werde. Das Verhalten dieses Knorpels will ich von Cestracion genauer beschreiben und daran die Abweichungen anderer Haie anknüpfen. Man kann an dem Knorpel zunächst ein bogenförmiges Hauptstück unterscheiden, als den Theil, welcher den Naseneingang (Taf. XVI, Fig. 2) von oben und aussen umfasst. Es bildet eine fast drehrunde Knorpelspange, die bei anderen verbreitert ist (bei Hexanchus, noch mehr verbreitert und fast ein cylindrisches Rohr bildend bei Heptanchus) oder auch mit drei Kanten ausgestattet erscheint (Acanthias u. a. m.). Dieses Bogenstück verdickt sich in medialer Richtung und sendet einen starken Fortsatz (α) zur medialen Umschliessung der äusseren Nasenöffnung nach abwärts. Sehr schwach ist diese Zacke bei Hexanchus (Taf. XVI, Fig. 3). Ich will sie als vorderen Fortsatz des Bogenknorpels bezeichnen, da sie zu einem anderen Fortsatz stets eine vordere Lagerung einnimmt. Medial ist der Bogenknorpel mit dem Cranium in unmittelbarem Zusammenhang. Nach dieser Verbindung verläuft er wieder nach aussen und hinten, umzieht gleichfalls einen Theil der äusseren Nasenöffnung, geht aber dabei in eine breite Knorpelplatte über, die von der Unterfläche des Craniums durch eine mit einer straffen Bindegewebs-Membran ausgefüllte Lücke (Fig. 2 *l*) getrennt ist. Die Knorpelplatte verbindet sich lateral mit der Knorpelwand der Nasenkapsel, nach vorn zu hängt sie mit dem unteren Schenkel des Bogenknorpels zusammen. Der letztere Theil wird seitlich von der Nasenkapsel durch eine schmalere Lücke geschieden und sendet einen gegen den vorderen Fortsatz sich medial anlagernden Fortsatz (β), der als ein schlankes Knorpelstäbchen mit jenem die äussere Nasenöffnung in zwei Abschnitte scheidet, einen lateralen kleineren (a) und einen medialen grösseren (b). Die Nasengrube am Cranium wird unten von hinten her durch eine Bindegewebshaut verengert, welche vom Integument überkleidet wird. Dieses überzieht auch die beiden gegen einander gerichteten Fortsätze, ohne sie zu verbinden, so dass also die mediale Nasenöffung mit der lateralen durch eine zwischen beiden Fortsätzen hindurch gehende schmale Spalte communicirt.

Der Nasenflügel-Knorpel ist somit ein ringförmiges Gebilde, welches an zwei Stellen mit dem Ethmoidalknorpel des Craniums verbunden ist und an den dazwischen liegenden Strecken durch verschieden weite Lücken von der

Nasenkapsel getrennt wird. Die Lücken zwischen dem Ringknorpel und der Nasenkapsel besitzen eine verschiedene Ausdehnung; im Vergleiche mit Cestracion sind sie bei Acanthias und Heptanchus nur unansehnlich. In manchen Fällen ist ihre Ausdehnung sehr schwer bestimmbar, da die knorpelige Nasenkapsel sie mit ausnehmend verdünnter Lamelle begränzt.

Der Zusammenhang des knorpeligen Ringes mit dem Cranium lässt in demselben ein vom Cranium selbst ausgehendes Gebilde erkennen. Ich kann keinen Grund finden, der den Ring als ein ursprünglich discretes Skeletstück ansehen und den Zusammenhang mit dem Cranium, resp. mit der Nasenkapsel, als eine secundäre Erscheinung betrachten liesse*). Die Lücken sind als durch gewebliche Veränderung entstanden anzusehen, indem der Knorpel an Dicke allmählich abnahm und Bindegewebe an seine Stelle trat.

Die Ringform des Knorpels erleidet eine Modification durch die gegen die Nasenöffnung einragenden Fortsätze. Indem diese Fortsätze sich berühren, wird die Oeffnung ähnlich einer ∞ gestaltet. Es hat sonach den Anschein, als ob zwei Oeffnungen in die Nasengrube führten. Diese Sonderung des Naseneinganges in zwei durch sich gegenseitig berührende Randvorsprünge geschiedene Oeffnungen steht wahrscheinlich mit dem Ein- und Austritte des Wassers in Zusammenhang, welches durch die eine Oeffnung einströmt, durch die andere dagegen den Ausgang nimmt. Die Beobachtung am lebenden Thiere wird entscheiden können, wie sich diese Beziehungen zu beiden Oeffnungen verhalten. Die laterale, meist etwas weiter vorn stehende Oeffnung besitzt den Integumentüberzug dicht am Knorpel befestigt, während an der medialen Oeffnung durch eine vom vorderen Fortsatze des Ringknorpels ausgehende Hautfalte ein »Deckel« oder eine Klappe gebildet wird. Dieser verbirgt die mediale Oeffnung, zu der eine vorn von dem »Deckel« überragte Spalte führt. Jener vordere Fortsatz gewinnt bei vielen Haien eine bedeutendere Ausdehnung, und der Knorpelring selbst zeigt wieder mannichfache Modificationen. Indem er vom Rande der Nasenkapsel her in die Nasengrube sich trichterförmig hinein erstreckt, umgränzt er einen besonderen Raum, eine Art Vorhof der Nasenhöhle. In letztere führt erst vom Grunde des Vorhofs eine Oeffnung. Als Beispiel hiefür mag Mustelus gelten (Taf. XVII, Fig. 6), wo der sonst einfache vordere Fortsatz des Knorpels nicht bloss in die Tiefe der Nasenhöhle sich erstreckt (*a'*), sondern auch in eine breitere Klappe (*a*) sich nach aussen verlängert. Bei Pristiurus ist die Basis dieses

*) Die Vergleichung dieses Ringes mit den Knorpelringen des Nasenrohrs der Myxinen liegt scheinbar sehr nahe, aber an eine Ableitung des ersteren von den letzteren kann schon bei der tiefen Verschiedenheit der amphirrhinen und monorrhinen Form nicht gut gedacht werden. Jedenfalls wäre eine derartige Vergleichung übereilt.

Fortsatzes nach der Quere verbreitert und der Fortsatz bildet eine Platte, welche in eine breite, den medialen Theil der Nasenöffnung deckende Hautfalte ragt (Taf. XVI, Fig. 6 *a*). Der mediale Abschnitt des Knorpelringes ist dabei unvollständig, indem er nur durch Bindegewebe repräsentirt wird.

Noch mehr ist dieses Verhältniss bei Scyllium entwickelt; die aus dem vorderen Fortsatze des Knorpelringes entstandene Knorpelplatte läuft in einen oder auch in zwei Zacken aus (Fig. 5 *a*). Sie stützt die Nasenklappe, die von dem unansehnlichen Deckel bei Pristiurus (*Nk*) sich ableiten lässt und durch diese Form zu einem noch kleineren, bei anderen Haien bestehenden Hautanhange führt. Die Nasenklappe der Scyllien*) ist somit als die Weiterbildung einer Einrichtung zu betrachten, welche an anderen Haien nur in geringer Ausbildung vorkommt, sowie der breite Stützknorpel jener Klappe in dem allen Haien zukommenden vorderen Fortsatze des Nasenringknorpels angelegt ist.

Mit der Ausbildung des in einen beweglichen Theil sich erstreckenden Klappenknorpels bleibt die Verbindung des gesammten Nasenringknorpels mit dem Cranium nur medial bestehen. Der den hinteren Fortsatz aussendende Abschnitt des Ringes hat den unmittelbaren Zusammenhang mit der Nasenkapsel verloren. Der Ring ist nach hinten und in medialer Richtung offen, somit zu einem Halbringe geworden, dessen vorderer Abschnitt eben die Knorpelplatte in die Nasenklappe abgehen lässt.

Diese Veränderungen sind bei den Rochen festgehalten und in weitere Umbildungen übergeführt. Bei Raja ist der knorpelige Halbring mit der Nasenkapsel enger verbunden, so dass nur seine Fortsätze vom Rande der Nasenkapsel differenzirt sind. Medial scheint eine völlige Verschmelzung mit der letzteren zu bestehen. Die beiden Fortsätze begränzen wieder den lateralen, frei nach aussen sehenden Abschnitt der Nasenöffnung. Der vordere Fortsatz (Taf. XVI, Fig. 7 *a*) ist bei Raja (R. vomer) an der Basis breit und läuft zugespitzt aus; der hintere Fortsatz ragt wenig in die Nasengrube ein, erreicht aber nicht den vorderen. Bei einer anderen Raja (Taf. XVII, Fig. 1 *a*) besitzt der vordere Fortsatz eine schmale Basis, um sich nach hinten zu bedeutend zu verbreitern und in zwei, je nach einer Seite gerichtete Zipfel auszulaufen. Der laterale Zipfel ist von beträchtlicher Länge. Er entspricht der einzigen Zacke, welche der Fortsatz bei R. vomer besitzt. Stellt man sich das freie Ende des Fortsatzes bei R. vomer lang ausgezogen und bedeutender lateral gerichtet vor, so geht daraus die Form hervor, welche die andere Raja besitzt, wobei noch die Ablösung

*) Ueber die verschiedenen Formen der Nasenklappen bei den Scyllien s. Müller und Henle, Systemat. Beschreibung der Plagiostomen, Taf. I, II, III und VII.

eines Theiles des Knorpels von seinem Ansatze an die Nasenkapsel in Betracht kommt (Figur 1 β). Auch der hintere Fortsatz ist bedeutend entwickelt und krümmt sich spiralig gegen die Nasengrube. Er hat seine Lage verändert, indem er aus der lateralen bei R. vomer in eine vordere überging, so dass er einem vorderen Fortsatze nicht mehr, wie bei den Haien, gegenüber steht. Bei beiden Rajae ist also nur ein verschiedener Grad der Ausbildung der beiden Fortsätze vorhanden, die im Wesentlichen übereinstimmen. Diess ergibt sich auch in dem Verhalten zur Nasenklappe, in welche der vordere Fortsatz eintritt. Er stützt dabei aber nur den vorderen seitlichen Theil der Klappe, jenen, der über die Nasengrube hinweg tritt, indess der hintere bis zum vorderen Mundrand reichende Theil der Klappe zwei andere Knorpel in sich aufgenommen hat, die keinen unmittelbaren Zusammenhang mit dem Nasenflügel-Knorpel besitzen.

Grössere Selbständigkeit kommt dem Nasenflügel-Knorpel bei Trygon zu, doch bestehen hier bei den Arten manche Verschiedenheiten, wie ich aus der Vergleichung von Tr. pastinaca mit Tr. tuberculata nachweisen kann. Bei Trygon pastinaca (Taf. XIV, Fig. 3) umzieht der Nasenflügel-Knorpel den vorderen Rand der Nasenkapsel und stimmt in der Rückbildung seines bei den Haien auch den Hinterrand umgränzenden Abschnittes mit Raja überein. Der hintere bei Raja in eine laterale, ja sogar vordere Stellung gerückte Fortsatz ist nur angedeutet, dagegen ist der vordere (α) in eine breite, terminal verdünnte Knorpellamelle umgewandelt, die in fünf bis sechs Zacken ausläuft. Sie stützt den grössten Theil der Nasenklappe. Medial schliesst sich noch ein gekrümmtes Knorpelstäbchen (γ) an sie an, welches gleichfalls noch die Nasengrube umrandet und wohl eine Abgliederung des vorderen Knorpels vorstellt. In Anpassung an die minder nach der Quere gedehnte Nasengrube zeigt Tr. tuberculata andere Verhältnisse der Nasenflügel-Knorpel. Der vordere Fortsatz bildet eine dreieckige, schräg dem Nasenkapselrande angefügte Platte (Taf. XI, Fig. 4 α) mit terminalen Zacken. Die Platte articulirt lateral mit einem kleineren dreieckigen Knorpel (β), der den vorderen seitlichen Rand der Nasengrube einnimmt und sich mit seinem medialen Rande unter die Platte schiebt. Er entspricht dem bei Tr. pastinaca continuirlich mit der Platte verbundenen cylindrischen Knorpelstreif. Die Verbindung beider Stücke ist derart, dass eine Bewegung des lateralen Knorpelstückes auch auf die mediale Platte einwirkt, dieselbe hebt oder senkt*). Den hinteren bei Tr. pastinaca vermissten Fortsatz des Nasenflügel-

*) An das hintere zugespitzte Ende des Knorpels tritt die sehr lange Sehne eines, wie es mir schien, vom Basale des Propterygiums der Brustflosse kommenden Muskels.

Knorpels finde ich bei Tr. tuberculata durch eine ganz dünne Knorpellamelle vorgestellt, welche in eine entsprechend gelagerte Hautduplicatur eingebettet ist, jedoch des Zusammenhanges mit dem lateralen Knorpel entbehrt. Da der bei Tr. pastinaca bestehende mediale Knorpelstab fehlt, so ergibt sich die Sonderung des Nasenflügel-Knorpels in beiden Arten von Trygon als eine ziemlich verschiedene, und nur die Ausbildung des vorderen Fortsatzes in eine ausgezackte Platte (*a*) bildet ein gemeinsames Moment, welches zugleich die Anknüpfung an andere Rochen, sowie an die Haie vermittelt.

Diese Form des Nasenflügel-Knorpels ist auch bei den Myliobatiden vorhanden, die in dem Besitze eines medial gekrümmten hinteren Fortsatzes an Tr. tuberculata und die Rajae sich anschliessen, den vorderen Fortsatz dagegen als eine breite terminal ausgezackte Platte aufweisen. So verhält sich Myliobatis und Rhinoptera, bei denen diese Knorpel von J. Müller sorgfältig beschrieben sind (vergl. auch dessen bildliche Darstellungen in: Myxinoiden, I, Taf. IX, Figg. 12 u. 13 *u*). Im Vergleiche mit Tr. pastinaca findet sich in der Divergenz der beiderseitigen aus dem vorderen Fortsatze entstandenen Platten eine Verschiedenheit, welche wie bei Tr. tuberculata der Zwischenlagerung eines neuen des Zusammenhanges mit der Nasenkapsel entbehrenden Gebildes entspricht. Obwohl J. Müller auch dieses Knorpelstück (s. die citirten Abbildungen *uu*) als Nasenflügel-Knorpel und zwar als »inneren« bezeichnet, so ist diese Zugehörigkeit zur Nasenkapsel doch mit Bestimmtheit in Abrede zu stellen, wie unten in dem von den Lippenknorpeln handelnden Abschnitte nachgewiesen werden wird.

Aus der vorgeführten Vergleichung der Nasenflügel-Knorpel der Selachier ist eine Differenzirungsreihe ersichtlich, welche aus anfänglich einfachen und zugleich eng mit dem Cranium verbundenen Theilen zu complicirteren und dabei gegen das Cranium sich selbständig verhaltenden Bildungen führt. Ein Knorpelring hat sich vom Cranium gesondert, und während er aufhört geschlossen zu bleiben, bildet sich ein von ihm ausgehender Fortsatz in eine Platte um, die dem beweglichen Nasenvorhang eine Stütze abgibt, sowie andere Theile des Ringes wiederum in besondere Stützorgane des Einganges der Nasengrube sich umbilden. In der Mannichfaltigkeit dieser Vorrichtungen sind jedoch immer bestimmte Beziehungen zum Schutze der Nasengrube, sowie zur Regulirung des dieselbe durchziehenden Wasserstromes erkennbar.

Schädelflossen-Knorpel.

Diese gleichfalls von J. Müller genauer Untersuchung unterzogenen, aber schon von Cuvier und von Meckel gekannten Knorpel werden allgemein als

nur den Rochen zukommende Skelettheile betrachtet. Durch ihr Fehlen bei den Haien musste die Feststellung ihrer Bedeutung erschwert werden. Es ist daher begreiflich, wenn J. Müller*) sie nur für Das nahm, was sie bei den Rochen vorstellten, als »eine blosse Copula der Wurzel der Brustflosse und des Schädels bei den Rochen, oder des Schädels und der gemeinschaftlichen Wurzel der Brust- und Kopfflosse bei den kopfgeflügelten Rochen Cephaloptera, Myliobatis, Rhinoptera«, und nicht glaubt, »dass diese Knorpel etwas Aehnliches bei anderen Knorpelfischen haben«. Sie haben aber dennoch etwas Aehnliches bei anderen Selachiern, denn die Notidaniden besitzen ein paar Knorpel, die nur auf die Schädelflossen-Knorpel der Rochen beziehbar sind.

Bezüglich dieser Gebilde finde ich Folgendes: bei Hexanchus geht der Praeorbitalrand der Ethmoidal-Region in geringer Sonderung von oben und von der Seite nach abwärts und läuft in einen massiven Knorpelfortsatz aus, der nach hinten und auswärts gerichtet ist (Taf. I, Fig. 2; Taf. IV, Fig. 2; Taf. X. Fig. 1 *M*). Die Basis dieses Fortsatzes hängt nur lateral mit dem Rande des Ethmoidalknorpels zusammen, medial tritt sie an die Basis des ethmoidalen Abschnittes über, dicht hinter der nasalen Incisur. Dieser Fortsatz ist etwas uneben, terminal wenig dünner und vor dem Ende mit einer durch ein Ligament überbrückten Incisur versehen. Der Zusammenhang mit dem Cranium zeigt in ihm einen unmittelbaren Fortsatz des letzteren. Derselbe Fortsatz besteht in etwas geänderter Form bei Heptanchus. Der praeorbitale Ethmoidalrand läuft, viel stärker als bei Hexanchus vorspringend, in einen starken, abwärts gerichteten Fortsatz aus (Taf. I, Fig. 1; Taf. IV, Fig. 1; Taf. X, Fig. 2), von dem in einiger Entfernung von seiner grössten Vorragung ein schlankeres Knorpelstück (*M*) in derselben Richtung wie bei Hexanchus abgeht. Dasselbe lagert sich in die Haut der Oberlippe ein und kann somit leicht für einen Lippenknorpel gelten. Am Anfang mehr rundlich, erscheint es gegen sein Ende zu mehr abgeplattet und vor der Mitte seiner Länge mit einer Oeffnung durchbohrt. Die zweifellose Continuität dieses Knorpels mit dem Cranium verbietet in ihm einen anderen als zum Cranium gehörigen Theil zu erblicken. Dass es derselbe Knorpel wie bei Hexanchus ist, lehrt sowohl die Stelle, wo er vom Cranium entspringt, wie auch seine Richtung. Die Verschiedenheit beider besteht in der grösseren Sonderung des Knorpels bei Heptanchus, welche auch an der Befestigungsstelle sich ausspricht.

Somit drückt sich an dem Knorpel in beiden Notidaniden-Gattungen der Charakter der Gesammterscheinung der Cranien aus, die dicke und plump gestaltete

---

*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, II, S. 173.

Form des Fortsatzes kommt dem breiten und massiven Cranium von Hexanchus zu, die schlanke und zierliche dem schmalen und leichter geformten Cranium von Heptanchus.

Wenn die Einlagerung des Knorpels bei Heptanchus in die Haut der Oberlippe zur Deutung des Knorpels als Labialknorpel Anlass gibt, so wird diese Meinung durch das Fehlen von Labialknorpeln bei Heptanchus bestärkt werden. Dann wären die oberen Labialknorpel, mindestens ein Paar derselben, bei Heptanchus mit dem Cranium continuirlich verbunden, und es bliebe die Frage zu erörtern, ob die Labialknorpel der anderen Selachier von solchen mit dem Schädel zusammenhängenden Knorpeln, wie sie die Notidaniden besitzen, ableitbar wären, ob sie ursprünglich Fortsätze des Craniums vorstellten, die sich allmählich differenzirten, oder ob der die Notidaniden auszeichnende Zustand aus einer Verwachsung ursprünglich freier Labialknorpel hervorging. In diesem bei Heptanchus sich ergebenden Falle der scheinbaren Homologie des fraglichen Knorpels mit einem Labialknorpel würde die Homologie mit den Schädelflossen-Knorpeln nicht bestehen können, denn bereits Joh. Müller hat gezeigt, dass Schädelflossen-Knorpel und Labialknorpel ganz differente Bildungen sind, da beide zusammen bei Narcine vorkommen.

Bei Heptanchus, der keine anderen Knorpel in den Lippen besitzt, kann die Frage nicht gelöst werden. Aber Hexanchus entscheidet sie, denn er besitzt ausser jenem fraglichen nicht in der Lippe lagernden Knorpelfortsatz zwei distincte obere Lippenknorpel, die mit dem Schädelfortsatz keinerlei Verbindung wahrnehmen lassen. Da nun bei keinem Selachier mehr als zwei obere Lippenknorpel beobachtet sind, da ferner der fragliche Knorpelfortsatz bei Hexanchus keines der bekannten Verhältnisse eines Labialknorpels darbietet, so ergibt sich kein annehmbarer Grund für die Deutung des Fortsatzes als eines Labialknorpels. Wenn sich nun so erweisen lässt, dass der Fortsatz bei Hexanchus nicht als Labialknorpel gedeutet werden darf, so muss das auch für Heptanchus gelten, denn der Fortsatz desselben ist unzweifelhaft jenem von Hexanchus homolog.

Damit wäre die Annahme einer Homologie des Fortsatzes mit einem Lippenknorpel beseitigt, und die Lagerung des Knorpels bei Heptanchus kann als eine durch die Gestaltung des Oberkieferknorpels und seine Lage zur Ethmoidal-Region zu Stande gekommene Eigenthümlichkeit betrachtet werden. Ein den Lippenknorpeln fremdes Gebilde ist in die Beziehungen derselben eingetreten. Diese Beziehungen sind aber nicht ganz dieselben wie bei den ächten Lippenknorpeln; das geht einmal aus der vom Mundwinkel entfernteren, mehr medialen Lage und dann aus dem Zusammenhange des Fortsatzes mit dem Cranium hervor.

Es fragt sich nun, welche andere Deutung dem Fortsatze zukommen müsse. Den übrigen Haien fehlt er, auch Squatina besitzt ihn nicht. Dagegen ist die Ursprungsstelle des Fortsatzes nicht selten sehr ausgeprägt. So bei Centrophorus und Acanthias. Bei letzterem findet sie sich nicht nur in ganz übereinstimmender Weise mit Heptanchus, sondern sogar noch bedeutender entwickelt, so dass man den betreffenden Vorsprung (Taf. II, Fig. 3 *M''*) als das Rudiment des Fortsatzes ansehen könnte. Ist die bei den Notidaniden in einen Fortsatz verlängerte Stelle auch bei anderen Haien noch als Vorsprung bemerkbar, so wird darin eine grössere Verbreitung der Fortsatzbildung angedeutet sein, und diese Formen vermitteln so den Uebergang zu dem gänzlichen Fehlen der bezüglichen Protuberanz.

In einer anderen Weise verhalten sich die Rochen. Hier findet sich ein Knorpel in Articulation mit dem Ethmoidalabschnitte. Bei Trygon (Taf. III. Fig. 5; Taf. XI, Fig. 4; Taf. XIII, Fig. 2; Taf. XIV, Fig. 3 *M*) und Myliobatis ist dieser Knorpel kurz, gegen das Ende verbreitert und abgeflacht. Stärker ist er bei Pristis (Taf. XIV, Fig. 2 *M*), noch bedeutender bei Rhynchobatus (Taf. IX, Fig. 2; Taf. XIV, Fig. 1) und Raja (Taf. XIII, Fig. 1), am grössten bei den Torpedines. Dieser zur Verbindung des Craniums mit den Brustflossen dienende Knorpel unterscheidet sich in zwei Punkten von dem Knorpelfortsatze des Craniums der Notidaniden. Erstlich articulirt er stets mit dem Schädel in einem sehr ausgebildeten und in den einzelnen Abtheilungen mannichfaltig differenzirten Gelenke, er ist somit kein blosser Fortsatz des Craniums, sondern ein discreter Skelettheil. Zweitens ist die Verbindungsstelle des Knorpels anscheinend eine andere. Er ragt nicht hinter und unter der Nasenkapsel vor, wo der Fortsatz der Notidani entsprang, sondern ist in mehr lateraler Stellung der Nasenkapsel angefügt. Diese beiden Differenzpunkte können, so lange sie der genaueren Prüfung entbehren, zu einer Abweisung der Homologie zwischen Schädelflossen-Knorpel und dem Fortsatze der Notidaniden verwerthet werden. Ihre Prüfung wird uns aber zu einem anderen Ergebnisse führen.

Was zunächst die Verschiedenheit der Verbindungsstelle betrifft, so ist diese allerdings in Beziehung auf die allgemeine Lagerung zum Cranium vorhanden. Es ist aber zu bemerken, dass die Articulation der Schädelflossen-Knorpel der Rochen nicht bei allen dieselbe ist. Bei Rhynchobatus articuliren die Knorpel am hinteren Rande der Nasenkapseln. Bei Trygon und Myliobatis etwas mehr lateral, aber doch mit ausgesprochener hinterer Verbindung. Fast ebenso finden sich die Schädelflossen-Knorpel von Raja. Bei Narcine sind sie nach Henle an der oberen Fläche der Nasenkapseln an einem dort entspringenden kurzen Fortsatz eingelenkt. Bei Torpedo endlich ist die Articulation über

und vor die Nasenkapseln gelegt, wo sie wieder von einem starken Fortsatze getragen wird, den ich bei Torpedo marmorata besonders ausgebildet sehe. Die Verbindungsstelle wechselt also bedeutend, sie ist bald etwas hinter den Nasenkapseln, bald zur Seite, bald mehr vor denselben. Damit wird ein guter Theil der Verschiedenheit aufgehoben, welche bezüglich der Ursprungsstelle des Fortsatzes der Notidaniden und der Articulationsstelle der Schädelflossen-Knorpel der Rochen obzuwalten scheint. Die erstere Localität entspricht zwar noch nicht einer der letzteren Oertlichkeiten, auch nicht der am weitesten nach hinten gelegenen (bei Myliobatis), sie reiht sich jedoch denselben an. Aber auch diese Differenz wird vermindert durch die Erwägung der bei den Rochen aufgetretenen Veränderung in der Stellung der Nasenkapseln. Es ist schon oben bemerkt worden, dass bei den Haien die Ausdehnung der Nasenkapseln von vorn und medial nach hinten und lateral verläuft, oder sie sind rein in die Quere gerichtet. Die Längsaxen beider Nasenkapseln fallen darin zusammen. Bei den Rochen ist entweder Querstellung der Nasenkapseln vorhanden oder es besteht eine Divergenz nach vorn zu, welche oben (S. 97) aus den Beziehungen zur Brustflosse gedeutet wurden. Durch letzteres Verhalten werden am Hinterrande der Nasenkapsel gelagerte Gebilde an die Seite derselben gelangen müssen. Eine Betrachtung der auf Taf. XIV, in Fig. 1 von Rhynchobatus, in Fig. 2 von Pristis gegebenen Darstellung wird das genügend erläutern, und es wird daraus zu erkennen sein, dass die Verbindungsstelle des beweglichen Schädelflossen-Knorpels dem bei den Notidaniden in den Knorpelfortsatz ausgezogenen Theile der Ethmoidal-Region entspricht.

Für den zweiten Punkt, in welchem die continuirliche Verbindung des Fortsatzes mit dem Schädel der beweglichen Einlenkung des Schädelflossen-Knorpels gegenüber steht, werden die functionellen Beziehungen beider Theile in Betracht zu nehmen sein. Darin werden sich die Momente für die Erklärung des Ueberganges eines blossen Fortsatzes in einen selbständigen Skelettheil, das ist der Lösung des Fortsatzes aus seinem ursprünglichen Zusammenhange finden müssen.

Es ist bekannte Thatsache, dass die Brustflossen der Rochen in ihrer Beziehung zum Schädel ontogenetisch eine secundäre Bildung vorstellen, denn sie erscheinen in ihrem ersten Zustande jenen der Haie ganz gleich *). Erst allmählich entsteht bekanntlich ein Auswachsen der Flossen nach vorn zu, wobei der ursprünglich wie bei den Haien freie Kopf seitlich umwachsen wird.

---

*) In den von Wyman beschriebenen und abgebildeten frühen Stadien von Raja ist die Brustflossen-Anlage eine schwache Längsleiste, und ebenso finde ich sie bei Acanthias angelegt. Vergl. Taf. XXI, Figg. 1, 2 *P*.

Daraus ist zu schliessen, dass das die Rochen charakterisirende Verhalten der Brustflossen auch phylogenetisch aus einem den Haien ähnlichen Zustande sich hervorbildete. Wenn nun die Rochenform sich aus der Haiform entwickelt hat, so muss für den Schädelflossen-Knorpel der Rochen ein Zustand existirt haben, in welchem dieser Theil die Verbindung der Brustflosse mit dem Schädel noch nicht vermittelte. Für diesen für das spätere Verhalten indifferenten Zustand bestehen zwei Möglichkeiten. Entweder ist der Schädelflossen-Knorpel durch die Brustflosse an den Schädel gelangt, oder er befand sich schon vor dem Antritte der Brustflosse an den Kopf am Skelete des letzteren. Im ersteren Falle wird der Knorpel einen Theil der Brustflosse gebildet haben, im letzteren einen Theil des Kopfskeletes. An dem Brustflossen-Skelete keines Haies, auch bei Squatina nicht, existirt ein auf den Schädelflossen-Knorpel beziehbarer Theil, und bei den Rochen erweist sich der Schädelflossen-Knorpel schon durch seine Verbindung mit sehr verschiedenen Theilen der Brustflosse als ein dieser fremdes Gebilde. Den deutlichsten Beweis liefern die Torpedines, bei denen das vorderste Ende der Brustflosse nur durch ein oft sehr langes Band mit dem terminalen Ende des Schädelflossen-Knorpels verbunden ist.

Es bleibt also der genannte Knorpel wegen der Verschiedenheit seiner Beziehungen zur Brustflosse und bei der Constanz seiner Beziehungen zum Cranium nur als ein zum Kopfskelet gehöriger Theil zu betrachten. Denn eine dritte Möglichkeit, die ihn als eine gänzliche Neubildung gelten liesse, wird ausgeschlossen bleiben müssen, so lange für die Vergleichung mit bereits vorhandenen Bildungen Anhaltepunkte bestehen. Ich komme daher auf jenen Knorpelfortsatz der Notidaniden zurück. Denken wir uns die Brustflossen-Entwickelung der Rochenform an einem Selachier dessen Cranium jene fraglichen Fortsätze trägt, so wird die Flosse mit ihrem Vorwärtswachsen nothwendig die Stelle erreichen, wo sie mit dem Fortsatze in Verbindung tritt. Nach erfolgter Verbindung der Flosse mit dem Schädelfortsatze wird der letztere unter dem Einflusse der Flossenaction stehen, und daraus muss eine Aenderung der Art der Verbindung des Fortsatzes mit dem Schädel hervorgehen. Beachtet man den Umstand, dass der Fortsatz bei Heptanchus an seiner Basis etwas dünner ist, als entfernter davon, dass also hiemit für eine Abgliederung von der Ursprungsstelle eine Art von Vorbereitung gegeben ist, so ist es keine kühne Hypothese mehr, die erfolgende Abgliederung vom Cranium als das Ergebniss der Verbindung mit einem mächtige Bewegungen ausführenden Körpertheile, eben der Brustflosse, zu sehen. Die Abgliederung erscheint als eine Anpassung an die neue Beziehung, die erst bei den Rochen erlangt wird. Die Articulation mit dem Cranium ist eine nach der Abgliederung erfolgte Einrichtung, sowie die Abgliederung

nach der Verbindung mit dem Brustflossen-Skelete eintrat. Durch diese Beziehung zur Brustflosse wird die Homologie des Schädelfortsatzes der Notidaniden mit dem Schädelflossen-Knorpel der Rochen verständlich, weil aus der Verbindung mit der Brustflosse die Ablösung des Fortsatzes vom Cranium erklärt werden kann. Eine ähnliche Erscheinung ist auch an anderen Theilen des Skeletes erkennbar *).

Nachdem ich den Schädelflossen-Knorpel der Rochen als von einem schon in einer Abtheilung der Haie vorkommenden Fortsatze der Ethmoidal-Region des Craniums herstammende Bildung erklärt habe, wird auch nach der Bedeutung dieses Fortsatzes gefragt werden können. Sein Vorkommen in den beiden Gattungen der Notidaniden, wo er bei der einen deutliche Beziehungen zur Oberlippe besitzt, die er bei der anderen entbehrt, ferner die in einer Protuberanz bei Acanthias und Centrophorus bestehende Andeutung des Fortsatzes, endlich die allgemeine Verbreitung des aus dem Fortsatze hervorgegangenen Schädelflossen-Knorpels bei den Rochen, der als ein der gemeinsamen Stammform zukommendes Gebilde angesehen werden muss: alle diese Thatsachen lassen auf einen tiefer gelegenen Ursprung dieses Theiles schliessen. Da derselbe in seiner niedersten Form als Schädelfortsatz erscheint, wird er in dieser Beziehung

---

*) Von den zahlreichen Beispielen, die für die Sonderung von zusammenhängend angelegten Skelettheilen in discrete Gebilde vorkommen, seien hier einige hervorgehoben: Zuerst die Wirbelsäule, deren einzelne Abschnitte, die Wirbel, an ihren Körpern aus der Differenzirung eines continuirlichen Knorpels hervorgehen. Das Factum ist das gleiche, aber das die Sonderung bedingende Moment kann einer anderen Deutung unterliegen, indem die Gliederung der Wirbelsäule aus der Metamerenbildung ableitbar ist. Dadurch kann jeder Wirbel als etwas in der Vererbung sich selbständig Erhaltendes beurtheilt werden, wofür der Ausdruck in der Sonderung der im continuirlichen Knorpelrohre gegebenen Anlage sich wiederholt. Viel bestimmter erscheinen dagegen die unteren Bogenbildungen der Wirbelsäule (Rippen am Rumpftheile, untere Bogen am caudalen Abschnitte) als Belege für die Veränderlichkeit der Verbindungsweise nach den in äusseren Bedingungen gegebenen Anpassungen. Die von den Wirbeln ausgehenden unteren Bogen werden an dem einen veränderlichen Raum umschliessenden Abschnitte, der damit in seinen Wandungen Beweglichkeit empfängt, zu den beweglich mit der Wirbelsäule verbundenen Rippen, indess sie an dem caudalen Theile die unbeweglichen unteren Bogen bilden. Die Anpassung des letzteren Verhaltens geschieht an dem in seinen Contentis eine gewisse Stabilität zeigenden Caudalcanale, im Gegensatze zu der in Bezug auf das Volum veränderliche Organe einschliessenden Rumpfhöhle. Ueber dieses Verhältniss s. meine Grundzüge 2. Aufl., S. 617. Ueber die Homologie der Rippen und unteren Bogen specielle Nachweise in meinem Aufsatze »Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus etc.«, Jenaische Zeitschrift, Bd. III, S. 406. — Auch an den Radien des Gliedmassenskeletes sind Abgliederungen im Laufe der embryonalen Entwickelung bemerkbar, welches ererbte Verhalten gleichfalls nur durch den aus einer Anpassung an die Function erworbenen Zustand erklärbar ist.

in noch niederern Formzuständen des Craniums bestanden haben. Ein Urtheil über eine solche Schädelform entbehrt jedoch für jetzt noch der thatsächlichen Unterlage, da Anknüpfungen an das Kopfskelet der Cyclostomen, an welche zunächst gedacht werden kann, sich nicht sicher genug begründen lassen.

Das Bestehen des Fortsatzes bei den Notidaniden kann mit der niederen Stufe, welche letztere den übrigen Haien gegenüber einnehmen, in Verbindung stehend gedeutet werden. Das Fehlen jener Theile bei den übrigen Haien entspricht der höheren Differenzirung derselben. Der Fortsatz ist rückgebildet, nachdem er in der Organisation der Haie keine Verwendung fand. Damit harmonirt die in höher entwickelter Form sich äussernde Erhaltung des Fortsatzes als Schädelflossen-Knorpel bei den Rochen. Die Verwendung des Knorpels als Verbindungsglied der Brustflosse mit dem Schädel, im Vergleiche mit den Haien eine neue Function, erscheint als der das Fortbestehen wie die Weiterentwickelung des genannten Knorpels bedingende Factor. Jene neue Function bietet zugleich nach ihren verschiedenen Abstufungen den Anlass für mannichfaltige Umformungen.

Jene Fälle, in denen die Brustflosse mit der Basalreihe der Glieder des Propterygiums den Schädelflossen-Knorpel erreicht, werden den neuen Zustand in seiner niedersten Form vorstellen. Wir finden denselben bei Rhynchobatus und Pristis, der Knorpel dient weniger als Stütze der Flosse, denn als ein Verbindungsglied mit dem Cranium. Bei Raja ist die Flosse weiter über den Schädelflossen-Knorpel hinaus entwickelt. Das Ende des Propterygiums erstreckt sich bis nahe an die Verlängerung des Schädels in das Rostrum, und der genannte Knorpel ist hier Stütze des Flossen-Skeletes geworden.

Der Schädelflossen-Knorpel besitzt bei den erwähnten Gattungen eine ziemlich übereinstimmende Gestalt (vergl. die Figg. 1 u. 2 auf Taf. XIV; Fig. 1 auf Taf. XVII), mit stärkerem Basaltheile der Nasenkapsel, mit dünnerem, aber breiterem Ende der medialen Fläche des bezüglichen Flossen-Skeletes angefügt. Eine schwächere Ausbildung des Knorpels ist bei Trygon (Taf. III, Fig. 5) erfolgt. Hier legt sich der mediale Rand des Propterygiums nicht bloss an den Schädelflossen-Knorpel an, sondern tritt auch vor diesem an den Vorderrand des Craniums (Vorderfläche der Nasenkapseln), so dass die beiderseitigen Brustflossen sich vor dem Schädel median vereinigen. Dieses Verhältniss waltet auch bei Myliobatis und Rhinoptera ob. Es ist, wie zuerst J. Müller zeigte, von einer eigenthümlichen Differenzirung des Propterygiums begleitet, indem an der Basalreihe desselben die vorderen, vor dem Kopfe befindlichen Radien bedeutender entwickelt sind, als die unmittelbar darauf folgenden, während weiter nach hinten wieder eine allmähliche Zunahme der Radienlänge bis zur grössten Breite

der Flosse erfolgt. Dadurch kommt ein vorderster Abschnitt am Propterygium als Kopfflosse zum Vorschein, die bei Cephaloptera am selbständigsten erscheint. Bei allen diesen hat, wie bei Trygon, das Cranium einen Theil der Verrichtung des Schädelflossen-Knorpels übernommen, indem der vordere Flossentheil ihm unmittelbar angelagert ist, und daraus erklärt sich die im Vergleiche mit den Rajae und mit Rhynchobatus viel geringere Ausbildung des Schädelflossen-Knorpels.

Andere Verhältnisse bestehen bei den Torpedines. Der Schädelflossen-Knorpel verbindet sich nur durch ein Ligament mit dem Ende der Brustflosse und besitzt dabei eine bedeutende Ausbildung. Diese kann hier weniger von der Verbindung mit der Brustflosse abgeleitet werden, als von einer Beziehung zu dem vorderen Körperrande, welchen der genannte Knorpel stützen und abgränzen hilft. Es liegt also hier der Fall vor, dass die Erhaltung des Knorpels weniger von der Brustflosse, als von einer anderen Function abhängen muss. Dadurch wird die andere Annahme nicht ohne Weiteres beseitigt, denn es bestehen Gründe, das Verhalten der Brustflosse zum Schädelflossen-Knorpel bei den Torpedines aus dem bei den Rajae und bei Rhynchobatus gegebenen abzuleiten, und es in dieser Hinsicht als ein secundäres zu betrachten. Diese Gründe finden sich in dem geänderten Verhalten der Brustflosse zum Seitenrande des Kopfes und des Kiemengerüstes, von welchen Theilen die Brustflosse der Torpedines durch das elektrische Organ getrennt wird. Wenn letzteres Organ kein ursprünglich allen Rochen zukommendes vorstellt, also auch nicht bei der Stammform der Rochen sich schon fand, so werden die Torpedines eine erst von den anderen Rochen abgezweigte Gruppe vorstellen.

Dafür aber, dass die nicht elektrischen Rochen ursprünglich die gleichen elektrischen Organe wie die Torpedines besassen, findet sich keine Andeutung vor. Wir sehen also in dem Auftreten der von den Brustflossen umschlossenen elektrischen Organe eine die Torpedines vom Rochenstamme sondernde Erscheinung, und gelangen daraus zu der Folgerung, dass die bedeutende Ligamentverbindung zwischen der Brustflosse und dem Schädelflossen-Knorpel aus einer directeren Verbindung zwischen den beiden Skelettheilen hervorging. Die Entfernung des vorderen Endes des Propterygiums vom Schädelflossen-Knorpel erklärt sich dann aus dem durch das elektrische Organ bedingten Zurückweichen der gesammten Brustflosse, welche von der Seite des Kopfes und der Kiemensäcke abgedrängt ward.

Indem durch diese Entfernung der Brustflosse der Schädelflossen-Knorpel frei wird, ergänzt er die Lücke, welche zwischen Kopf und Flossenende erscheint, und gewinnt damit Beziehungen zum Vorderrande des Körpers. Bei Torpedo

oculata und marmorata ist er ein an der Basis sehr starker, vorn mit einer rinnenförmigen Vertiefung versehener Skelettheil, der bogenförmig nach aussen verläuft. Ich unterscheide an demselben den Körper und davon ausgehende Fortsatzbildungen, die in den beiden Arten ziemlich übereinstimmen, bisher jedoch übersehen worden sind*) (Taf. XIII, Fig. 3; Taf. XX, Fig. 1). Am vorderen Rande des Körpers entspringen breite, aber dünne Lamellen, die lateralwärts sich verschmälern. Sie verschmelzen mit nach vorn zu unter einander zu einer von Spalten durchsetzten Platte, welche, median am breitesten, sich nach der Spitze des Hauptstückes zu verschmälert. Der freie Rand läuft in schmale und sehr dünne Streifen aus. Die ganze einer gefensterten Membran ähnliche Bildung wird von einer derben aponeurotischen Schicht bekleidet, welche sie mit den ähnlich gestalteten Fortsätzen des Rostrums verbindet. Beiderlei Fortsatzgebilde treten so als ein Stützapparat des vordersten Randes der Körperscheibe auf, an welchem ein Gallertröhren-Bündel jener Stützlamelle aufgelagert seinen Verlauf nimmt**). Daraus erklärt sich zugleich die auf der Fläche des Schädelflossen-Knorpels durch Vorspringen des Hauptstückes bestehende Concavität, sowie auch ventral eine ähnliche Anpassung besteht.

Aus dem Befunde bei Torpedo lässt sich jener von Narcine beurtheilen, der grössere Modificationen besitzt. Die weitere Entfernung der Nasenkapseln von der durch das bedeutend ausgedehnte Rostrum bestimmten Vordergränze der Körperscheibe bedingt eine Veränderung der Schädelflossen-Knorpel. Ihre weiter vom Rande entfernt liegende Basis bildet für das verbreiterte und gleichfalls in Fortsätze auslaufende Ende einen Stiel, der noch mit einem lateralen Muskelfortsatze ausgestattet ist. Das mediale Ende des fortsatztragenden Stückes reicht nicht bis zum Seitenrande des Rostrums. In die Lücke treten ergänzende freie Knorpelstückchen, welche sammt dem Schädelflossen-Knorpel durch eine sehnige Haut verbunden werden. Diese Schaltknorpel werden als abgelöste Stücke des Schädelflossen-Knorpels zu deuten sein, wie denn auch von einem der beiden Stücke ein Fortsatz dem Stiele des genannten Knorpels sich zuwendet. Der Schädelflossen-Knorpel von Torpedo ist also bei Narcine lateral in mehrere Theile getrennt worden, nachdem er die bei Raja u. a. bestehende Stützfunction für die Brustflossen schon bei Torpedo aufgegeben hat.

---

*) Sie fehlen gänzlich in den Darstellungen, die Rosenthal, Henle u. A. gegeben haben.

**) Siehe darüber die von Savi gegebene Abbildung. Matteucci und Savi, Traité des Phénomènes electro-physiologiques des animaux. Paris, 1844, Pl. I, Fig. 1, Pl. III, Fig. 10.

5. *Schädelhöhle.*

Das Cranium der Selachier bietet als Kapsel des Gehirnes dem letzteren ursprünglich allseitigen Anschluss dar, so dass die Wandungen der Schädelhöhle mit ihrer Ueberkleidung dem Gehirn dicht anlagern und kein bemerkenswerther Zwischenraum besteht. Man findet dieses Verhältniss bei Embryonen, selbst noch bei solchen aus vorgerückten Stadien, wie ich bei Acanthias, Mustelus und Hexanchus sah. Die Configuration des Cavum cranii, besonders an den seitlichen Wandungen, erscheint damit als eine Anpassung an die Gestaltung des Gehirns. Bei mehreren Selachiern erhält sich diese Wechselbeziehung und das Gehirn füllt stets die Schädelhöhle aus. Hieher gehören: Prionodon, Sphyrna, Rhynchobatus, Trygon, Myliobatis u. a.

Bei anderen halten beide, Gehirn und Cranium, in ihrem Wachsthume nicht gleichen Schritt, und die Vergrösserung des Craniums und seines Binnenraumes erfolgt in einem die Volumszunahme des Gehirnes übertreffenden Maasse, wodurch zwischen Gehirn und Schädelwand ein von anderen Theilen ausgefüllter Raum entsteht. Diess trifft sich für die einzelnen Abschnitte der Schädelhöhle in verschiedenem Maasse, tritt am deutlichsten — und auch am frühesten — am Vordertheile des Cavum hervor und prägt sich am wenigsten am hintersten Abschnitte aus. Ungeachtet der mehr oder minder stark auftretenden Lösung der Schädelwand von der Gehirnoberfläche, erhält sich doch der grösste Theil der aus der anfänglichen engen Anlagerung hervorgegangenen Formverhältnisse der Binnenwand, so dass man auch dann noch die einzelnen Abschnitte des Raumes in Bezug auf Gehirntheile nachweisen kann.

Die Binnenfläche des Craniums wird dicht von einer fibrösen glänzenden Membran überzogen, die zuweilen eine recht dicke Lage bildet und innig mit dem Knorpel zusammenhängt. Sie ist in dieser Beziehung Perichondrium und entspricht der Dura mater anderer Wirbelthiere. An manchen Abschnitten umschliesst sie weitere Räume, die mit dem Lymphgefäss-System in Zusammenhang zu stehen scheinen, jedoch erst bei einer von daher vorgenommenen Untersuchung sicher zu bestimmen sind.

Die gesammte Räumlichkeit kann man in drei, durch das Verhalten der Basalfläche des Cavum cranii scharf von einander zu sondernde Abschnitte theilen, einen Vorder-, Mittel- und Hinterraum des Craniums*). Die Haie besitzen

*) Eine Sonderung nach den Gehirnabschnitten ist desshalb nicht statthaft, weil die meisten derselben nur Differenzirungen des primitiven Hirndaches sind, somit nicht an der Basis cranii sich aussprechen können. Die Beziehungen zum Gehirn werden übrigens auch bei der von mir gegebenen Eintheilung berücksichtigt.

diese Theile am meisten gesondert, indess sie bei den Rochen ihre Gränzmarken verlieren, so dass die Schädelhöhle dadurch zu einem mehr gleichmässigen Raume umgestaltet wird.

Als Hinterraum der Schädelhöhle fasse ich einen vom Foramen occipitale bis zur Sattellehne nach vorn ziehenden Abschnitt, der durch die letztere seine an der Basalfläche scharf bestimmte Gränze findet. Die Sattellehne (*S* in den Figuren der Tafeln IV u. V) bildet fast bei allen Haien einen sehr deutlichen aufwärts oder auch vorwärts gerichteten Vorsprung, der quer an der Grundfläche sich erhebt. Sehr bedeutend, und zugleich mit abgerundeter Kante versehen, ist sie bei den Notidaniden (Taf. IV, Figg. 1, 2). Aehnlich auch noch bei Scymnus (Taf. IV, Fig. 3), während andere Haie sie als geringere Erhebung und meist mit scharfer Kante besitzen. Das gilt z. B. von Mustelus (Taf. V, Fig. 1), Galeus (Taf. V, Fig. 2), Scyllium (Taf. V, Fig. 4), Prionodon (Taf. V, Fig. 3). Den Vorsprung der Sattellehne bildet stets eine innere Verdickung des basalen Schädelknorpels, so dass äusserlich keine Vertiefung bemerkbar ist. Je stärker der Vorsprung, desto mehr ist der basale Schädelknorpel verdickt, und dadurch von der näher am Foramen occipitale befindlichen Strecke verschieden (vergl. Figg. 1, 2 auf Taf. IV). Bei Galeus ist dieser Unterschied der Dicke des basalen Schädelknorpels sehr gering, auch bei Cestracion (Taf. V, Fig. 5) und Scyllium (Fig. 4), am meisten aber unter allen untersuchten Haien bei Squatina (Fig. 6), wo die Sattellehne ihre grösste Rückbildung erfährt. Unter den Rochen finde ich nur bei Trygon (Taf. VI, Fig. 6) noch eine Andeutung der Sattellehne, indess die anderen die gesammte Basis cranii sowohl von gleicher Dicke als auch ohne jede Vorsprungsbildung besitzen (vergl. Taf. VI, Figg. 3—5). Die Sattellehne ist also hier verstrichen, wozu die mehrfachen Rückbildungen bei den Haien wie vorbereitende Stadien sich darstellen.

Damit verschwindet zugleich eine andere den Haien zukommende Bildung: eine flache Vertiefung der von der Sattellehne zum Foramen occipitale ziehenden Fläche, des Clivus. Diese Clivusbucht ist bei den Notidaniden bedeutend und auch bei Centrophorus, Acanthias und Scymnus wahrnehmbar. Weniger deutlich erscheint sie bei denen mit rückgebildeter Sattellehne (z. B. bei Galeus und Mustelus), so dass sie von der Ausbildung der letzteren abhängig zu sein scheint.

Der seitliche Theil der Sattellehne läuft verbreitert auf die Seitenwand des Craniums empor und bildet dort noch eine leichte Erhebung, an deren vorderer Abdachung die Austrittsöffnung des Oculomotorius (Taf. IV, Figg. 1, 2 *om*; Taf. VI, Fig. 2 *om*) zu finden ist. Im Verfolge der Richtung dieser Erhebung

trifft man auf die Durchtrittsstelle des Trochlearis, welch' beide Oeffnungen schon dem mittleren Schädelraume angehören.

Die Decke des Hinterraumes erhebt sich vom Foramen occipitale her und gewinnt dabei an Dicke. Entsprechend der oberflächlichen Parietalvertiefung, in der die zum Labyrinth führenden Canäle sich öffnen, senkt sie sich gegen die Schädelhöhle ein, dieselbe von oben her verengend, und steigt alsdann wieder zur Bedachung des weiteren Vordertheiles des Hinterraumes bald steiler, bald allmählich empor.

Die Einsenkung des Schädeldaches entspricht einem breiten seitlichen Vorsprung, auf den sie ganz allmählich sich fortsetzt. Derselbe läuft nach vorn wie nach hinten flach aus und wird von der Labyrinthwand gebildet, die hier den Hinterraum der Schädelhöhle in zwei Abschnitte sondert. Nach den bedeutendsten hier austretenden Nerven kann der vordere Theil als Trigeminus-, der hintere als Vagusbucht unterschieden werden. Der Vorsprung ist auf den meisten der von mir gegebenen Abbildungen des Binnenraumes der Schädelhöhle deutlich bemerkbar (vergl. Taf. IV, V, VI), am besten dürfte er auf den Horizontalschnitten der Labyrinth-Region von Hexanchus und Centrophorus unterscheidbar sein, die auf Taf. XX in Fig. 5 und 7 sich abgebildet finden. Die Vagusbucht ist minder tief. In ihr, und zwar nahe am hinteren Ende, findet sich die Austrittsöffnung des Vagus, unter und hinter welcher eine Anzahl kleinerer Oeffnungen in einer horizontalen Reihe angeordnet wahrzunehmen ist. Hexanchus besitzt fünf solcher Löcher (Taf. IV, Fig. 2 *vg*), davon das vorderste (*) sehr fein ist. Heptanchus besitzt deren drei, ebenso Centrophorus, indess andere Haie nur zwei oder auch nur eines erkennen lassen. Bei Mustelus liegt die einzige Oeffnung in gleicher Höhe mit dem Vagusloche (vergl. S. 33 u. 34). Am unteren Theile des Vorsprunges der Labyrinthwand liegt das Austrittsloch des Glossopharyngeus (*Gp*).

Die Lagerung des Vagusloches bietet ziemliche und, wie später dargelegt werden soll, wichtige Verschiedenheiten. Bei allen Haien findet man es stets über jenen kleineren Canalmündungen, aber in wechselnder Entfernung vom Foramen occipitale. Bei Hexanchus liegt es fast am Beginn des letzten Dritttheiles der Längsausdehnung des gesammten Hinterraumes der Schädelhöhle; etwas weiter nach hinten ist es bei Heptanchus und Centrophorus gerückt, noch weiter bei Acanthias und Squatina. Daran reiht sich Scymnus und Cestracion. Bei Squatina liegt es zugleich tiefer. In grosser Nähe am Hinterhauptsloche findet man es auch bei Mustelus (Taf. V, Fig. 4), und zwar im hinteren Fünftheile der Hinterraumslänge. Bei den Rochen nimmt die Oeffnung im Allgemeinen gleichfalls eine dem Foramen occipitale genäherte Lage ein. Im

Vergleiche mit den Notidaniden, vorzüglich mit Hexanchus, wird also ein Hinterrücken des Vagusloches zu constatiren sein.

In der Trigeminusbucht finden sich die Austrittsöffnungen des Trigeminus, Facialis und Acusticus. Die der beiden letzteren Nerven liegen in einer gemeinsamen Vertiefung, in welche vorn der im Vergleiche mit dem Acusticus viel schwächere Facialis die Schädelwand durchsetzt. Das Trigeminusloch ist bei Hexanchus von dem des Facialis durch eine breite Knorpelbrücke geschieden, aber diese Partie ist vertieft, so dass für alle drei Nerven eine gemeinsame seichte Vertiefung besteht, in welcher die Austrittsstellen liegen. Bei alledem deutet die Breite der Knorpelbrücke auf einen hohen Grad der Selbständigkeit des Austrittes. Damit stimmt Centrophorus überein. Bedeutender ist die Annäherung des Trigeminus bei Heptanchus, Scymnus, und bei anderen Haien ist dieses Zusammenrücken noch weiter fortgebildet, so dass Facialis- und Trigeminusloch nur durch eine schmale Knorpelbrücke getrennt werden, z. B. bei Acanthias. Daran reiht sich endlich eine Ablösung des Trigeminus vom Acusticus und Vereinigung der Trigeminus- und Facialisöffnung, die ich bei den Nictitantes und den Scyllien vorfinde. Bei Sphyrna scheint diese Vereinigung noch nicht vollständig zu sein, denn vor der den Facialis nicht mehr aufnehmenden Acusticusgrube liegen zwei Löcher über einander, davon ich das untere als den Facialis durchlassend annehmen muss, nachdem ich die Austrittsstelle dieses Nerven bei manchen anderen Haien schon etwas unterhalb des Trigeminusloches gelagert finde. Die übrigen Nictitantes liessen kein gesondertes Facialisloch erkennen, aber bei Scyllium finde ich den Facialis vom Trigeminus durch eine Dura mater-Brücke gesondert. Gemeinsam besitzen sie alle das bereits oben (S. 67) aufgeführte Austrittsloch des ersten Trigeminusastes, welches auch bei Scyllien besteht und bei Scyllium catulus durch zwei äusserlich zusammenfliessende Löcher vertreten ist (Taf. V, Fig. 4 *Tr'*). Die Oeffnung durchsetzt immer in sehr schrägem Verlaufe die Schädelwand. Vor ersterer zieht sich bei Sphyrna ein starker auf die Sattellehne auslaufender Wulst herab, der bei Prionodon, Mustelus und Galeus minder entwickelt ist. Sein Bestehen sondert den hinteren Schädelraum schärfer vom mittleren ab.

Die Trigeminusbucht füllt der vordere breite Theil der Medulla oblongata, deren Lobi trigemini genau in die seitliche Verbreiterung dieses Abschnittes der Schädelhöhle sich einbetten. Eine über dem Trigeminusloche befindliche laterale Erweiterung, die bei den meisten Haien, z. B. bei Acanthias, Centrophorus, Scymnus recht ansehnlich entwickelt ist, birgt dagegen keine Gehirntheile. Bei Embryonen reichen die Lobi trigemini dahin empor. Den oberen

Theil des Hinterraumes füllt vorn das Mittelhirn, hinten erstreckt sich das Dach der Medulla oblongata zur oberen Wand hinauf.

Der Mittelraum der Cranialhöhle hat seine hintere Begränzung in der vorderen Gränze des vorigen Abschnittes, vorn kann er im Allgemeinen durch das Opticusloch abgegränzt gedacht werden. Der obere Abschnitt dieses Raumes ist wenig scharf vom Vorder- und Hinterraume getrennt, dagegen ist der untere bei den meisten Haien scharf geschieden und erscheint als Sattelgrube. Diese ansehnliche, in die Basis cranii eingesenkte Vertiefung birgt zunächst die Lobi inferiores, dann die Hypophysis cerebri und ihre Adnexa, wird hinten von der Sattellehne abgegränzt, vorn von einer bei Heptanchus, Scymnus, Acanthias, Centrophorus und Mustelus deutlichen Erhebung des Schädelknorpels, die sich bei einigen, am auffallendsten bei Centrophorus und Scymnus (Taf. IV, Fig. 3; Taf. VI, Fig. 1), vor und über der Opticusöffnung hinweg zieht, und, auf die Seitenwand übergehend, auch dort zur Abgränzung der Sattelgrube beiträgt. Diese Erhebung (Taf. IV, Figg. 1, 3; Taf. V, Figg. 1, 2; Taf. VI, Figg. 1, 2 *ps*) entspricht median einer praesphenoidalen Region. Heptanchus bietet diese vordere Einragung zwar am meisten ausgeprägt, aber es fehlt die leistenförmige Fortsetzung auf die Seitenwand, und Hexanchus trägt den Vorsprung nur angedeutet. Er fehlt den meisten Nictitantes und den Scyllien. Prionodon (Taf. V, Fig. 3) zeigt eine ganz seichte Vertiefung, dieser fehlt aber die vordere Abgränzung. Sphyrna besizt an dieser Stelle eine Einragung der unteren Schädelwand, die aber hier nicht durch eine Verdickung, sondern durch eine Einbuchtung, des gerade hier sehr dünnen Basalknorpels vorgestellt wird, so dass ich Anstand nehme, diese Bildung den anderen unbedingt anzureihen. Cestracion und Squatina besitzen die Sattelgrube gleichfalls nach vorn zu flach auslaufend, womit auch Trygon übereinkommt, indess die übrigen untersuchten Rochen bei dem Mangel einer Sattellehne auch der Grube gänzlich entbehren (vergl. Taf. VI, Figg. 3—5) und damit eine Eigenthümlichkeit aufgaben, die ihnen auf früher Entwickelungsstufe mit den Haien gemeinsam ist.

Der hintere tiefere Theil der Sattelgrube ist nicht bis zur Knorpeloberfläche von dem Ueberzuge der Dura mater bedeckt, dieselbe tritt vielmehr von vorn nach hinten schräg an die Sattellehne und schliesst damit einen Theil der in der Sattelvertiefung gelegenen Bildungen von dem Cavum cranii ab. Zu diesen Gebilden gehören Blutgefässe — die vordere Carotis und eine Vene — dann ein Lymphcanal, derselbe, der bereits oben (S. 75) bezüglich seiner äusseren Oeffnung beschrieben wurde. Die Beziehung dieses Quercanals zur Sattelgrube ist ziemlich verschieden. Sie fehlt gänzlich z. B. bei Acanthias und Scymnus, wo der Canal durch den Knorpel der Sattellehne verläuft (Taf. IV, Fig. 3 *C*).

Daran reihen sich die Notidaniden, deren Quercanal zwar noch nicht durch die Sattelgrube tritt, aber mit derselben mehrfache Communicationen besitzt. Unter Schwinden der vorderen, von der Sattelgrube trennenden Knorpelwand ist der Canal bei Centrophorus (Taf. VI, Fig. 1 *C*) dicht an die Grube herangetreten und wird bei den Nictitantes, den Scyllien, bei Cestracion und bei Squatina in die Sattelgrube selbst eingebettet.

Den vorderen Theil der Sattelgrube nimmt das Foramen nervi optici ein, welches nach Massgabe des Verstreichens jener Grube freier wird und an die laterale Wand zu liegen kommt. In der Tiefe des vorderen Winkels liegt es bei Heptanchus, wo es zugleich schräg nach vorn gerichtet ist. Am weitesten aufwärts gerückt finde ich es bei Squatina (Taf. V, Fig. 6 *o*).

Die laterale Wand des Mittelraumes bietet nur wenig Eigenthümlichkeiten. Sie besitzt die Austrittsöffnung des häufig auf dem Gränzvorsprung gegen den Hinterraum gelegenen Oculomotorius, sowie weiter vor- und aufwärts das feine Trochlearis-Loch.

Den oberen Theil dieses Abschnittes der Schädelhöhle nimmt bei Embryonen das Zwischenhirn ein, welches bis zur Dachwölbung in die Höhe reicht und in dieser Lage die vordere wie die hintere Gränze dieses Raumes einhält.

Der Vorderraum der Schädelhöhle ist durch die Einbettung des Vorderhirns ausgezeichnet. Er ist bei den Notidaniden nicht scharf vom Mittelraume abgegränzt, und nur an der Basis kann der Praesphenoidal-Vorsprung als hintere Gränze dargelegt werden. Besser ist er bei Acanthias und Centrophorus unterschieden, bei denen ausser der unteren Abgränzung auch noch eine seitliche und obere hinzukommt, indem vom Praesphenoidal-Vorsprung aus eine flache Kante nach der seitlichen Wand und von da zum Schädeldache emporzieht (vergl. Taf. VI, Figg. 1, 2). Der seitliche und der obere Vorsprung bestehen in einzelnen Fällen auch da noch fort, wo der Praesphenoidal-Vorsprung geschwunden ist, wofür Galeus ein Beispiel bietet. Auch bei Rückbildung der von der Dacheinragung gebildeten Gränze bleibt der Vorderraum noch durch eine seitliche Ausbuchtung ausgezeichnet, wie bei Sphyrna und Prionodon. Diese Bucht ist auch noch bei den Rochen, allerdings nur in schwacher Andeutung bemerkbar und bezeugt damit die aus gemeinsamer Vererbung abzuleitende allgemeinere Verbreitung. Nach der Seite und vorwärts setzt sich der Vorderraum des Craniums in eine den Riechlappen bergende Höhle fort. Ihr meist schräg gestellter Boden bildet das Dach oder die Hinterwand der Riechgrube und wird nicht von Knorpel, sondern von einer derben, sehnigen, von den Bündeln der Riechnerven durchsetzten Membran gebildet. Die Löcher dieser aponeurotischen Lamina cribrosa sind meist spalt-

förmig und besitzen eine Anordnung in zwei Querreihen, indem in der mittleren Querlinie keine Durchbrechung stattfindet. Die Gestalt und Ausdehnung dieser Siebplatte ist nach den Gattungen sehr verschieden *), ohne dass aus dem Einzelverhalten für meine Zwecke etwas Wichtiges resultirt.

Den vorderen Abschluss des Vorderraumes bildet stets eine innen von der Dura mater überkleidete Membran, durch welche die vordere Schädellücke verschlossen wird. Sie ist dargestellt von Hexanchus (Taf. IV, Fig. 2 *m*), Centrophorus (Taf. VI, Fig. 1 *m*), Scymnus (Taf. IV, Fig. 3 *m*), Galeus (Taf. V, Fig. 3 *m*), Mustelus (Taf. V, Fig. 1 *m*), Scyllium (Taf. V, Fig. 4 *m*) und Squatina (Taf. V, Fig. 6 *m*). Je nach der Ausdehnung des basalen Theiles des Vorderraumes ist sie in einer verschiedenen Ebene ausgespannt. Fast senkrecht steht sie bei Scymnus, Centrophorus, Acanthias, etwas weniger senkrecht bei Sphyrna, schräger bei Mustelus und Galeus, und fast wagrecht bei Scyllium. Unter den Rochen nimmt sie äusserlich wieder mehr eine horizontale Stellung ein, erstreckt sich aber auch abwärts und bildet bei allen die vordere Wand des Vorderraumes.

Im embryonalen Zustande füllt das Vorderhirn den genannten Raum vollständig aus, und ebenso sind dessen Seitenräume durch die Riechlappen und deren Tractus völlig eingenommen. Bei manchen besteht dieses Verhältniss fort, doch wenn auch das Vorderhirn sich weniger voluminös weiterbildet als die es umschliessende Räumlichkeit, so behält es doch innerhalb derselben stets die ursprüngliche Lage fort.

Die drei geschilderten Räume erweisen sich in ihren Beziehungen zum Nervensysteme von verschiedenem Werthe, denn wenn auch alle zur Umschliessung des Gehirnes dienen, so verhalten sie sich ungleich zum Durchlass von peripherischen Nerven. Der vorderste lässt nur den Olfactorius durch, der schon durch die Art seines Schädelaustrittes von den übrigen Nerven sich verschieden zeigt. Der Mittelraum bietet dem Opticus einen Durchtritt, einem Nerven, den wir gleichfalls als eigener Art ansehen. Ausserdem treten durch die Wand dieses Raumes nur noch zwei kleinere Nerven, von denen der eine, Oculomotorius, nicht selten an der Gränze gegen den Hinterraum liegt, so dass man seine Austrittsstelle ebenso gut dem Hinterraume zutheilen kann. Es bleibt dann nur noch der Trochlearis. Durch die Erwägung einer in einigen Fällen bestehenden horizontalen Scheidung dieses mittleren Raumes, wobei dann die Trochlearis-Austrittsstelle auf den oberen, anfänglich vom Zwischenhirn ein-

---

*) Relativ sehr klein finde ich das Austrittsloch der Riechnerven bei Pristis (vergleiche Taf. XIV, Fig. 2 *ol*).

genommenen Abschnitt fällt, ferner durch die Beachtung der Beziehung des letzteren in seinem Bodentheile zur Sattellehne, gelangt man zur Annahme eines engeren Anschlusses des oberen Theiles des Mittelraumes an den Hinterraum.

Die so vergrössert gedachte hintere Räumlichkeit der Schädelhöhle enthält von Gehirntheilen: Medulla oblongata mit Mittelhirn und Zwischenhirn. Ausgeschlossen davon sind Vorderhirn, Lobi inferiores mit Hypophysis und der zwischen Vorder- und Mittelhirn befindliche, den Gehirnschlitz tragende Abschnitt. Es befinden sich also nur solche Gehirntheile in jenem Raume, welche den auf dem Clivus liegenden Basaltheilen des Gehirnes zugehören, und was die Nerven betrifft, so bietet die Wand desselben Raumes die Durchlassstellen für sämmtliche Kopfnerven mit Ausnahme des Olfactorius und des Opticus, die den anderen gegenüber ohnehin ein schon durch die Art ihrer Genese sehr verschiedenes Verhalten darbieten.

Wir gelangen sonach zu einer Auflösung des Mittelraumes und einer Zutheilung des oberen Abschnittes desselben auf den Hinterraum, welcher sich dann von den vor ihm gelegenen Räumlichkeiten durch eine von der Sattellehne aus schräg aufwärts und vorwärts bis vor die Durchtrittsstelle des Trochlearis gezogene Linie scheidet. Er enthält jene Theile des Gehirns, welche minder grosse Differenzirungen zeigen und wenigstens an ihren unteren, gegen den Clivus gelagerten Partieen die Verhältnisse des Rückenmarkes fortsetzen, und davon entspringen solche Nerven, die entweder den Charakter von Spinalnerven völlig bewahrt haben oder Complexe von solchen vorstellen, oder endlich Theile von den Spinalnerven vergleichbaren Nerven sind.

Aus der vollen Würdigung dieser Beziehungen von Gehirn und Nerven des hinteren Abschnittes ergibt sich der offene Gegensatz zum vorderen Schädelraum, der von dem hinteren sehr verschiedene Gehirntheile umschliesst und ebenso in den ihn verlassenden Nerven keinerlei Gemeinsamkeit mit den von Spinalnerven ableitbaren hinteren Nerven wahrnehmen lässt. Die Resultate der Vergleichung der einzelnen Abschnitte des Binnenraumes am ausgebildeten Cranium sind somit mit der Prüfung der Sonderungsvorgänge bei der Entstehung des Knorpelcraniums (vergl. oben S. 29) im Einklange.

6. *Verhältniss der Chorda dorsalis zum Cranium.*

Dass die erste Anlage des Knorpelcraniums der Selachier um das vordere Ende der Chorda dorsalis erfolgt, dass also ein Theil der Chorda in enge Be-

ziehungen zum Cranium tritt, ist bereits durch J. Müller, sowie durch Leydig dargelegt und oben (S. 27) aufgeführt worden. Der erstgenannte Forscher fand bei Embryonen von Centrina die Basis cranii von einem fadenförmigen Theile der Chorda durchsetzt*). Die Beziehungen der Chorda zum ausgebildeten Cranium wurden dagegen wenigstens im allgemeinsten Verhalten zuerst von Stannius beachtet, indem derselbe bei einem Prionodon Ueberreste der Chorda bis zur Hypophysisgrube reichen sah, und später auch von Kölliker ermittelt, nachdem J. Müller das Vorkommen der »Gallertsäule« im Innern des Schädelknorpels in Abrede gestellt hatte, allerdings nur auf Grund der Untersuchung solcher Selachier, bei denen auch der spätere Beobachter keine anderen Ergebnisse erhielt**).

Was Kölliker's Untersuchungen***) betrifft, so ist durch dieselben das Fortbestehen der Chorda bei Heptanchus, Centrophorus granulosus, Acanthias vulgaris und Squatina erwiesen worden, die Chorda tritt »als ein dünner weisser Strang in die knorpelige Schädelbasis hinein und verläuft bis in die Gegend der Hypophysis«. Bei denselben Arten fand auch ich die Chorda auf und ausserdem noch bei Hexanchus, Cestracion und Centrophorus calceus. Bei ersterem verhielt sie sich ähnlich wie bei Heptanchus, indem sie einen zwar nicht ganz feinen, aber sehr blassen Faden bildete, der am Occipitaltheil der Basis aus einem in denselben einragenden, konisch zulaufenden Stücke der Chorda hervorging. Sie bildet vorn im Aufwärtsbiegen einen viel weniger starken Bogen, als diess bei Hexanchus der Fall ist. Vergleiche darüber die bezüglichen Abbildungen Taf. IV, Figg. 1, 2; Taf. VI, Figg. 1, 2 *Ch.* Bei Cestracion bildete sie einen noch feineren blassen Streif, an welchem das Mikroskop feine, der Chordascheide entsprechende Faserzüge nachwies. Innerhalb dieser Zone fanden sich langgestreckte Zellen. Hinter der Sattellehne bildete die Chorda eine spindelförmige Anschwellung, an der die faserige Scheide von hyalinem, rundliche Zellen enthaltendem Knorpelgewebe ausgefüllt war. Bei Prionodon, von dem ich Pr. glaucus und Pr. melanopterus untersuchte, schien beim ersten Anblicke der medianen Durchschnittsfläche der Basis der von Stannius angegebene Rest der

*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I, S. 178.

**) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I, S. 128. Dass Müller keine Selachier, bei denen Kölliker die Chorda im Schädel auffand, untersucht hatte, geht aus anderen Anführungen über das Cranium hervor, so z. B., dass das dreischenkelige Rostrum der Scyllien und Nictitantes eine den Haien allgemein zukommende Einrichtung sei. Es liegt also von Seite J. Müller's kein Beobachtungsfehler, sondern eine nicht ausreichend begründete und damit irrige Abstraction vor.

***) Würzburger Verhandlungen, Bd. X, S. 233.

Chorda als ein weisser, bis zum Sattel ziehender Streif vorhanden zu sein. Durch die mikroskopische Untersuchung ward ich jedoch eines Anderen belehrt, denn der Streif ergab sich als eine Knorpelverkalkung, die unregelmässig abgegränzt, hin und wieder auch unterbrochen war. Diese Verkalkung lief nun entschieden in der sonst von der Chorda durchsetzten Strecke, und bei genauerer Prüfung auf Querschnitten fanden sich bei Pr. glaucus in der That auch einzelne Stellen, die auf einen, freilich sehr schwachen Chordarest bezogen werden konnten. Diess waren trübe, wenig scharf umrandete, aber entschieden faserig erscheinende Partieen in sonst hyaliner Knorpelsubstanz, die in geringer Entfernung von den Kalkkrümeln umgeben waren. Diese Flecken bildeten in unregelmässiger Ausdehnung eine im Innern des dem blossen Auge sichtbaren Kalkstreifens in Intervallen angeordnete Reihe, von der die um sie herum gelagerten Theile des Kalkstreifens durch hyalinen Knorpel getrennt waren, aber immer noch eine Beziehung zu dem in der Axe verlaufenden Chordareste erkennen liessen. Im Vergleiche mit dem Verhalten bei der ersterwähnten Gruppe der Haie ergibt sich also für Prionodon die Eigenthümlichkeit, dass sich von der Chorda nur ganz geringe Fragmente erhalten, die jedoch von einer verkalkten peripherischen Schicht begleitet sind, worin ein Anklang an die mächtige Knorpelverkalkung der Wirbelkörper dieser Gattung erkannt werden kann. Bei den anderen erhält sich dagegen die der Begleitung von einer verkalkten Knorpelschicht entbehrende Chorda selbst viel vollständiger, und nur bei Acanthias finde ich in der Occipital-Region eine kleine Strecke mit einer solchen die Chorda in einiger Entfernung umgebenden verkalkten Ringschicht ausgestattet, deren auch Kölliker gedenkt.

Die Endigungsstelle der Chorda ist bei erwachsenen Thieren meist sehr schwer genauer zu ermitteln. Besser gelingt es an jüngeren Exemplaren oder an älteren Embryonen, wie ich bei Acanthias und Heptanchus finde, und danach auch für sehr grosse Exemplare nicht bloss aus den genannten Gattungen, sondern auch von Centrophorus feststellen konnte. Die Chorda tritt mit ihrer Aufwärtskrümmung immer näher an die Innenfläche der Schädelbasis und steigt dabei in der Sattellehne empor, welche sie dicht unter deren hinterer Fläche durchsetzt, um nahe an der Kante dieses Vorsprunges unter das Perichondrium zu treten. Wo die Sattellehne starke corticale Verkalkungen zeigt, ist das zugespitzte Ende der Chorda noch in diese eingebettet. Fig. 6 auf Taf. XIV gibt eine Darstellung dieses Verhaltens an einem 22 Cm. langen Acanthias-Embryo auf dem Medianschnitte. Beim ausgewachsenen Thiere ist derselbe Zustand vorhanden, doch ist die Chorda im Vergleiche zum Basalknorpel bedeutend schwächer und die erweiterte Stelle ist nur angedeutet. Das Hervortreten des Chorda-

Endes aus dem Basalknorpel und die Lagerung unter dem bezüglichen Perichondrium hat bereits Kölliker gesehen, jedoch nicht der sehr auffälligen Beziehung zur Sattellehne, sondern nur der Gegend der vor der Sattellehne gelagerten Hypophysis Erwähnung gethan *).

Mit dem Nachweise der Fortdauer eines Theiles der Chorda dorsalis im Cranium mancher Selachier ist für diese ein niederstehendes Verhältniss aufgedeckt, nämlich die Fortsetzung eines bei den meisten Abtheilungen der übrigen Wirbelthiere bekannten embryonalen und damit vergänglichen Zustandes, der von den ihn dauernd besitzenden Formen her sich ableiten lässt. Aus jenem Verhalten ergibt sich jedoch noch ein anderes bedeutungsvolleres Moment, jenes nämlich, welches den von der Chorda durchsetzten Abschnitt des Craniums in gleichen oder doch zunächst ähnlichen Beziehungen zeigt, wie sie die Wirbelsäule zur Chorda besitzt, so dass darauf eine Vergleichung jenes Abschnittes des Craniums mit einem Abschnitte der Wirbelsäule sich stützen kann.

Ausser dem blossen Eintritte der Chorda in den Basalknorpel des Craniums ist das Verhalten der Chordascheide von besonderer Wichtigkeit, was bei den Selachiern um so mehr ins Auge gefasst werden muss, als an der Wirbelsäule von Seite der Chordascheide oder eines doch so bezeichneten Gebildes eigenthümliche Differenzirungen bekannt sind, die an der Bildung der Wirbelkörper einen hervorragenden Antheil haben.

Diese von Kölliker zuerst angeregte, aber nicht beantwortete Frage **) macht zunächst ein Eingehen auf die Verhältnisse der sogenannten Chordascheide an der Wirbelsäule nothwendig, da erst nach Feststellung der hier in sehr verschiedenem Sinne gebrauchten Begriffe an eine Vergleichung mit dem cranialen Verhalten der Chorda gedacht werden kann.

Durch Joh. Müller's Arbeiten, dann durch Kölliker's ***) in um-

---

*) In einigen Fällen sah ich das aus dem Knorpel der Sattellehne hervortretende freie Ende der Chorda über die Kante der Sattellehne nach vorn umgebogen, aber immer noch unter dem Perichondrium verlaufend. So einmal bei einem 24 Cm. langen Embryo von Acanthias, aber auch bei einem grossen Exemplare von Centrophorus granulosus. Obgleich ich noch vier Acanthias-Embryonen darauf untersuchte, gelang es mir nicht, ein jenem ähnliches Verhalten verbreitet zu finden.

**) Würzburger Verhandlungen, Bd. X, S. 232. Kölliker sagt (S. 234) nur: »Bei Heptanchus geht mit der Chorda auch ihre Scheide in die knorpelige Schädelbasis hinein, dann endet die letztere (?) bald und ist nicht ossificirt. Dasselbe hat bei Acanthias statt, hier ist jedoch die Scheide zu einem unvollständigen, oder besser gesagt, nur zu einem halben Doppelkegel verknöchert, etc.«

***) Ebendaselbst, S. 193, dann Abhandl. der Senkenberg. Gesellschaft, Bd. V.

fassenderer Weise begonnene, aber im Auffinden vergleichender Gesichtspunkte minder glückliche Untersuchungen ist in den Wirbeln der Selachier eine besondere perichordale Gewebsschicht nachgewiesen worden, welche nach des letzteren Autors Beobachtung durch eine dünne elastische Membran von den Bogenstücken der Wirbel oder auch von der von den Bogen ausgehenden Knorpelschicht abgegränzt ist. An jedem Wirbel findet sich also in der Axe des Körpers die Chorda, um diese eine mehr oder minder homogene, niemals Formelemente führende Schichte, die Elastica interna Kölliker's, dann eine histiologisch verschieden differenzirte Schichte, die nach aussen von der zuerst genannten elastischen Membran, Kölliker's Elastica externa, bald mehr, bald minder vollständig umzogen und dadurch von der äussersten in die Bogen übergehenden immer knorpeligen Schichte getrennt wird. Die zwischen der Elastica interna und externa gelegene Schichte bildet die sogenannte äussere Chordascheide, und für diese erhebt sich die Frage, ob sie zur Chorda gehöre, ein Sonderungsproduct derselben vorstelle, oder ob sie zu der skeletogenen auch die Wirbelbogen bildenden Schicht zu rechnen sei. Je nach dem Grad von Wichtigkeit, den man der einen oder der anderen jene Schichte abgränzenden Membran zuschreibt, wird man die eine oder die andere Auffassung wählen, aber bei einem derartigen Verfahren wird für die Deutung stets die nöthige Sicherheit vermisst werden. Die Entscheidung der Frage wird durch die Untersuchung der Genese jener als Chordascheide aufgefassten Gewebsschicht zu liefern sein, und bei einer Vergleichung des Verhaltens der Chorda im Cranium mit jenem in der Wirbelsäule, ist zunächst die Beziehung der sogenannten Chordascheide zum Cranium klar zu legen.

Meine hierauf bezüglichen, an Embryonen von Acanthias angestellten Beobachtungen haben Folgendes ergeben: An 20—24 Mm. langen Embryonen bietet die Chorda dorsalis eine aus einer homogenen Membran gebildete Umhüllung dar. Das Gewebe der Chorda besteht aus den bekannten grossen, viel Flüssigkeit führenden Zellen, die durch spärliche Intercellular-Substanz verbunden sind. Nach aussen, gegen jene homogene Hülle zu, werden die Zellen kleiner und endlich gehen sie unter Schwinden der intercellularen Substanz in eine epithelartig angeordnete Lage über, welche unmittelbar der Umhüllung angelagert ist und von mir schon vor Jahren als eine allgemein verbreitete Einrichtung in denselben Beziehungen zur homogenen Schicht erkannt wurde *). Die

*) Die erste Beobachtung dieser für die Entstehung der cuticularen Chordascheide wichtigen Zellschicht hat Leydig beim Stör gemacht, was von Späteren, namentlich von Kölliker, übersehen ward. Dieser lässt daher die fragliche Cuticularschicht aus der »Chordagallerte« entstehen. Er scheint sie bei Embryonen nicht gekannt zu haben, da er sie als »meist netzförmige elastische Membran« definirt (Würzburger Verhandl., Bd. X, S. 224), was sie in frühen Stadien

letztere zeigt eine feine senkrechte Strichelung, sowie eine concentrische Schichtung, welche auf eine nach und nach in periodischen Absätzen erfolgte Entstehung hindeutet. Die äusserste Schicht ist zuweilen etwas verschieden von den übrigen, indem sie scharf conturirt und mit dem Anfluge einer gelben Färbung sich darstellt. Diese die Chorda scheidenartig umgebende Hülle trägt nach aussen unmittelbar die Anlagen der Bogen, indifferentes Gewebe, aus vielen Zellen und spärlicher, weicher Intercellular-Substanz bestehend. Auf Querschnitten sieht man diese Bogenanlagen breit jener Chordahülle aufsitzen, die oberen aufwärts sich verschmälernd und ohne den Rückgrat-Canal völlig zu umschliessen, in ein weiches Gewebe mit reicherer Intercellular-Substanz und spindelförmigen Zellen sich fortsetzend. Eine Lage solchen Gewebes verbindet auch die beiderseitigen oberen Bogenstücke basal unter einander und gränzt den Rückgrat-Canal, dessen Boden es vorstellt, von der breit zwischen den Bogen vorragenden homogenen Chordahülle ab. Für die Anlagen der unteren Bogen ergibt sich ein im Allgemeinen gleiches Verhältniss.

Ausser einer Volumszunahme der Chorda und ihrer Hülle boten grössere Embryonen (von 3½ Cm. Länge) bemerkenswerthe Veränderungen an den Anlagen der Bogen, an denen das indifferente Gewebe sich bereits entschieden in Knorpel umzuwandeln begann. Der Process zeigte sich zuerst nahe, aber nicht unmittelbar an der der Chordahülle aufsitzenden Basis der Bogen und äusserte sich in dem Vorhandensein reichlicher und festerer Intercellular-Substanz, die aber noch vom Durchmesser der Zellen übertroffen wurde. Dieser Sonderungsvorgang ergab sich für die vorderen Wirbel früher als für die hinteren, so dass an einem Exemplare verschiedene Entwickelungsstufen der knorpeligen Bogen getroffen wurden.

Bei dem Umwandlungsprocesse des indifferenten Gewebes der Bogenanlage in Knorpel durch Bildung einer etwas resistenteren, hyalinen Intercellular-Substanz bleibt eine Zellenlage an der Bogenbasis der Chordahülle unmittelbar

---

niemals ist. Da er nun die Chordagallerte als einfaches Knorpelgewebe mit kernhaltigen Zellen, von denen die äussersten die kleinsten sind (l. c.), erklärt, so ist also nach ihm die Cuticularschicht von diesem »Knorpelgewebe« abgesondert worden. Dass nun der Nachweis einer nicht auf »Knorpelgewebe« beziehbaren, ein Cylinder-Epithel vorstellenden Schichte und die Ableitung der Cuticularschichte von diesem Chorda-Epithel etwas Anderes ist als die Ableitung der Cuticula von dem »Knorpelgewebe« der Chordagallerte, hat Kölliker wohl nicht in genauere Erwägung gezogen, denn sonst hätte er meine Darlegung jener von dem »Chorda-Knorpel« so differenten Zellenlage in ihrer Verbreitung und Bedeutung nicht einfach als eine Bestätigung seiner früheren Angabe aufführen dürfen, wie er in seinem zweiten Artikel über die Wirbelsäule der Selachier es versucht hat (Senkenberg. Abhandl., Bd. V).

aufsitzen. Einzelne der Zellen sind durch Intercellular-Substanz von einander geschieden, andere liegen unmittelbar neben einander und bilden eine epithelartige Schicht. Einige Male bemerkte ich mehrere Zellenlagen an der Bogenbasis, von den übrigen aus jungem Knorpelgewebe bestehenden Bogen abgesetzt. Die Zellen waren dann in die Länge gezogen und meist quer zur Bogenbasis gestellt. An den Stellen zwischen den Basen der Bogen hatte das frühere indifferente Gewebe gleichfalls Veränderungen erlitten. Die Zellen ergaben sich mit ihrer Längsaxe quer gerichtet, parallel mit der Peripherie der Chorda, und formirten so eine zwar nicht regelmässige, aber doch immer deutlich von dem weiter nach aussen befindlichen Gewebe unterscheidbare Schichte, die an den Basen der Bogen mit der vorbeschriebenen Zellenschichte zusammenhing. Die Zellen lagen in einer hellen, aber spärlichen Intercellular-Substanz, und an den Bogenbasen war diese von der Intercellular-Substanz des Knorpels durch grössere Helle verschieden, sowie auch ein der Zellen entbehrender Streif dieser Intercellular-Substanz concentrisch mit der Chorda zwischen dem jungen Knorpel der Bogen und der unmittelbar perichordalen Zellschicht unterscheidbar war. Eine bildliche Darstellung dieses Verhaltens kann unterbleiben, weil das Gleiche am Cranium wiederkehrt, so dass auf die darauf bezügliche Fig. 3 auf Taf. XXII verwiesen werden kann. Es ist also hier noch kein knorpeliger Wirbelkörper gebildet. Den bei weitem grössten Theil Dessen, was man als Wirbelkörper bezeichnen kann, nimmt die Chorda ein, der die Bogen noch direct aufsitzen.

Die nächstfolgenden Embryonalstadien standen mir nicht zu Gebote. An einem 5 Cm. langen Embryo bestanden schon bedeutende Verschiedenheiten von dem an den jüngeren ermittelten Befunde. Für die Chorda und ihre Umhüllung ergab sich ausser Volumvergrösserung keinerlei Veränderung, und ich muss besonderen Nachdruck darauf legen, »dass die homogene, etwas stärker gewordene Cuticularschicht ganz so wie vorher erschien« (Taf. XXII, Fig. 4 *C*). Hiebei treffen sich die perichordalen Theile in ganz anderem Verhalten. Nach aussen von der homogenen Cuticularschicht liegt eine scharf abgegränzte Ringfaserschicht (*F*), welche die erwähnte Hülle etwa ums Vierfache an Dicke übertrifft. Ihre Formelemente sind lange, durch Intercellular-Substanz von einander getrennte Zellen, welche bei schwächerer Vergrösserung das Bild eines Fasergewebes geben. Nach aussen ist diese Schicht durch eine continuirliche sehr feine Membran (*L*) abgegränzt, und erst an dieser lagern die Basen der knorpeligen Bogen (*B*), die durch indifferentes Gewebe ringsum unter einander verbunden sind. Am caudalen Abschnitte sind die Bogenstücke weiter entwickelt als am Rumpfe, indem sie dort schon nahe am medianen Abschlusse sind, während sie am Rumpfe relativ nur wenig weiter chondrificirt erscheinen als bei 3,5 Cm. langen Embryonen.

Die Vergleichnng dieses Verhaltens mit der Zusammensetzung der Wirbel älterer Embryonen (von 8—24 Cm. Länge), sowie mit den Wirbeln ausgewachsener Thiere ergibt, dass jene Ringfaserschicht um die Chorda die sogenannte Chordascheide (die eigentliche Chordascheide Kölliker's, Würzb. Verhdl., Bd. X, S. 227) vorstellt, die bekanntlich auch später noch den wesentlichsten Antheil an der Bildung der Wirbelkörper besitzt. Damit ist auch die Deutung der sie nach innen wie nach aussen abgränzenden Membran gegeben, indem die innere starke, zunächst um die Chorda liegende, die Elastica interna *), die äussere feine dagegen die Elastica externa des genannten Autors vorstellt. Da aber die Elastica interna bereits vor der Bildung der Chordascheide, wie oben gezeigt, vorhanden ist, da ferner zu derselben Zeit nur die Bogenanlagen auf der Elastica interna ruhen, durch Fasergewebe unter einander verbunden, so folgt daraus, dass die sogenannte Chordascheide sammt der sie von den Bogen abgränzenden Elastica externa eine spätere aus der skeletogenen Schicht entstandene Differenzirung ist, die theils an den Basen der Bogen, theils an dem dieselben unter einander verbindenden Gewebe auftrat **). Theilweise ist diese Differenzirung schon an dem letzten Stadium angedeutet, indem an der Bogenbasis eine oder mehrere Zellschichten sich von der Knorpelanlage der Bogen gesondert hatten, und auch an dem übrigen perichordalen Gewebe war eine Differenzirung aufgetreten, welche den Uebergang in das Gewebe der sogenannten Chordascheide deutlich wahrnehmen liess. Es bedarf daher nur einer Weiterentwickelung in der hier angedeuteten Richtung, um den Zustand der differenzirten Chordascheide daraus ableiten zu können.

---

*) In dem zweiten Artikel Kölliker's wird die Cuticularschicht als »eigentliche Chordascheide« bezeichnet. Dass früher etwas ganz Anderes so von ihm benannt wurde, hat Verfasser wohl übersehen, da es nicht berührt wird.

**) Darin finde ich eine Bestätigung meiner früheren Auffassung der fraglichen Schicht der Selachier-Wirbelsäule (s. meine Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien, Leipzig 1862, S. 64) und muss meine spätere Deutung der skeletogenen Scheide als eine Differenzirung aus der epithelartigen Zellschicht der Chorda zurücknehmen (Jenaische Zeitschrift, Bd. III). Hier muss ich zugleich bemerken, dass auch Dr. C. Hasse jene frühere Auffassung theilte, da er später in einer brieflichen Aeusserung die Vermuthung gegen mich aussprach, die skeletogene Scheide möchte aus der skeletogenen Schicht entstanden sein, eine Vermuthung, die ich nach der wenige Zeit darauf mir ermöglichten Untersuchung von Embryonen nur bestätigen konnte. Siehe über diesen Gegenstand auch die Untersuchungen von W. Müller (Jenaische Zeitschrift, Bd. V, S. 327), der die durch Kölliker in grosse Verwirrung gebrachten Verhältnisse der mannichfaltigen Membranen und Gewebsschichten ausserhalb der Chorda in ihren genetischen Beziehungen in allen Wirbelthier-Abtheilungen nachwies.

Aus dem Verhalten der Formelemente der Chordascheide wird der die Entstehung der Scheide bedingende Vorgang verständlich, denn indem die Zellen dieses Gewebes, in die Quere auswachsend, zu langen, parallel mit der Chordaperipherie gelagerten, eine Art von Ringfaserschicht herstellenden Gebilden werden, so muss die in dieser Richtung differenzirte Schicht von dem übrigen Gewebe, der Bogen sowohl, wie der zwischen den jederseitigen Bogen befindlichen indifferenten Gewebsmasse, sich abgränzen. Wir haben also in der skeletbildenden Schicht zwei in verschiedener Richtung wachsende Abschnitte. Der unmittelbar perichordale Abschnitt wächst ringförmig und zeigt seine Formelemente in querer Anordnung, der andere dagegen bietet seine Zellen in rundlicher Form und in mehr gleichmässiger Vertheilung, womit ein mehr gleichmässiges Wachsthum bekundet wird. Dass als Ausdruck dieser Scheidung und durch dieselbe bedingt an der Indifferenzfläche beider in verschiedener Richtung wachsender Theile die Elastica externa entsteht, wird keine unberechtigte Folgerung sein *).

Die Entstehung der sogenannten Chordascheide der Selachier aus der skeletbildenden Schicht lässt keine Homologie zu zwischen diesem Gebilde und der Chordascheide der Störe, welche nur der Elastica interna der Selachier entspricht und bietet ebensowenig Anknüpfungspunkte mit dem Verhalten der Teleostier, deren Scheide gleichfalls durch jene Elastica interna repräsentirt wird. Dagegen entstehen engere Verbindungen mit Chimaera und den Dipnoï, deren Chordascheide gleichfalls Zellen führt, und dadurch als auf ähnliche Weise wie jene der Selachier entstanden wird beurtheilt werden dürfen. Zur Elastica interna tritt bei diesen noch ein Theil aus dem skeletogenen Gewebe und formirt eine Umhüllung der Chorda; dieser Zustand der Chordascheide enthält somit mehr als jener andere, der nur aus der Elastica interna der Selachier gebildet wird. Da man aber die Elastica der Chorda der Ganoïden und Teleostier gleichfalls als »Chordascheide« zu bezeichnen pflegt, dürfte eine Unterscheidung auch in der Bezeichnung nothwendig werden, wesshalb ich die ebenso allen übrigen Wirbelthieren zukommende Elastica interna der Selachier, als primitive oder cuticulare Chordascheide, die bei Selachiern, Chimären und Dipnoï noch hinzutretende Schicht als skeletogene Chordascheide bezeichnen will.

Auch die angenommene Gleichwerthigkeit der beiden Elasticae verliert ihre Bedeutung; die Elastica interna als primitive Chordascheide hat einen ganz anderen Werth als die Elastica externa; nicht bloss durch ihr allgemeines Vorkommen bei allen Wirbelthieren, sowie durch die mächtige Entfaltung, die sie

*) Auch da, wo diese Schicht rundliche Zellformen führt, ist die Sonderung aus der Richtung des Wachsthums ableitbar.

in einzelnen Fällen bei persistirender Chorda, z. B. bei den Stören, besitzt, sondern auch durch ihr gleichmässiges Verhältniss zur Chorda, von deren äusserster epithelartiger Zellschicht sie als Cuticularschicht differenzirt wird, stellt sie ein Organ von fundamentalem Charakter vor, gegen das die beschränkt vorkommende Elastica externa als höchst untergeordneten Ranges zurücktritt. Entsteht aussen von der Cuticularschicht noch eine elastische mit Spalten und Lücken ausgestattete Membran, so muss diese selbstverständlich als von der cuticularen Scheide verschieden betrachtet werden, und nur sie verdient die Bezeichnung Elastica interna. Sie ist ein eben so secundäres Product wie die Elastica externa. Bei der durch Kölliker angebahnten Confundirung dieser beiden elastischen Membranen mit der cuticularen Chordascheide, welche durch elastische Eigenschaften vielleicht, wenn auch nicht durch ihre Textur, einer elastischen Membran gleichkommt, ist es nothwendig, die beiden elastischen Membranen anders zu bezeichnen. Ich will sie daher als Membranae limitantes unterscheiden, und die innere, der Cuticular-Scheide nach aussen aufliegende und sie von der skeletogenen Scheide trennende als Limitans interna, die in der skeletogenen Schicht aufgetretene, die skeletogene Scheide nach aussen abgränzende als Limitans externa bezeichnen. Beide Limitantes sind somit Gränzmembranen der skeletogenen Chordascheide.

Nach dieser über die Verhältnisse der Chordascheiden gewonnenen Orientirung wende ich mich zu dem in das Cranium übergehenden Theil der Chorda, um die Frage zu beantworten, welchen Antheil jene Scheidenbildungen am Aufbau des Craniums besitzen. Meine Untersuchungen erstrecken sich auf Embryonen von Heptanchus cinereus, Acanthias vulgaris, Scymnus lichia und Mustelus vulgaris.

Von Heptanchus boten Embryonen von 12 Cm. Länge am vorderen Abschnitte der Wirbelsäule die Chorda von einer deutlichen hellen Scheide umgeben, der eine peripherische Schicht kleiner Chordazellen epithelartig angelagert war. Nach aussen folgte die skeletogene Chordascheide mit ringförmig angeordneten Faserzellen, nach aussen durch eine sehr deutliche Limitans abgegränzt. Eine Limitans interna habe ich nicht wahrnehmen können. Auf der Limitans externa sassen die knorpeligen Bogen. An der Occipital-Region des Craniums ergab sich noch ein ähnliches Verhalten. Die skeletogene, aus Faserzellen mit Intercellular-Substanz (Faserzellen-Knorpel) bestehende Chordascheide war von gleicher Dicke, nur schien die Chorda etwas geringer an Durchmesser, und der auf der Limitans externa sitzende Knorpel war der Knorpel der Schädelbasis, der jedoch über wie unter der skeletogenen Scheide nur eine ganz dünne Lage bildete. Das letztere Verhältniss ergab sich auch weiter nach vorn zu, hinter

der Mitte der Basalstrecke, doch war hier die Chorda und die skeletogene Scheide wesentlich verändert. Die Chorda erschien bedeutend dünner und bot auf Querschnitten eine längs-ovale Gestalt. Die peripherische Zellschicht war nicht mehr vorhanden und die Chordazellen selbst waren gleichfalls bis auf ihre intercellularen Partieen geschwunden, welche auf Längsschnitten sich als ein Fasernetz darstellten. Die cuticulare Chordascheide erschien als eine helle, die Chorda umgebende Zone (Taf. XXI, Fig. 5 *C*) und ging peripherisch ohne scharfe Abgränzung in die hyaline Intercellular-Substanz einer mächtigen Knorpelschicht (*F*) über, welche die skeletogene Chordascheide vorstellte und von der Limitans externa (*L*) umgeben war. Wie die Chorda, bot auch die skeletogene Scheide einen ovalen Querschnitt; der Schädelknorpel (*B*) nahm hiezu gleichfalls eine mehr laterale Lage ein, so dass nur ein ganz geringer, nur wenige Zellen umschliessender Theil oben die skeletogene Scheide bedeckte, während unten diese Verbindung des cranialen Knorpels an einzelnen Querschnitten ganz fehlte.

Weiter nach vorne zu war die Chorda seitlich minder comprimirt (Tafel XXI, Fig. 6), die Chordascheide war noch unbestimmter abgegränzt, und die skeletogene Scheide bildete eine dünne, besonders unten (ventral) sehr reducirte Schicht, deren Limitans externa (*L*) an Schärfe nichts eingebüsst hatte. An einzelnen Stellen zeigte diese feine Längsfalten, die auf dem Querschnitte als Kräuselung erschienen. Die skeletogene Schicht war dabei sowohl oben wie unten von hyalinem Knorpel (*B*) umlagert, und besonders oben (*B'*) ergab sich aus der Stellung der Knorpelzellen, dass die Ueberlagerung durch in medialer Richtung erfolgtes Einwachsen des seitlichen Knorpels entstanden war, was sich auch an der dieser Stelle entsprechenden Längsfältelung der Limitans aussprach. Näher an den Sattel heran war ausser einer mehr gegen die Binnenfläche des Craniums gerückten Lage keine bedeutende Veränderung vorhanden, auch blieb die Chorda im Volum selbst noch an der Aufbiegung ziemlich gleich.

Bei Heptanchus tritt also die Chorda mit einer dem hinteren Abschnitte gleichartig differenzirten skeletogenen Scheide in das Cranium und besitzt diese Scheide überall gegen den Schädelknorpel abgegränzt. Das Gewebe der skeletogenen Scheide ändert jedoch seine Beschaffenheit, indem die ringförmig gestellten Fasern allmählich durch mehr rundliche Zellen vertreten werden. Die Vergleichung einer Reihe von senkrechten Querschnitten aus der hinteren Schädelregion lehrt diesen allmählichen Uebergang Schritt für Schritt kennen. Am meisten fällt die Veränderung an der hinteren Hälfte der Basis auf, während vorn mit der geringeren Mächtigkeit der skeletogenen Scheide die Zellen derselben länger gestreckt sind und eine concentrische Anordnung aufweisen, somit dem Verhalten an der Wirbelsäule viel näher stehen.

Für Acanthias habe ich Folgendes ermittelt: In den untersuchten früheren Stadien fehlte wie an den Wirbeln die skeletogene Scheide. Um die Chorda war nur die primitive Scheide als Cuticularbildung unterscheidbar, doch war sie etwas dünner als an den Wirbeln. Nach aussen davon folgte dann die Anlage des Schädelknorpels, welche nur an der Seite der Chorda bestand, wie aus dem die Labyrinth-Region betreffenden Durchschnitte in Taf. XXII, Fig. 1 von einem 3,5 Cm. langen Embryo sich ergibt. Embryonen derselben Grösse bieten auch die oben für die Wirbelsäule beschriebene Sonderung einer Zellenlage aus der skeletbildenden Schicht, und ebenda bemerkt man wieder eine zellenfreie Schicht homogener leicht streifiger Intercellular-Substanz, welche sich zwischen die perichordale Zellschicht und den Knorpel der Schädelbasis einlagert (Taf. XXII, Fig. 3). Im nächsten untersuchten Stadium war die skeletogene Scheide vollständig gebildet. Sie nahm bei einem Embryo von 5 Cm. Länge mit der Chorda nicht bloss die ganze Dicke der Basis cranii ein (vergl. Taf. XXII, Fig. 2 *F*), sondern bildete noch einen den lateral anlagernden Knorpel des Craniums oben und unten überragenden Vorsprung. Die äussere Zellenschicht der Chorda bestand noch sehr deutlich, sass aber anscheinend unmittelbar der skeletogenen Scheide auf, so dass man letztere aus der Cuticularschicht der primitiven Scheide entstanden sich vorstellen könnte. Vor der Beurtheilung dieses Verhaltens will ich jedoch die skeletogene Scheide selbst schildern. Sie unterscheidet sich vom Schädelknorpel durch hellere Beschaffenheit der Intercellular-Substanz und ist von ersterem durch eine dünne elastische Membran, die Limitans externa (*L*), abgegränzt. Auch die Zellen sind verschieden, sie erscheinen im Ganzen etwas grösser, manche von ihnen spindelförmig.

Diese Schicht könnte nun für eine von der Chorda selbst gebildete gehalten werden, da nicht wie an der Wirbelsäule in demselben Stadium eine deutliche Cuticularschicht als primitive Chordascheide wahrnehmbar ist und demzufolge die hier bestehende Limitans externa aus der primitiven Chordascheide entstanden angenommen werden könnte. Die äussere Zellschicht der Chorda wäre dann die Bildungsstätte dieser Schicht, sie würde die Intercellular-Substanz geliefert haben, sowie die Zellen, die in dieser eingestreut vorkommen. Dann würde aber die Genese der Chordascheide im Cranium eine andere sein als an der Wirbelsäule, und dieser Umstand fordert zu einer genaueren Prüfung auf. Erwägt man, dass im vorhergehenden Stadium eine primitive Chordascheide (Cuticularschicht) als eine dünne Schicht vorhanden war, dass diese viel geringer war als an der Wirbelsäule, so wird man zu der Auffassung kommen, dass sie an der cranialen Chorda eine minder wichtige Rolle spielt und demgemäss früher als an der Wirbelsäule verschwinden wird. Ein zweiter wichtiger Umstand ist

die Beschaffenheit der nächst der oberflächlichen Chordazellenschicht gelegenen Partie der fraglichen Scheide. Diese innerste Partie (Tafel XXII, Figur 2; Taf. XXI, Fig. 7 *C*) finde ich stets ohne Zellen und zuweilen leicht concentrisch gestreift, dabei durch grössere Helle von der Intercellular-Substanz der skeletogenen Chordascheide ziemlich auffallend verschieden. Aus dem Fehlen von Zellen in jenem Theile, sowie aus der ebenmässigen Abgränzung der peripherischen Chordazellenschicht ergibt sich, dass keine Thatsache für die Entstehung der fraglichen Scheide aus der Chorda spricht, dass vielmehr für ihre Entstehung aus perichordalem Gewebe, nämlich aus dem Gewebe der skeletogenen Schicht die grösste Wahrscheinlichkeit besteht. Dazu kommt endlich noch die im früheren Stadium beobachtete Differenzirung einer perichordalen Gewebsschicht.

In Ermangelung directer Beobachtung der kritischen — wahrscheinlich bei Embryonen von 4 Cm. Länge sich findenden — Stadien, verknüpfe ich die beiden von mir untersuchten Zustände durch die Annahme, dass die primitive Chordascheide des früheren Stadiums im späteren ihre scharfe Abgränzung gegen die perichordale Intercellular-Substanz der skeletogenen Scheide verloren hat, wohl durch Verschmelzung mit der Intercellular-Substanz des letzteren, und füge bei, dass ich demzufolge die Limitans als eine secundäre mit der Differenzirung der skeletogenen Scheide aufgetretene Bildung auch in diesem Falle halten muss. Dadurch tritt das Verhalten im Schädel in Zusammenhang mit dem vertebralen Befunde, bei dem durch das Fortbestehen der primitiven cuticularen Chordascheide hinsichtlich der Genese der skeletogenen Chordascheide kein Zweifel sich erheben kann.

Die an dem Gewebe der skeletogenen Chordascheide auftretenden Differenzirungen verhalten sich also auch bei Acanthias etwas verschieden: vertebral entsteht ein Fasergewebe mit ringförmiger Anordnung seiner Elemente, cranial dagegen bildet sich ein Gewebe, welches dem hyalinen Knorpel in Anordnung und Form der Zellen sich anschliesst. In der Occipital-Region der Basis cranii gehen beide Formen in einander über, und der hinterste, wie schon oben bemerkt, später wirbelkörperartig gebaute Theil der Basis stimmt auch im Verhalten der Chordascheide mit der Wirbelsäule überein.

Von späteren Stadien habe ich Embryonen von 20—24 Cm. Länge in Untersuchung gezogen. Im occipitalen Theile der Basis cranii war die Chorda wie in den Wirbeln beschaffen. Die skeletogene Scheide zeigt sich in mehrere Lagen differenzirt, davon die innere mehr hyalinem Knorpel ähnlich ist, indess die äussere dem schon für Heptanchus wie für Acanthias erwähnten Faserzellenknorpel gleichkommt. Eine ringförmige Verkalkung findet sich inmitten dieser Scheide, die eine wenig scharfe, jedenfalls an einzelnen Stellen unterbrochene

Limitans gegen den hyalinen Schädelknorpel besitzt. Nach vorn zu verliert sich die Limitans noch mehr, ist nur streckenweise vorhanden, aber bei alledem ist die von ihr umschlossene skeletogene Scheide vom Schädelknorpel durch grössere Helligkeit unterschieden, so dass man im Auffinden der Limitansreste nur eine Bestätigung der aus dem Gesammteindruck der Gewebe sich schon beim ersten Blicke herausstellenden Gränzmarke erkennt. Das Gewebe ist in der ganzen skeletogenen Schicht gleichartiger, und die verkalkte Ringschicht setzt sich nur noch als eine obere und untere Leiste fort. Die Ausdehnung der skeletogenen Scheide geht durch die ganze Dicke des Basalknorpels (Taf. XXII, Fig. 8), indem der Schädelknorpel nur seitlich herantritt, welcher Zustand sich bis zur Stelle der Aufwärtskrümmung der Chorda erhält. Obwohl die letztere bis zu jenem Orte sich etwas verdünnt hat, ist doch die skeletogene Scheide mächtig geblieben und gränzt sich auch noch deutlich gegen den etwas trüber erscheinenden Schädelknorpel ab. Die Gränze bildet auf dem Querschnitte jederseits eine senkrechte Linie, indem die skeletogene Schicht als ein Viereck erscheint, welche Gestalt auch dem Querschnittsbilde der Chorda mehr oder minder ausgeprägt zukommt. Die wie in dem vorigen Stadium nach aussen nicht scharf abgegränzte Chordascheide ist am vorderen Abschnitte deutlicher als am hinteren und bildet eine hellglänzende Zone (*C*), welche nach aussen in die Intercellular-Substanz des Knorpels der skeletogenen Scheide übergeht.

Die oberflächliche Verkalkung des Knorpelcraniums setzt sich hinten, wo die skeletogene Scheide vom Schädelknorpel her einen dünnen Ueberzug erhielt, auf diesem von einer Seite zur anderen fort (*K*). Etwas weiter vorwärts, wo die skeletogene Scheide zur Oberfläche des Basalknorpels tritt, hört die Verkalkung jederseits auf der oberen wie auf der unteren Fläche an der Gränze jener Scheide auf, und erst noch weiter nach vorn geht die Kalkrinde auch auf die skeletogene Chordascheide über. Das trifft auf jene Strecke, an der die genannte Scheide ein vierseitiges Prisma repräsentirt, von dem je eine Seite die Ober- und die Unterfläche des basalen Knorpels bilden hilft.

Während Heptanchus und Acanthias als Repräsentanten der Haie mit persistirender Chorda diesem Verhalten entsprechende Befunde bei Embryonen erkennen liessen, so ist bei den Repräsentanten der anderen Gruppe, Scymnus und Mustelus, das Schwinden der Chorda schon während der Embryonalperiode eingeleitet. Scymnus-Embryonen von 14 Cm. Länge boten einen dem zuletzt bei Acanthias genauer beschriebenen Verhältniss einer prismatisch gestalteten skeletogenen Chordascheide ähnlichen Befund in grosser Ausdehnung dar. Die seitlichen Flächen waren jedoch etwas mehr gewölbt, so dass die Gestalt der Chordascheide sich der Cylinderform nähert, wie das auf Tafel XXII, Figur 5

gegebene Durchschnittsbild erläutert. Die skeletogene Scheide gränzte oben und unten an die Oberfläche des Basalknorpels und umschloss eine als senkrechtes Längsband sich darstellende, somit seitlich stark comprimirte Chorda von unansehnlicher Dimension. Sehr entwickelt ergab sich dagegen die als primitive Chordascheide unterschiedene Cuticularschicht (*C*). Der Knorpel der skeletogenen Scheide gränzte sich wieder in seiner ganzen Ausdehnung heller gegen den lateralen Schädelknorpel ab. Von der Limitans zeigten sich nur Fragmente. Nach vorn zu rückte die Chorda näher an die obere Fläche und lieferte mehr scheibenförmige Querschnittsbilder.

Noch mehr als bei Scymnus zeigte sich die Rückbildung der Chorda bei Mustelus. Embryonen von 13 Cm. Länge boten die Chorda schon nahe am Occipitaltheil als senkrecht stehendes Band (Taf. XXII, Fig. 6), das bei geringerer Dicke eine viel grössere Höhe als bei Scymnus besass. Die skeletogene Scheide und die Chordascheide verhielten sich wie bei Scymnus. Aber die Chorda trat früher an die Oberfläche, dem entsprechend die Kalkkruste (*K*) der Binnenfläche der Basis an einer längeren Strecke eine mediane Unterbrechung zeigte. An einer Reihe solcher Durchschnitte der Basis cranii gab sich auch die allmähliche Lageveränderung der Chorda kund, indem dieselbe weiter nach vorn gegen die Innenfläche des Basalknorpels rückt und auf der Sattellehne eine ganz oberflächliche Lagerung erhält. In dem Maasse dieses Emporsteigens geht die Chorda aus der seitlich comprimirten Form in die cylindrische über, wie auf Taf. XXII, Fig. 7 zu ersehen ist. Die skeletogene Scheide findet sich dabei nur an der unteren Chordabegränzung von einiger Mächtigkeit. über der Chorda fehlt sie.

Sowohl die Chorda als die skeletogene Chordascheide geht also eine die früheren Zustände wieder auflösende Rückbildung ein. Das Knorpelgewebe der Scheide ist viel weniger als bei Acanthias oder Heptanchus vom Schädelknorpel abgegränzt, die Limitans externa ist frühzeitiger im Verschwinden begriffen und die Chorda selbst wird durch die an ihr sich äussernde laterale Compression dem Untergange entgegenführt.

Bei alledem ist das Verhalten der bezüglichen Gebilde ein mit den anderen Selachiern gemeinsames: eine die primitive Chordascheide umgebende Gewebsschicht sondert sich aus dem skeletogenen Gewebe und formirt eine neue Scheidenbildung, die von einer elastischen Membran umgeben vom übrigen Knorpel des Schädels abgegränzt ist. Die Chorda bildet mit dieser skeletogenen Scheide den grössten Theil des medianen Abschnittes der Schädelbasis bis nahe an den Sattel. Bei allen geht der anfänglich abgegränzte Knorpel der skeletogenen Scheide allmählich wieder in den lateral an ihn stossenden Schädel-

knorpel über, früher bei den einen, später bei den anderen, und stellt damit den vor der Differenzirung der skeletogenen Scheide bestehenden Zustand im Wesentlichen wieder her.

In der Sonderung einer skeletogenen Scheide um den cranialen Abschnitt der Chorda besteht eine unverkennbare und bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit dem Verhalten an der Wirbelsäule. Eine Verschiedenheit liegt nur in der Qualität des sich sondernden Gewebes, eigentlich nur in den Formelementen desselben, die am Cranium mehr rundliche Zellen, an der Wirbelsäule langgestreckte spindelförmige Zellen vorstellen, aber in dieselbe Intercellular-Substanz eingebettet sind. Beiderlei Gewebs-Formen gehören somit der gleichen Kategorie an, wie sie denn auch in der Occipital-Region der Schädelbasis in einander übergehen. Wir werden daher weniger Werth auf diese Verschiedenheit legen, als auf die durch die skeletogene Scheide an sich bestehende Uebereinstimmung, welche das schon durch die in den Schädel tretende Chorda mit der Wirbelsäule bestehende Band noch fester knüpft.

Der hintere von der Occipital-Verbindung bis zum Sattel reichende Abschnitt des Schädels ist also dadurch ausgezeichnet, dass nicht bloss die Chorda dorsalis mit ihrer primitiven Scheide in ihn eindringt, sondern dass auch das skeletbildende zum Aufbau des Knorpelcraniums verwendete Gewebe mit einem zur Seite der Chorda gelagerten Theile zu einer besonderen Scheide sich umbildet, welche skeletogene Chordascheide hier ebenso zur Bildung der Basis cranii beiträgt, wie sie an der Wirbelsäule zur Bildung der Wirbelkörper in Verwendung kam.

Die Verschiedenheit des in Rede stehenden Schädeltheiles von der Wirbelsäule besteht also wesentlich nur in der ersterem fehlenden Segmentirung, einer Erscheinung, die übrigens nicht einmal allgemeiner Charakter der Wirbelsäule ist, wie ich später an mehrfachen Beispielen ausführlich erörtern werde.

Zweiter Abschnitt.

Vom Visceral-Skelet.

Dieser den Eingang in den Tractus intestinalis stützende Apparat bildet ein System von Knorpelbogen, welche in verschiedenen Verrichtungen stehen und dem entsprechend mannichfache Formen darbieten. Man unterscheidet die

hinteren unter sich mehr gleichartigen Bogen, welche das Gerüste der Kiementaschen bilden, als Kiemenbogen, und zwar als innere, da noch ein zwar nicht allgemein verbreitetes System von äusseren Bogen unter der Oberfläche der Septa der Kiementaschen vorkommt. Darauf folgt nach vorn ein Bogenstück, dessen medianes Verbindungsglied den die Zunge repräsentirenden Vorsprung der Mundhöhle trägt: der Zungenbeinbogen. Ein fernerer Bogen dient zur Begränzung des Einganges in die Mundhöhle, seine Theile fungiren als Kiefer, daher der Bogen als Kieferbogen benannt wird. Diesem sind nach vorn noch ein Paar rudimentäre Bogen angelagert, welche meist in die Haut der Lippenwinkel eingeschlossen sind und den Namen der Labialknorpel tragen.

Mit allen diesen Bogen, die Lippenknorpel ausgenommen, sind noch Knorpelstücke in Verbindung, welche Stützen für die Kiemen abgeben: die Kiemenstrahlen, die auch am Zungenbeinbogen nicht fehlen und am Kieferbogen in dem als Spritzlochknorpel bekannten Skelettheile ihr homologes Organ finden.

Für diesen Bogencomplex entsteht die Frage, ob die in der Beziehung zum vordersten Abschnitte des Tractus intestinalis sich aussprechende Gleichartigkeit von einer ursprünglichen formalen Uebereinstimmung sich ableiten lasse, und ob die bestehende Verschiedenheit der Ausdruck einer mit der Aenderung der Function aufgetretenen formalen Differenzirung sei. Diese Frage ist um so wichtiger, als es bei ihrer Bestätigung gelingen kann, das ganze complicirte Gerüste des Visceralskeletes von einem einfacheren Zustande abzuleiten und damit auch die in den höheren Abtheilungen aus dem Visceralskelet sich einleitenden Sonderungen mit den ersten Anfängen eines für die Wirbelthiere bedeutungsvollen Apparates in Zusammenhang zu bringen. Der vergleichenden Untersuchung der bezüglichen Gebilde wird die Aufgabe zukommen, die Lösung jener Frage zu versuchen.

1. *Kiemenbogen.*

Von den hieher gehörigen Bildungen sind die der Schlundwand zunächst gelagerten Bogenstücke als innere Kiemenbogen von den äusseren unterschieden. Sie tragen nach aussen gerichtete Knorpelstücke, die Kiemenstrahlen, und auf diese folgt zu äusserst, theilweise unter dem Integumente gelagert, das System der äusseren Kiemenbogen.

Zwischen den inneren Kiemenbogen lagert vom Schlunde her der innere Eingang der Kiementaschen, deren Wände von den Kiemenstrahlen je zweier

benachbarter Bogen gestützt werden. Die äusseren Bogen dagegen begränzen den äusseren Eingang der Kiementasche. Jeder der genannten Theile soll gesondert betrachtet werden.

Innere Kiemenbogen.

Für diese Skelettheile bieten die Notidaniden nicht bloss durch die grössere Zahl der Bogen, sondern auch durch die Beschaffenheit derselben interessante Verhältnisse dar. Die sieben Bogen von Heptanchus, wie die sechs bei Hexanchus bestehenden erscheinen als schlanke, im Ganzen einfache Paare von Knorpelspangen, deren jede in vier ungleich grosse Stücke gegliedert ist. Die unteren Stücke sind durch unpaare Knorpelstücke, die Copulae (*c*), verbunden. Das an die Copula tretende Bogenglied will ich darnach als Copularglied Copulare (1) bezeichnen, das obere, frei unter dem Anfange der Wirbelsäule liegende Endstück, sei als dorsales Endglied oder Basale (4) bezeichnet. Letztere Bezeichnung wähle ich wegen der Beziehungen dieser Theile zum Axenskelet, welche ungeachtet ihrer bei Selachiern meist geänderten Verhältnisse doch mit dem Axenskelete in Zusammenhang vorausgesetzt werden müssen. Die beiden zwischen Copulare und Basale liegenden Glieder können als oberes (3) und unteres (2) Mittelglied unterschieden werden.

Vom ersten bis zum letzten Kiemenbogen ist eine Abnahme der Gesammtlänge bemerkbar, die theils durch Verkürzung der einzelnen Glieder, theils durch gänzliche Rückbildung von solchen entsteht. Die Verkürzung findet bei Heptanchus (vergl. Taf. XVIII, Fig. 1) vorzüglich am unteren Mittelgliede statt, bei Hexanchus trifft sie das obere Mittelglied bis zum fünften Bogen (Taf. XVIII, Fig. 2). Sie ist im Ganzen nicht so bedeutend als bei Heptanchus, somit ist die durch verschiedene Länge ausgesprochene Differenzirung der Bogen unter sich bei Heptanchus weiter vorgeschritten als bei der anderen Gattung. Diese Differenzirung drückt sich auch in einer Verbreiterung des Anfanges vom unteren Mittelstücke (2) aus. Sie trifft sich an sämmtlichen Bogen von Heptanchus, am bedeutendsten am letzten und am ersten, von diesem bis zum sechsten abnehmend. Sie dient zur Verbindung der genannten Stücke unter einander, indem die durch die Verbreiterung gebildete Platte sich unter den nächstfolgenden Bogen schiebt und sich dort mittels straffer Bandmasse befestigt. Hexanchus besitzt eine derartige Verbreiterung nur am letzten Bogen ausgesprochen, an den übrigen nur angedeutet, etwas stärker am ersten, bei keinem jedoch zu jener Heptanchus auszeichnenden Verbindung führend. Auch das Ende des oberen Mittelstückes ist verbreitert, und daran fügt sich im Winkel das griffelförmig

gestaltete Basale ([1]) an. Der sechste und siebente Bogen bei Heptanchus, der fünfte und sechste bei Hexanchus besitzen ein gemeinsames Basale, indem der letzte Bogen mit seinem oberen Endstücke sich dem offenbar dem vorletzten Bogen angehörigen Basale anlagert. Das ist besonders bei Hexanchus (Taf. XVIII, Fig. 2) deutlich; modificirt ist das Verhältniss bei Heptanchus, wo das letzte Basale für den siebenten Bogen einen besonderen Fortsatz besitzt, so dass man an eine Verschmelzung von zwei Endgliedern denken könnte. Die Vergleichung mit Hexanchus lehrt aber das thatsächliche Fehlen des Basale für den letzten Bogen, der somit bei dem gleichzeitigen Mangel eines besonderen Copulare nur aus zwei Gliedstücken besteht.

Die Oberflächen der Gliedstücke sind glatt. Auch an den Befestigungsstellen der zwischen den beiden Mittelstücken gelagerten Muskeln — den Adductoren dieser Stücke — ist keine besondere Sculptur bemerkbar. Daraus wird im Gegensatz zu den übrigen Selachiern ein niederer Zustand abzuleiten sein.

Bezüglich der medianen Verbindung der Bogen ist Folgendes zu bemerken. Der erste Bogen hat bei Heptanchus ein sehr kleines Copulare ([I, 1]), das ihn an den hinteren Rand der grossen Zungenbein-Copula befestigt. Hexanchus entbehrt dieses Verbindungsstückes, und das untere Gliedstück ist direct an die Copula des Zungenbeinbogens angeheftet. Es verbindet sich zugleich mit dem Copulare des zweiten Bogens, und aus dieser bei Heptanchus noch fehlenden Verbindung mag der Verlust des eigenen, schon bei Heptanchus rudimentären Copulare abzuleiten sein.

Die folgenden Bogen stehen sämmtlich mit Copulae in Verbindung. Die nach hinten gerichteten Copularien des zweiten bis vierten Bogens treffen bei Heptanchus mit schlanken Copulae zusammen, die zwischen je zwei Bogen liegen, so dass eine Copula mit je zwei Copularien vorn und mit je zweien hinten zusammentrifft. Die vierte Copula (Taf. XVIII, Fig. 1 c^{V}) ist breiter, aber kürzer als die vorhergehenden. Sie hat nur Beziehungen zum fünften Bogen, da der sechste mit seinem Copulare, der siebente mit dem unteren Mittelgliede an die letzte Copula (C') geheftet ist. Dieselbe ist sowohl beträchtlich verbreitert, als auch in einen hinteren Fortsatz ausgezogen, und gibt darin die Anpassung an die Insertionen mächtiger Muskeln kund.

Daraus sind die medianen Verbindungen bei Hexanchus ableitbar. Der zweite Bogen schiebt sich mit seinen Copularien zwischen die Copularia des dritten Bogens ein und besitzt in dem von den beiden letzteren gebildeten Winkel eine aus zwei ungleich grossen Knorpelstücken dargestellte Copula (c''), die demgemäss auch mit den Copularien des dritten Bogens in Verbindung steht.

Die Enden der Copularien des letzteren verbinden sich mit zwei grösseren Knorpeln (c'''), die vor einem dritten, unpaaren (c'''') liegen. Der letztere liegt im Winkel zwischen den beiden Copularien des vierten Bogens. Wir finden also drei Stücke an der Stelle, wo wir Eine Copula suchen müssten. Diesen Befund erkläre ich aus dem Verhalten des vierten Bogens. Die beiden Copularia desselben fügen sich nämlich mit denen des fünften und mit dem unteren Mittelstücke des sechsten Bogens einer letzten grossen Copula (Taf. XVIII, Fig. 2 C') an, welche ansehnlicher ist, als die letzte von Heptanchus.

Durch die letzte Copula werden also bei Hexanchus drei Paare von Bogenhälften median vereinigt, bei Heptanchus nur zwei. Aus der allgemeinen Verminderung der Bogenzahl bei Hexanchus kann jene Verschiedenheit nicht abgeleitet werden, denn daraus würde viel eher das gegentheilige Verhalten entspringen müssen. Dagegen findet sich eine Erklärung, wenn wir die unpaare Copula (c'''') als zwischen den Copularien des vierten Bogens nach vorn gerückt annehmen, so dass dadurch die genannten Copularien zur letzten Copula treten konnten, sowie auch die Verbindung mit dem fünften Bogen eben dadurch sich aufhob. Die beiden vor der kleinen unpaaren Copula (c'''') gelegenen Knorpelstücke (c''') sind dann entweder Abgliederungen der Copularia des dritten Bogens oder sind aus einer verbreiterten Copula entstanden, welche zwischen dem dritten und vierten Bogen lag.

Bringt man die grössere der letzten Copula (C') bei Hexanchus durch ihr beträchtlicheres Volum zukommende Bedeutung in Anschlag, so wird ihr Uebergewicht über die vor ihr gelegenen kleineren Copulastücke, sowie die Rückbildung der letzteren begreiflich. Die kleinen Copulastücke müssen in dem Grade an Werth verlieren, als die bezüglichen Copularia der letzten grossen Copula näher rücken, die alsdann die Rolle der einzelnen kleineren übernimmt. Das Aufgeben der ursprünglichen Bedeutung kann dann auch die Theilung verständlich machen, welche zwei Copulae von Hexanchus darbieten.

Die grosse Gleichartigkeit der sämmtlichen Kiemenbogen von Heptanchus, sowie die noch ziemlich bedeutende Gleichartigkeit der Copulae und deren immer zwischen je zwei Kiembogen befindliche Lage lässt das Fehlen eines Copulastückes zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen ziemlich auffallend erscheinen. Man wird sich fragen müssen, wesshalb der erste Bogen, anstatt mit dem zweiten eine gemeinsame Copula zu besitzen, die Copula mit dem Zungenbeinbogen theilt, oder vielmehr an dieselbe sich anschliesst und dadurch in der Continuität der Reihe der Copulae eine offenbare Lücke erscheinen lässt. Die Antwort hierauf wird bei einer anderen Selachier-Gruppe gefunden werden.

Bei einer zweiten Gruppe der Haie ist das unter den Notidaniden schon bei Hexanchus in Rückbildung begriffene System der Copulae noch ferneren Reductionen unterworfen, und zwar nicht bloss dadurch, dass, wie bei allen übrigen Selachiern, die Zahl der Kiemenbogen sich auf fünf beschränkt. Der erste Kiemenbogen entbehrt gleichfalls der Copularverbindung und empfängt dafür, wie bei den Notidaniden, Bandverbindungen mit dem Zungenbeinbogen oder mit dem zweiten Kiemenbogen. Die erstere Verbindung geschieht bei Squatina (Taf. XIX, Fig. 1) durch ein sehr starkes Ligament, und die zweite wird vorzüglich durch den schon bei Heptanchus vorhandenen plattenförmigen Fortsatz (*p*) vermittelt, der sich von vorn her auf das untere Mittelstück des zweiten Kiemenbogens lagert. Bei Scymnus*) ist diese Verbreiterung am ersten Kiemenbogen sehr gering, dagegen besteht dieselbe bei allen anderen untersuchten Haien (Acanthias, Centrophorus, Squatina, Prionodon, Galeus, Mustelus und den Scyllien). Bei Squatina ist das Copulare des ersten Kiemenbogens ein breites Knorpelplättchen (Taf. XIX, Fig. 1, $^{I, 1}$), über welchem das Band zur Copula des Zungenbeinbogens tritt. Es ist somit hier viel bedeutender als bei Hexanchus entfaltet. Auch bei Cestracion besteht es (Taf. XIX, Fig. 3, $^{I, 1}$) und zwar von ziemlichem Umfange. Dagegen erscheint es bei Scyllium (Taf. XVIII, Fig. 4) schwächer, und noch mehr bei Prionodon (Pr. glaucus, Taf. XVIII, Fig. 5). Bei Acanthias, Centrophorus und Scymnus ist es verschwunden und wird nur durch ein Ligament ersetzt.

Das Copulare des zweiten Kiemenbogens, an das auch der erste sich noch anlehnt, bildet bei Scymnus (Taf. XIX, Fig. 2, $^{II, 1.1}$) mit dem anderseitigen ein einziges querliegendes Knorpelstück, das man für eine Copula halten könnte, wenn nicht durch die Vergleichung mit dem discreten Copulare des dritten Bogens die andere Deutung nothwendig würde. Beide lagern median mit schrägen Flächen an einander und besitzen zusammen die Form des vorhergehenden unpaaren Copulare). Sie verbinden sich mit nach hinten gerichteter medianer Spitze einer sehr unansehnlichen Copula (*c''*), welche auch mit den Copularien des vierten Bogens ($^{IV, 1}$) theilweise zusammenhängt. Zum grösseren Theile stützt es sich

*) Ueber Scymnus siehe auch die Darstellung von C. G. Carus und Otto, mit der meine Angaben im Wesentlichen übereinstimmen. Erläuterungs-Tafeln Heft II, Taf. III, Fig. 15 (als Squalus centrina bezeichnet). Owen, der in seiner »Anatomy of vertebrates« jene Abbildung reproducirt, deutet die beiden aus verschmolzenen Copularien entstandenen Stücke als Copulae (Basibranchials). Dass diess irrig ist, geht erstlich aus dem Vorhandensein einer wahren Copula zwischen dem dritten und vierten Bogen, dann aus dem Fehlen von Copularien an jenen durch Basibranchialia verbundenen Bogen hervor, was Alles auf der bezüglichen Abbildung recht gut erkennbar ist.

auf die letzte Copula (*C*), welche zu einer mächtigen Knorpelplatte umgestaltet erscheint. Ihr hinterer kleiner Abschnitt ist vom vorderen abgegliedert. Ausser dem Copulare des vierten Bogens stützt sich auch das untere Mittelstück desselben an ihren Rand, sowie dasselbe Stück des fünften Bogens.

Anders verhalten sich Acanthias und Squatina bezüglich der Copulae. Das dem unteren Mittelstücke des zweiten Kiemenbogens in einem Winkel verbundene Copulare stösst mit dem anderseitigen median zusammen, und beide legen sich mit dem Hinterrande ihres medialen Endes an eine Copula (Taf. XIX, Figg. 1 u. 2 *c''*), die zugleich an den Vorderrand des medial und nach hinten gekrümmten Copulare des dritten Bogens stösst. Dieses erreicht die letzte plattenförmige Copula. Lateral von ihm fügt sich das Copulare des vierten Bogens an die Platte und an den seitlichen Rand derselben ist wieder das untere Mittelstück des fünften Bogens befestigt. Davon sind die Verhältnisse von Squatina ableitbar. Das Copulare des zweiten Bogens ist mehr, das des dritten und vierten minder gekrümmt als bei Acanthias. Zwischen den Copularien des zweiten und dritten liegt eine auf ein rhombisches Knorpelplättchen reducirte rudimentäre Copula, so dass die bezüglichen Copularia unter sich auf grösseren Strecken als mit dieser Copula verbunden sind. Das Copulare des dritten Bogens erreicht das vorderste Ende der grossen, pfeilförmig gestalteten letzten Copula (*C'*), deren vorderer schräg verlaufender Seitenrand sich wie bei den anderen mit dem Copulare des vierten Bogens verbindet, während der letzte Bogen dem Ende des seitlichen Fortsatzes angeheftet ist.

Mit Acanthias stimmt bezüglich der Copulae Centrophorus granulosus überein, während bei C. calceus jene erste Copula verschwunden ist, so dass die grosse Copula-Platte für sämmtliche Copularia vom zweiten Kiemenbogen an fungirt (Taf. XVI, Fig. 1 *c'*). Das Copulare des zweiten Bogens erscheint als ein schlankes, bogenförmig, medial und nach hinten gekrümmtes Stück, das median mit dem anderseitigen vor der Copula-Platte zusammentrifft ($^{1''}$). Das folgende ($^{1'''}$) wiederholt diese Form im Kleinen, und am dritten — dem Copulare des vierten Bogens — ist die Krümmung wenig bemerkbar ($^{1''''}$).

Von den beiden in den vorgeführten Gattungen vorhandenen Copulae ist also nur die letzte, plattenförmige ein und dieselbe, die andere ist nur bei Acanthias und Squatina homolog, sie liegt bei beiden zwischen den Copularien des zweiten und dritten Bogens. Bei Scymnus dagegen ist zwischen dem dritten und vierten Bogen die Copula erhalten, die bei den beiden anderen fehlt. Dem entspricht das verschiedene Verhalten der Bogen zur Copula-Platte, welche bei Scymnus nur von zwei Bogen, bei Acanthias und Squatina von dreien erreicht wird. Durch dieses ungleiche Verhalten wird auf den bei den Notidaniden

bestehenden Zustand verwiesen, wo noch eine grössere Zahl von Copulae besteht, von denen sich bei anderen Haien nur einzelne, aber verschiedene erhalten haben.

Die bei Acanthias und Squatina angetroffene Copula finde ich auch bei Spinax und Cestracion, allein in bedeutend verschiedenen Beziehungen. In beiden Gattungen tritt sie vorn von der letzten plattenförmigen Copula (*C'*) ab und liegt so zwischen den Copularien des dritten Kiemenbogens, die seitlich von ihr zur Verbindung mit jener Copula-Platte gelangen. Schlank und von ziemlicher Länge ist die genannte Copula bei Spinax (Taf. XVIII, Fig. 6 *c''*), kurz und dick bei Cestracion (Taf. XIX, Fig. 3 *c''*). Sie bildet bei letzterem einen bedeutenden ventralen Vorsprung, der sich auch noch auf die grosse Platte fortsetzt.

Die Uebereinstimmung von Cestracion und Spinax im Besitze einer homologen Copula wird durch das Verhalten der Copularia ziemlich modificirt, denn während diese Stücke bei Cestracion sehr bedeutende und gerade gestreckte Knorpelstäbe vorstellen, sind sie bei Spinax sämmtlich schlank und etwas gebogen, durch welch' letzteres Verhalten sie vielmehr mit Acanthias übereinstimmen, und dadurch zu der die Copularia von Centrophorus calceus (Taf. XVI, Fig. 1, $1''$ $1'''$ $1''''$) auszeichnenden Bildung führen. Von den Copularien von Acanthias unterscheidet sie übrigens der Mangel einer terminalen Verbreiterung, die dort zugleich den Ausschluss der einzigen vorderen Copula (*c''*) von der Verbindung mit der Copula-Platte zu bedingen scheint. Der letzte Kiemenbogen zeigt in seiner Verbindung mit der Copula-Platte bei Cestracion gleichfalls ein eigenes Verhalten, indem er mit einer bedeutenden Verbreiterung dem seitlichen Rande der Platte sich anlegt, was ich annähernd nur bei Centrophorus und Scyllium, angedeutet nur bei Galeus finde. Bei den anderen Haien dagegen kommt dem Verbindungstheile dieses Bogenstückes eine Verschmälerung zu.

Den wichtigsten am Copular-Systeme wahrnehmbaren Befund bietet Cestracion im Besitze eines zwischen der Copula des Zungenbeinbogens und den Copularien des zweiten Kiemenbogens liegenden eiförmigen Knorpelstückchens (Taf. XIX, Fig. 3 *c'*). Es findet sich in einer den weiten Raum zwischen jenen Theilen ausfüllenden Membran eingeschlossen und zeigt ausser dieser mehr indifferenten Verbindung zu keinem der benachbarten Skelettheile nähere Beziehungen. Wenn man nach der Bedeutung dieses Knorpels forscht, hat man sich zunächst zu fragen, ob an der Stelle, wo er sich findet, ein Skelettheil vorausgesetzt werden durfte und dann, welchem System er angehören kann. Die streng mediane Lagerung wird den Knorpel den Copulae zureihen lassen. Da aber bei den Notidaniden erkannt wurde, dass die Kiemenbogen immer zu zwei

Paaren mit einer Copula sich verbinden, da ferner nur zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen eine Copula durchgehend, selbst bei den Notidaniden, vermisst wurde, so wird jener Knorpel Repräsentant einer Copula des ersten und zweiten Kiemenbogens sein. Dass er nicht zwischen den ersten Kiemenbogen und das Zungenbein gehört, geht aus dem Bestehen der Copula des Zungenbeinbogens hervor, und ebenso erhellt aus dem Vorkommen einer Copula, welche den zweiten und dritten Bogen verbindet, dass er nicht diese Copula vorstellen kann. Es bleibt also nur noch die genannte Beziehung übrig, für die wir noch den bedeutenden Grad der Rückbildung constatiren müssen. Aus einer solchen und noch weiter gehenden Rückbildung leitet sich das gänzliche Fehlen dieser Copula bei allen anderen Haien ab.

Auch nach einer anderen Seite hin ist dieses Rudiment einer Copula bemerkenswerth. Aus dem Mangel von der ursprünglichen Copula-Natur entsprechenden Verbindungen geht nämlich auf's Klarste hervor, dass der Anstoss zur Rückbildung nicht im Knorpel selbst gesucht werden kann, sondern vielmehr im Verluste seiner Beziehungen zu anderen Skelettheilen, also im Aufhören seiner Function. Wir treffen das Knorpelstück ausser functionellen Beziehungen als Skelettheil und dabei auf einer Stufe der Rückbildung, welche eben aus der verlorenen functionellen Bedeutung erklärbar wird. Was die Lösung der Verbindung dieser Copula mit den bezüglichen Kiemenbogen veranlasst und somit die Rückbildung hervorgerufen haben kann, soll weiter unten besprochen werden.

Nicht geringe Verschiedenheiten finde ich bei den untersuchten Carchariae. Prionodon glaucus besitzt eine mit den Copularien des zweiten Kiemenbogens verbundene Copula (Taf. XVIII, Fig. 5 *c''*), die sich genau zwischen die beiden Copularien einschaltet, ohne die nächstfolgenden Copularia zu berühren. Die Copula ist ganz in die Dienste des einen Bogens getreten. Es wird dadurch ein den verschmolzenen Copularien desselben Bogens von Scymnus äusserlich ähnliches Verhalten erzeugt, so dass man jenes Stück durch die Verschmelzung der Copula und zwei Copularien entstanden ansehen und in dem Zustande bei Pr. glaucus den Weg dazu angebahnt vermuthen könnte. Auch die Copularia des dritten Bogens schliessen eine Copula zwischen ihren Endflächen ein, stützen sich aber theilweise auf die grosse Copula-Platte (*C'*), deren Vorderrand jene kleine Copula (Taf. XVIII, Fig. 5 *c'''*) angelagert ist. Somit bestehen hier vor der Copula-Platte noch zwei Copulae, welche zusammen, abgesehen von den Notidaniden, bei keinem der anderen Haie vorkommen. Die vordere entspricht der bei Cestracion, Squatina, Acanthias und Centrophorus calceus vorkommenden Copula; die hintere ist der bei Scymnus vorkommenden homolog. Die vordere

erhält sich auch bei Prionodon melanopterus, dem die hintere spurlos fehlt. Die Copularia des dritten Kiemenbogens treten hier median an einander stossend zur grossen Copula-Platte heran und haben vor sich die kleine Copula liegen, an deren Vorderrand die Copularia des zweiten Bogens gleichfalls median zusammenstossen. Auch die grosse Copula-Platte ist von der bei Pr. glaucus abweichend, sie ist länglich geformt und mit einem auf das zugespitzte Hinterende auslaufenden Kiel versehen. Pr. glaucus zeigt sie schlanker und länger, am breiteren Vordertheile zweimal gegliedert.

Eine Beschränkung des gesammten Copula-Systems der Kiemenbogen auf die Copula-Platte finde ich bei Galeus, Mustelus*), Scyllium, Pristiurus. Bei allen besteht eine bedeutende Convergenz der beiderseitigen Copularia des zweiten und vierten Bogens nach hinten zu, jedoch erreichen nur jene des ersten und vierten Bogens den Vorderrand der Platte, während die des zweiten nicht ganz dahin gelangen. Die Gestalt der drei genannten Copularia ist cylindrisch bei Pristiurus, terminal sind sie mit schwacher Verdickung versehen. Etwas verjüngt laufen die vorderen bei Scyllium (Taf. XVIII, Fig. 4) aus, noch mehr bei Galeus (Taf. XIX, Fig. 4). Bei letzterem ist die Verbindung mit den unteren Mittelgliedern der je vorhergehenden Bogen eine fast ebenso innige als mit denen der ihnen zugehörigen Bogen. Die grosse Copula-Platte bietet bei diesen Haien ausser geringen Verschiedenheiten in der Form nur das Bemerkenswerthe, dass bei Scyllium ihr hinteres Ende abgegliedert ist. An dem abgebildeten Präparate von Scyllium catulus ist die Gliederung zweifach.

Aus der bei verschiedenen Gattungen der Haie vorkommenden Quertheilung der grossen Copula-Platte könnte man die Entstehung der einheitlichen Platte aus der Verschmelzung mehrerer hinter einander gelegener Stücke folgern, wenn nicht der Mangel eines zu diesen Gliedern gehörigen Bogens diesem entgegenstände. Andererseits geht schon bei den Notidaniden, aber auch bei anderen Haien, z. B. Scymnus und Prionodon glaucus, unzweifelhaft hervor, dass die Copula-Platte das mediane Verbindungsstück für den vierten und fünften Kiemenbogen vorstellt.

Innerhalb der einzelnen Gruppen der Haie ergeben sich somit für das System der Copulae bedeutende Verschiedenheiten. Die schon bei den Notidaniden aufgetretene Rückbildung einzelner Copulae schreitet noch weiter fort und

*) Von Molin werden bei Mustelus vulgaris Copulae für den ersten und zweiten Bogen in Gestalt kleiner rundlicher Knorpelstücke beschrieben und abgebildet. Abgesehen von der Verschmelzung der unteren Endglieder der Bogen, die irriger Weise dem je vorhergehenden Bogen zugetheilt sind, während sie dem je nächsten angehören, muss ich bemerken, dass ich bei dem von mir untersuchten Exemplare derselben Art keine Andeutung dieser Copulae finden kann.

gibt sich als eine innerhalb der Abtheilungen selbständige Erscheinung zu erkennen. So trafen wir bei den Dornhaien den minder rückgebildeten Zustand durch eine Copula zwischen dem zweiten und dritten Kiemenbogen ausgezeichnet, so bei Spinax, Acanthias und einer Art von Centrophorus, indess eine andere Art der letzten Gattung auch jene Copula entbehrt. Ebenso finden wir bei Prionodon die eine Art mit zwei Copulae versehen, welche beide der anderen Art abgehen. Die Rückbildung zeigt sich somit bei sonst ziemlich verschiedenen Gruppen, und ist innerhalb derselben eine selbständige Erscheinung, wie schon durch die verschiedenen von ihr betroffenen Copulae angezeigt wird. Das gemeinsam Ererbte wird also nicht der Mangel, sondern der Besitz der Copulae sein.

Aus dem Verschwinden der den vorderen Kiemenbogen zukommenden Copulae entsteht für die letzte zur Platte umgewandelte Copula eine erhöhte Bedeutung. Wie ihr functioneller Werth in dem Maasse steigt, als sonst durch besondere Copulae verbundene Kiemenbogen sich allmählich ihr zuordnen und mit ihr Verbindungen eingehen — am vollständigsten ist das unter den von mir untersuchten Haien bei Centrophorus calceus erreicht —, so gewinnt sie auch an Umfang und entfernt sich dadurch von dem indifferenteren Zustande, der wenigstens bei Heptanchus noch in dem relativ viel geringeren Volum sich erkennen liess. Dass jedoch diese Platte ihre Bedeutung nicht ausschliesslich aus der Verbindung mit Kiemenbogen gewonnen hat, geht aus ihren Beziehungen zur Muskulatur wie zum Herzen hervor.

Die Ausdehnung des hinteren Theiles der Platte in eine bald breitere, bald schmalere Spitze entspricht der Anfügung von Muskeln des Abdomen, und der grösste Theil der ventralen Fläche dient zur Anlagerung des Pericardiums, wie weiter unten bei Untersuchung einiger Verhältnisse des letzten Kiemenbogens geschildert werden soll.

Die Reduction des Copula-Systems der Haie auf eine einzige Platte führt uns zu den Rochen, bei denen diese Bildung typisch geworden ist.

Die Rochen besitzen im Verhalten der Kiemenbogen noch bedeutendere Modificationen, welche erst beim Zungenbein eine genauere Würdigung erfahren können. Bezüglich der ventralen Verbindungen hat die letzte schon bei den Haien sehr vergrösserte Copula noch weitere Ausdehnungen erfahren und nimmt die Copularia von mindestens drei Bogen auf, des zweiten, dritten und vierten, während der fünfte, eines Copulare entbehrende Bogen mit seinem unteren Mittelstücke eine directe Anfügung eingeht. Somit ist darin die Uebereinstimmung mit der zuletzt aufgeführten Gruppe der Haie nicht zu verkennen, und der Anschluss wäre ein unmittelbarer, wenn nicht die Ausführung im Einzelnen eine

viel grössere Mannichfaltigkeit ergäbe, als Ausdruck einer weiter vorgeschrittenen Differenzirung.

Bei Rhynchobatus ist die Copula-Platte an Volum gegen die der anderen Rochen am geringsten entwickelt (Taf. XVI, Fig. 1 *C'*). Sie stellt, von der ventralen Fläche betrachtet, ein quergezogenes Sechseck vor, dessen längste Seiten nach vorn und nach hinten sehen. Je zwei schmale Seiten sind lateral gerichtet. An die hintere dieser beiden Seiten lenkt der fünfte Kiemenbogen (^{V}) ein, an die vordere stösst ein kleines Copulare ($^{1''''}$) des vierten Bogens. Es besitzt an der unteren Fläche eigenthümliche Sculpturen. Darauf folgt das erst nach aussen, dann medianwärts gekrümmte Copulare ($^{1'''}$) des dritten Bogens, welches auch zum Theil mit dem vierten Bogen sich verbindet und an seinem vorderen median gerichteten Theile eine breite abgerundete Platte bildet. Endlich median von dem vorhergehenden tritt das Copulare ($^{1''}$) des zweiten Bogens von der Copula ab, verläuft erst, dem anderseitigen angelagert, nach vorn, um dann dicht hinter der schlanken Copula des Zungenbeinbogens in eine nach aussen und hinten gekrümmte sichelförmige Lamelle überzugehen, an deren Ende der zweite und auch der erste Kiemenbogen sich befestigen. Aus dem letzteren Verhalten könnte die Zuständigkeit dieses gleichfalls höchst eigenthümlich geformten Copulare zweifelhaft scheinen, aber durch das Verhalten der Torpedines wird die erwähnte Beziehung festgestellt, wenn man auch nicht schon aus der Anordnung bei vielen Haien (Centrophorus calceus, Scyllien etc.) einen bestimmten Anhaltepunkt gewonnen hätte.

Die Copula-Platte von Raja (Taf. XVII, Fig. 1 *C'*; Taf. XIV, Fig. 6) übertrifft besonders durch ihre Ausdehnung nach hinten jene von Rhynchobatus und die beiden letzten Copularien folgen sich wie bei diesem. Das des dritten Bogens ist hakenförmig gestaltet ($^{1'''}$) und erscheint in bestimmterer Beziehung zu seinem Bogen als bei der erst erwähnten Gattung. Die sichelförmigen Copularstücke des zweiten Bogens sind dagegen rudimentär. An der bei Rhynchobatus die Verbindung mit der Copula-Platte besitzenden Stelle treten zwei mit der Platte continuirliche Fortsätze ($^{1''}$) ab, welche in leichter lateraler Krümmung divergiren und hinter der Zungenbein-Copula ihr Ende erreichen. Man wird diese unbedenklich als Copularia des zweiten Bogens deuten dürfen, die terminal mit der Copula-Platte verschmolzen sind und die Verbindung mit dem bezüglichen Bogen verloren. Der damit frei gewordene Bogen compensirt die verlorene eigene Copular-Verbindung durch einen Fortsatz, den er zum Copulare des dritten Bogens sendet.

Noch mehr als bei Raja ist bei Torpedo (Taf. XX, Fig. 1) die Copula-Platte gewachsen. Eine schon bei Raja bestandene Vertiefung der ventralen

Fläche ist noch bedeutender ausgeprägt. Sie ist fast ein gleichseitiges Rechteck mit abgerundeter vorderer Ecke. Die beiden in letzterer zusammentretenden Ränder nehmen die Copularien des zweiten bis vierten Bogens auf. An den seitlichen Ecken befestigt sich der fünfte Bogen. Das Copulare des zweiten (1'') erscheint in drei Stücke gegliedert, es verbindet sich ausschliesslich mit dem genannten Bogen, an den in einiger Entfernung von dem Copulare noch das Ende des ersten Bogens tritt, welchem auch der Zungenbeinbogen sich angeheftet hat. Ausser der Copularverbindung besitzt der zweite Bogen noch einen Fortsatz zum Copulare des dritten, der eines ähnlichen Fortsatzes zum vierten entbehrt. Dieser Fortsatz bestand auch bei Raja; dass er bei Haien über mehrere Kiemenbogen verbreitet vorkommt, ist oben aufgeführt worden. Das vierte Copulare (1'''') erscheint als eine breite vierseitige Platte, die nur mit einem schmalen Fortsatze dem Bogen verbunden ist.

In den drei vorgeführten Formen erscheint die grösste Selbständigkeit der Copularia bei Torpedo, sie spricht sich in der durch Abstände getrennten Anfügung an die Copula-Platte aus und steigert sich beim ersten Copulare (dem des zweiten Bogens) zur Gliederung. So muss ich dieses Verhalten auffassen, nachdem bei allen Haien die Copularien ungegliedert sind. Diese Selbständigkeit sinkt an demselben Stücke bei Raja zu einer Verkümmerung herab, die den Rest des Knorpels sogar einem ihm fremden Theile (der Copula-Platte) verschmelzen lässt. Dass die Rückbildung bei Raja aus einem ähnlichen Verhältnisse hervorging, wie es bei Torpedo besteht, ist nicht unwahrscheinlich. Denn wenn die functionelle Bedeutung der Copularia auf eine Zusammenfügung gerichtet ist, und auf eine Vereinigung abzielt, so ist diese gewiss in dem Maasse gemindert, als das Verbindungsstück nicht mehr ein Ganzes, sondern mehrere beweglich verbundene Glieder vorstellt. Von da an ist dann nur noch ein Schritt bis zur Reduction eines Gliedes, wodurch das Copulare seine Skeletverbindung mit dem bezüglichen Kiemenbogen, ähnlich wie bei Raja, verliert. Bei Rhynchobatus endlich bestehen zwar alle drei Copularia, aber sie sind mit Verlust ihrer Selbständigkeit in eigenthümliche Formen übergegangen und erscheinen zusammengenommen als ein die Kiemenbogen seitlich angefügt tragendes Ganze *).

---

*) Von Stannius (Zootomie der Fische, S. 83) sind die Verhältnisse der ventralen Verbindungen bei den Rochen nicht ganz richtig erkannt worden. »Bei vielen Rochen, z. B. den Torpedines, bei Rhynchobatus u. a. hat nicht eine successive Einlenkung der einzelnen Glieder statt, sondern die eines gemeinsamen Stückes, das die Summe der ventralen Segmente der meisten Kiemenbogen repräsentirt.« Wenn die »ventralen Segmente« die von mir als Copularia bezeichneten Stücke sind, und anders können die Copularia nicht wohl angesehen werden, so ist die

In dem letzteren Verhalten, wie in der für Raja angeführten Verschmelzung von Copularien mit der Copula findet sich die Vorbereitung eines Befundes, der zu einer vollständigen Rückbildung der Selbständigkeit der Copularia, oder vielmehr zu einer Verschmelzung mit der Copula-Platte führt. Solches finde ich bei Pristis, Trygon und Myliobatis. Die daraus entstehende einheitliche Platte nimmt an ihren Rändern die sämmtlichen Kiemenbogen (d. h. die unteren Mittelstücke derselben) auf. Da die neue Bildung aus Verschmelzung vor der Copula-Platte gelegener Theile entsteht, ist die Gestalt des neu gebildeten Theiles dem entsprechend bedeutend in die Länge gezogen und dadurch von der Copula der anderen Rochen verschieden.

Eine bei diesen wie auch schon bei den Haien vorhandene Beziehung zu dem mit der ventralen Fläche des Knorpels verbundenen Pericardium führt bei Pristis (Taf. XIV, Fig. 2) zu der bekannten Umschliessung des Arterienstiels. Jederseits erhebt sich vom Rande der Copula-Platte eine Leiste, die vorn mit der anderseitigen in einem Rundbogen zusammentrifft. Der diesen Bogen bildende Knorpel setzt sich sowohl nach vorn, als nach der Seite zur Hauptplatte fort und umschliesst mehrere Durchlässe für die Kiemen-Arterien. Ein medianer Durchlass (Taf. XIV, Fig. 2 *a b*) besteht eine Strecke weit als Canal, durch welchen der die beiden vordersten Kiemen-Arterien entsendende Arterienstamm tritt. Zu beiden Seiten dieses Canals (*a*) öffnet sich ein kürzerer Durchlass (*c*), dem zur Seite noch ein dritter (*d*) sich findet.

Ich erwähne dieser Einrichtung desshalb, weil sich bei Rhynchobatus an den vor der Copula-Platte sitzenden Copularien Andeutungen finden, welche als eine niedere Stufe jenes Verhaltens anzusehen sind. Die Copula-Platte bildet wieder die dorsale Stützwand für den Herzbeutel. Der Bulbus arteriosus legt sich in eine von zwei Leisten der Copularia (Taf. XIV, Fig. 1. $^{1''}$) des zweiten Kiemenbogens gebildete Furche. Denkt man sich die beiden Leisten zur Umschliessung eines Canales verbunden, so würde daraus der mediane Durchlass von Pristis entstehen. Eine seitliche Rinne wird ferner bei Rhynchobatus je von dem Copulare des dritten Kiemenbogens gebildet, und endlich eine fernere, aber ganz kurze Rinne von dem vorerwähnten ($^{1'''}$) und von

---

Angabe unrichtig. Gerade bei Torpedo (und Rhynchobatus) sind diese ventralen Segmente sehr vollständig vorhanden. Auch die bei Rhynchobatus vorkommende Eigenthümlichkeit, dass nämlich die unteren Mittelglieder der Kiemenbogen vor ihrem Antritte an die Copularia unter sich zu einer längs der Copularia hinziehenden sehr schmalen Leiste verbunden sind, kann zu jener Angabe keinen Anlass gegeben haben, denn diese Leiste repräsentirt nicht die Summe der ventralen Segmente, selbst dann nicht, wenn man unter dieser Benennung die von mir als untere Mittelglieder bezeichneten Elemente verstehen wollte.

dem dritten Copulare (1''''). Diese Rinne entspricht genau dem hinteren seitlichen Durchlasse bei Pristis (Taf. XIV, Fig. 2 *d*), sowie die andere Rinne dem vorderen seitlichen Durchlasse (*c*) entspricht. Es ist somit die Anlage des ganzen complicirten Schutzapparates der Kiemen-Arterien von Pristis bei Rhynchobatus deutlich vorhanden. Da nun diese Bildung bei Rhynchobatus an modificirten, aber unzweifelhaften Copularstücken sich findet, so folgt daraus, dass der bei Pristis die Durchlässe tragende vordere Abschnitt der grossen Copula-Platte aus einer Verschmelzung jener Copularia mit der ursprünglichen Copula-Platte hervorging *).

Es bestehen noch andere Spuren für die angegebene Abstammung des arterienbergenden vorderen Theiles der Copula-Platte bei Pristis, nämlich die beiden am Vorderrande gegen die Zungenbein-Copula ragenden Knorpelhörner (Taf. XIV, Fig. 2 1'') entsprechen genau den Vorderenden der bei Raja vorkommenden Rudimente von Copularien des zweiten Kiemenbogens (vergl. Taf. XVII, Fig. 1). Daraus folgt, dass die complicirte Form der Copula-Platte von Pristis nicht sowohl von dem drei vollständige Copularia-Paare tragenden Zustande von Rhynchobatus sich ableitet, als von einem solchen, bei dem die Copularien des zweiten Kiemenbogens nach Verlust der Verbindung mit letzterem mit ihrem Vorderende ähnlich wie bei Raja frei ausliefen.

Wenn die Vergleichung von Pristis mit Rhynchobatus ergeben hatte, dass die bei ersterem vorkommende einfache Copula-Platte aus der Verschmelzung von drei Paar Copularien mit der primären Copula-Platte entstand, so müssen auch die Copula-Platten von Trygon und Myliobatis so gedeutet werden. Dafür spricht: 1) die lang gestreckte Gestalt derselben, 2) die directe Anfügung der unteren Mittelstücke der Kiemenbogen an den Rand der Platte (Taf. XIV, Fig. 3 2'), endlich 3) das Fehlen jeglicher Spur von gesonderten Copularien. Die bei Pristis bestehende Umwandlung der Platte, in die Form bei Trygon z. B., ist durch Rückbildung und Schwinden der auf der Ventralfläche befindlichen Arterien-Durchlässe sich vorzustellen. Trygon besitzt auf der ventralen Fläche sehr deutliche Spuren von Leisten und Furchen, welche den Kiemen-Arterien als Bahnen dienen und mit jenen an den Copularien von Rhynchobatus viele Aehnlichkeit besitzen. Damit will ich jedoch keineswegs eine directe Anknüpfung ausgesprochen, vielmehr nur auf das Gemeinsame hingewiesen haben,

---

*) Die Copula-Platte von Pristis ist also keineswegs eine blosse Verlängerung der »Cartilago subpharyngea impar«, d. h. der ursprünglichen letzten Copula, wie Stannius angibt, l. c. Seite 83.

welches Trygon und Myliobatis (und gewiss auch die Verwandten) mit Pristis in der Verschmelzung sonst discreter Copularstücke mit der primitiven Copula-Platte besitzen. —

Mit den Modificationen und Umwandlungen, welche das Copular-System der Kiemenbogen eingeht, mussten zugleich die Veränderungen betrachtet werden, welche Theile der Kiemenbogen selbst, nämlich die unteren Endstücke oder Copularia erleiden. Neben diesen finden sich noch Veränderungen der übrigen Gliedstücke vor. Die bei den Notidaniden in der ziemlich gleichartigen drehrunden Beschaffenheit der Knorpel sich äussernde Indifferenz weicht einer bestimmteren Gestaltung. Die beiden Mittelstücke bieten bei den meisten Haien gegen die Articulationsstelle zu Verbreiterungen. Diess ist am wenigsten bei Squatina ausgeprägt, wo die Verbreiterung nur an dem sehr kurzen oberen Mittelstücke sich findet. Am meisten ist es unter den Rochen bei Rhynchobatus, Raja, Trygon. An der Aussenfläche der Mittelstücke entfaltet sich bei den Haien eine dem hinteren Rande folgende Leiste, an der die Radien befestigt sind. Vor der Leiste bildet sich eine zur Aufnahme der Kiemen-Gefässstämme dienende Rinne, und vor dieser verläuft eine je nach der Breite des Bogens stärkere oder schwächere, stets abgerundete Kante, von der die Muskeln der Kiemenwand entspringen. Dieser Vorsprung ist nach vorn häufig wieder durch eine seichte Furche von dem scharfen Vorderrande des Bogens getrennt, wie bei Raja (Taf. XVII, Fig. 1), auch bei Rhynchobatus, während bei Pristis die Blutgefäss-Rinne sich vorwiegend ausprägt und die Muskelleiste mit dem Vorderrande der Rinne zusammenfällt. Diese Modificationen sind stets mehr an dem längeren unteren Mittelgliede als an dem kürzeren oberen entwickelt. Sie gehen wohl sämmtlich aus Anpassungen an die um die Bogen lagernden Theile hervor.

Auch die articulare Verbreiterung entspricht einer Anpassung. Die Begründung dafür findet sich auf der Innenfläche der Bogen. Die Notidaniden besitzen dort einen unansehnlichen Muskel, der an den beiden Mittelstücken sich festsetzt, ohne dass der Ursprungs- und Insertionsstelle eine besondere Auszeichnung zukäme. Er ist oben bereits als Adductor dieser Stücke bezeichnet. Dieser Adductor spielt eine bedeutende Rolle in der Geschichte der Umformung der bezüglichen Gliedstücke. Bei Acanthias, Scymnus und Squatina ist er unansehnlich. Ursprungs- und Insertionsstelle liegen dicht am Gelenk. Bei Acanthias sind diese Stellen an den Knorpelstücken etwas vertieft. Kleine Grübchen stellen sie auch bei Squatina dar. Andere Haie, wie z. B. Galeus (Taf. XIX, Fig. 4 *m*), Scyllium (Taf. XVIII, Fig. 4 *m*), besitzen sie in längere und tiefere Gruben ausgedehnt, welche auf beiden Gliedstücken liegen und an der Articula-

tionsstelle entweder von einander getrennt sind (z. B. bei Scyllium) oder zusammenfliessen (Galeus). Am bedeutendsten sind sie unter den Haien bei Mustelus entwickelt. An dem massiven Kiemenskelete der Rajae sind diese Muskelgruben sehr mächtig, breit und tief, aber an der Articulationsstelle etwas seichter (Tafel XIV, Fig. 6). Aehnlich verhalten sie sich bei Rhynchobatus. An den schlankeren Mittelstücken von Torpedo und besonders bei Pristis sind sie zierlicher gestaltet und mehr in die Länge gestreckt. Sie entsprechen bei Raja und Rhynchobatus der auf der Aussenfläche der Bogen befindlichen Erhebung, an der ein Theil der Radien sitzt. Dieser Vorsprung fliesst hier mit der bei Haien vorkommenden Leiste zusammen, von der die Kiemenmuskeln entspringen.

Wenn wir aussen zur Befestigung von Knorpelradien einen Vorsprung, innen dagegen eine zur Anfügung von Muskeln dienende Vertiefung treffen, so scheint das letztere Verhalten fast wie eine Ausnahme, der Häufigkeit der Fälle gegenüber, wo Ursprungsstellen von Muskeln durch Vorsprünge des Skeletes ausgezeichnet sind. Es ist aber auch die Einsenkung eines Muskels, oder wenn wir es anders ansehen wollen, die Umwachsung der Befestigungsstelle des Muskels von Seite des bezüglichen Skelettheiles nicht minder eine Anpassung an Gegebenes. In dem vorliegenden Falle werden Muskeln, die von einem Kiemenbogengliede zum anderen gehen, bei der zur Schlundwand oberflächlichen Lagerung der Kiemenbogen Einragungen gegen die Schlundhöhle bilden, in demselben Maasse, als das Muskelvolum bedeutend ist und als die beiden sich gegen einander bewegenden Skeletstücke in einem spitzen Winkel sich verbinden. Dieser mit der Zunahme der Muskeln nothwendig eintretende Umstand wird durch die Einlagerung derselben in Nischen des Kiemenskeletes aufgehoben, und so vermag die Vergrösserung der Muskeln ohne Beeinträchtigung des Raumes der Schlundhöhle sich zu entfalten. Die Muskelgruben der Kiemenbogen erscheinen somit als compensatorische Anpassungen, die erst innerhalb des Selachierstammes auftreten. Dass die Weite der Pharynxhöhle damit in Zusammenhang steht, ergibt sich aus einer Vergleichung der Rochen mit den Haien, denn die Muskelgruben und damit auch die Muskeln haben da eine grössere Entfaltung, wo eine geringere Länge der Mittelglieder der Kiemenbogen einer minderen Ausdehnung der Schlundcavität entspricht. So erklärt sich jene Oekonomie des Raumes, die in der Einlagerung der Muskeln in Gruben ausgesprochen ist. Die Vergrösserung des Volums jener Muskeln wird in höheren Ansprüchen an ihre Leistung gesucht werden müssen, welche theils in der respiratorischen Action der Kiemenbogen, theils in ihrer Thätigkeit bei Bewältigung der aufgenommenen Nahrung, in ihrem genaueren Verhalten wenig bekannten Factoren, gesucht werden muss.

Die unter den Notidaniden bei Heptanchus vorhandene Verbreiterung des unteren Endes des ventralen Mittelgliedes, welche sich auf den je nächsten Bogen, denselben an der entsprechenden Stelle deckend, lagert, dient zu Bandverbindungen. Diese Deckplatte (*p*) ist bei Scymnus wie bei Hexanchus kaum angedeutet. Bei Acanthias und Centrophorus ist die Einrichtung besonders an den vorderen Bogen deutlich, am vierten fast verschwunden. Wenig ist sie bei Galeus, mehr dagegen bei Mustelus und noch mehr bei Scyllium entwickelt. Am meisten aber bei Squatina (Taf. XIX, Fig. 1), wo die Deckplatte des ersten Bogens weit über das Copulare des zweiten Bogens sich weglagert. Bei Torpedo (T. marmorata) finde ich einen solchen Fortsatz nur am zweiten Kiemenbogen. Die übrigen Rochen besitzen mit den im Ganzen unansehnlichen nach hinten gerichteten, den Deckplatten der Haie entsprechenden Fortsätzen, auch nach vorn gerichtete. An den ersten drei Kiemenbogen von Raja sind deutliche hintere, den nächsten Bogen erreichende Fortsätze da, der zweite besitzt auch einen vorderen (Taf. XVII, Fig. 1 ^{II}). Bei Pristis, Trygon und Myliobatis sind nur die vorderen vorhanden. Sie bilden zusammen eine continuirliche, dem grossen Copularstück angefügte Reihe. Diese wird bei Rhynchobatus durch eine unvollständige Verschmelzung der Fortsätze zu einer dünnen Knorpelleiste *) vorgestellt, in der Trennungsspuren die den einzelnen Bogen entsprechenden Abschnitte andeuten.

An den Basalgliedern ist eine ähnliche Differenzirung vorhanden. Die einfacheren bei Hexanchus vorhandenen Formen werden durch Verbreiterungen des mit dem oberen Mittelstücke verbundenen Abschnittes umgewandelt, wobei das Knorpelstück eine messerförmige Gestalt empfängt. Der vordere meist gebogene Rand erscheint dabei als stumpfe Kante, während der hintere mehr gerade Rand die Schneide der Klinge vorstellt. Auch das letzte bei allen pentanchen Selachiern den vierten und fünften Bogen tragende dorsale Endstück bietet unter entsprechender Verbreiterung diese Form. Der bei Heptanchus nur kurze dem letzten Bogen entgegen gesendete Fortsatz ist bei den Haien sehr ansehnlich entwickelt, so dass das Stück wie aus zwei terminal verschmolzenen Stücken erscheint. Besonders auffallend ist das bei Squatina. Die Vergleichung von Heptanchus mit Hexanchus hat bereits gelehrt, dass das dorsale Endstück der beiden letzten Bogen dem vorletzten angehört und nur vom letzten zum Anschlusse benutzt wird. Der dem letzten Bogen entgegen kommende Fortsatz ist also eine spätere Differenzirung. Das Fehlen dieses Fortsatzes,

---

*) In der auf Taf. XIV in Fig. 1 gegebenen Zeichnung ist diese Leiste nicht sichtbar, da andere, weiter unten zu berücksichtigende Theile ihr auflagern.

wie es z. B. bei Scyllium catulus (Taf. XVIII, Fig. 4[V]) zu bestätigen ist, entspricht also einem niederen Zustande.

Mit dem Breiterwerden des Basalgliedes entsteht auf seiner unteren Fläche eine Muskelgrube. Sie findet sich an den drei vordersten Endgliedern sehr schwach bei Scyllium (Taf. XVIII, Fig. 4 *m'*). Dem vierten fehlt sie, auch bei Galeus, wo die Gruben (Taf. XIX, Fig. 4 *m'*) bedeutender vertieft erscheinen. Die Gestalt dieser Stücke wird durch Verbreiterung modificirt, wobei die vorhergehenden den Vorderrand der nachfolgenden decken. Squatina liefert ein Beispiel einer solchen Bildung. Sie ruft hier eine neue Modification hervor, indem die Basalstücke des zweiten, dritten und vierten Bogens in der Mitte ihrer Länge von einem schrägen Canale durchbohrt werden, durch den die Kiemenvene läuft. Bei anderen bildet eine beschränkte Verbreiterung einen hakenförmigen Fortsatz, z. B. bei Mustelus. —

Durch diese Basalstücke werden die Kiemenbogen sowohl unter sich verbunden, als auch an das Axenskelet befestigt. Bei allen Haien lagern sie beweglich unter dem Anfange der Wirbelsäule, der Verbindung mit dem Cranium entbehrend. Diese tritt dagegen theilweise unter den Rochen auf. Bei Raja und Rhynchobatus ist keiner der Kiemenbogen mit dem Cranium in directem Zusammenhange. Das dorsale Endstück des ersten ist mit dem Zungenbeinbogen (resp. dem bei den Rochen an den Schädel getretenen ventralen Stücke desselben) verbunden und besitzt dadurch mittelbare Beziehungen zum Cranium. Die folgenden legen sich an die Basalfläche der Wirbelsäule und sind daselbst fester angeheftet als bei den Haien. Torpedo (Taf. XIII, Fig. 3) besitzt am ersten dorsalen Endstücke einen vorwärts gerichteten Fortsatz (*p*), der mit dem hinteren Rande des Hyomandibulare (*Hm*) sich verbindet, nahe an der Einlenkung desselben an das Cranium. Bei Trygon dagegen heftet sich der erste Kiemenbogen mit einem Fortsatze des oberen Mittelstückes dicht hinter dem Zungenbeinbogen an das Cranium, während das Basalglied an den Anfang der Wirbelsäule gelagert ist und darin mit den übrigen Basalgliedern übereinkommt. Die Befestigung derselben (Taf. XIV, Fig. 2 [I–V] *br*) an die Wirbelsäule ist eine sehr innige, und bei Myliobatis bietet die Wirbelsäule sogar Vertiefungen zur Aufnahme jener Glieder dar. Die Verbindung des Kiemenskeletes mit dem Axenskelete ist also bei den Selachiern nur in ganz geringem Grade durch das Cranium vermittelt. Da der bei einigen Rochen vorkommende Zusammenhang zwischen Cranium und dem ersten Kiemenbogen durch die Abstufungen, die er in der Verbindung nicht des dorsalen Endgliedes, sondern des oberen Mittelstückes zeigt, als erst spät erworbener sich kundgibt, wird die

Trennung vom Cranium als der mit Beziehung auf die Abtheilung primäre Zustand zu gelten haben*).

In dieser Beziehung besteht also bei den Selachiern eine weiter vorgeschrittene Differenzirung als bei den lebenden Ganoïden und den Teleostiern, deren Kiemenbogen unterhalb der Schädelbasis lagern, oder, wie bei den Stören, sogar in engerer Verbindung mit dem Cranium stehen.

Als eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit hebe ich noch die Richtung der Basal-Endglieder hervor, in der alle Selachier, selbst solche, die eine festere Verbindung der Stücke mit der Wirbelsäule besitzen (z. B. Trygon), übereinstimmen. Die Basalglieder sind schräg von vorn nach hinten gestellt und bilden damit einen mehr oder minder bedeutenden Winkel mit den Mittelgliedern der Kiemenbogen (vergl. Taf. XIV, Fig. 2; Taf. XVIII, Figg. 1, 2, 4; Taf. XIX, Fig. 4). Indem hiedurch die einfache Bogenform eine auffallende Modification erfährt, wird nach dem Grunde derselben gefragt werden dürfen. Eine Erklärung für dieses Verhalten finde ich in der Ablösung vom Cranium und in dem daraus sich ableitenden Freiwerden jener Stücke, die ihre Stellung dann der Richtung entlang nehmen, in welcher unmittelbar unter ihnen die Ingesta ihren Weg finden. Die Stellung ist somit von einer Anpassung an die Bahnrichtung der den Pharynx passirenden Bissen anzusehen. Diese Anpassung stellt jedoch einen bereits ererbten Zustand vor, da er schon bei Embryonen (vergl. Taf. XXI, Fig. 4) deutlich erkennbar ist. Auf dieselbe Weise kann auch die ähnliche Stellung der ventralen Endglieder (Copularia) erklärt werden. Wenn das diese Deviationen bewirkende Moment auf die Mittelglieder keinen Einfluss äussert, so vermögen wir in der Verbindung derselben mit den Septis der Kiementaschen und dadurch mit dem Integumente ein die Fixirung dieser Stücke bedingendes Verhalten zu erblicken, welchem jene Endglieder sich entziehen.

Von allen Kiemenbogen ist der letzte mit den tiefst greifenden Modificationen versehen, er bedarf daher einer besonderen Darstellung, nachdem das bisher über die Kiemenbogen Geäusserte zum grössten Theile nur auf die vorhergehenden näheren Bezug hatte. Diese Modificationen erscheinen am letzten Bogen unabhängig von der Zahl der vorhergehenden. Sie bieten bei den Noti-

*) Ich bemerke diess desshalb, weil man bei Rochen in der Verbindung eines Kiemenbogens mit dem das Cranium vorstellenden Theile des Axenskeletes die Fortdauer eines Zustandes sehen könnte, den ich als den ursprünglichen vorauszusetzen Gründe habe. Es wäre also jene Verbindung nicht als ein Rest des ursprünglichen Verhaltens anzusehen. Dass sie durch einen Fortsatz des oberen Mittelstückes und nicht durch das obere Endstück erreicht wird, spricht deutlich für ihre secundäre Natur, und bei der nicht allgemeinen Verbreitung bei allen Rochen stellt sich die Einrichtung als eine erst bei den Rochen erworbene dar.

daniden im Wesentlichen Uebereinstimmung mit den übrigen nur fünf Bogen besitzenden Selachiern. Daraus folgert sich, dass der umgestaltende Einfluss in den mit dem Bogen in Beziehung stehenden Theilen gesucht werden muss, dass also auch hier wieder Anpassungen walten müssen.

Durch den Mangel einer Kieme an der hinteren Wand der letzten Kiementasche entbehrt der letzte Bogen der specielleren Beziehung zu den Athemorganen. Es fehlen ihm die Radien (wenigstens in der ausgebildeten Form), und er dient mehr zur Begränzung und Stütze der inneren Kiemenspalte. Im Reichthum an Gliedern steht er stets gegen die anderen Bogen zurück. Meist besitzt er nur zwei Glieder, so bei den Notidaniden, Acanthias, Galeus, Scyllium u. a. Das grössere entspricht dem unteren Mittelgliede, das zweite dem oberen. Das letztere scheint bei vielen Haien und bei den Rochen mit dem dorsalen Endgliede des vorletzten Bogens verschmolzen zu sein, wenn die bedeutende Länge des zum fünften Bogen tretenden Schenkels jenes Stückes so gedeutet werden darf.

Aus der geringen Gliederung entspringt eine geminderte Beweglichkeit dieses Bogens, welche durch die Verbindung mit dem Schultergürtel noch tiefer sinken muss. Das mächtigste untere Stück erscheint bald in grösserer, bald in geringerer Uebereinstimmung mit dem homodynamen Stücke der vorhergehenden Bogen, bald ist die Verschiedenheit eine mindere. Bei den Notidaniden rufen Fortsatzbildungen oder Verbreiterungen den bedeutendsten Unterschied hervor. Bei den übrigen Haien wird der letztere noch durch mannichfache andere Sculpturen erzeugt, die von Muskel-Insertionen ausgegangen zu sein scheinen. Ausser bei den Notidaniden ist das bezügliche Stück am wenigsten bei den Scyllien differenzirt (vergl. Taf. XVIII, Fig. 4 ^{V}). Es ist zwar breiter als die vorhergehenden, aber am hinteren Rande der äusseren Hälfte findet sich eine Vertiefung. Sie entspricht scheinbar der Muskelgrube der vorhergehenden Stücke. Die Grube führt median zu einem Ausschnitt (*n*), an welchem hinten eine Knorpelzacke vorspringt. In der flachen Vertiefung lagert der Ductus Cuvieri, der durch den von der Zacke überragten Ausschnitt von der dorsalen Fläche des Knorpelstückes zur ventralen gelangt und dann median zum Sinus venosus verläuft.

Bei Galeus (Taf. XIX, Fig. 4 ^{V}) fehlt die Vertiefung, aber der Ausschnitt mit der Zacke besteht in der gleichen Beziehung zum Cuvier'schen Gange, ebenso bei Acanthias, während bei Scymnus und Prionodon der Ausschnitt in gleicher Weise, aber die ihn überragende Zacke noch bedeutender entwickelt ist. Bei Cestracion, auch bei Spinax, fehlt der Ausschnitt. Angedeutet ist er bei Squatina.

In diesen Einrichtungen ist eine Anpassung an das Gefäss-System ersichtlich. Mit der Anlagerung des Cuvier'schen Ganges (Taf. XII, Fig. 5 *dc*) empfängt der letzte Bogen Beziehungen zu demselben, er umwächst ihn, bietet ihm zuweilen eine flache Vertiefung zur Einbettung und einen Ausschnitt als Durchtrittsstelle. In der citirten Figur ist dieses Verhalten bei Scyllium dargestellt.

Mit der Ausbildung der Zacke verbindet sich, besonders bei den letzterwähnten beiden Gattungen, eine Verbreiterung an dem medialen Abschnitte des Knorpels. Für die Notidaniden ist derselben schon gedacht worden.

Die besonders bei Hexanchus sehr breite Platte legt sich nur mit einer schmalen Strecke an die Copula, ist aber derselben auch mit dem übrigen medialen Rande durch eine aponeurotische Membran verbunden und vergrössert damit die von der Copula-Platte zur Anfügung des Pericardiums gelieferte Fläche. Aehnlich ist es bei anderen Haien. Von Scyllium habe ich diese Beziehungen zum Pericardium auf Taf. XII in Fig. 5 abgebildet. Somit tritt der letzte Kiemenbogen auch zum Herzen in Beziehung *). In einer grösseren Ausdehnung ist der verbreiterte Anfang jenes Bogens bei Mustelus in Zusammenhang mit der Copula.

Unter den Rochen finde ich ein solches Verhältniss nur bei Pristis, wo das betreffende Knorpelstück mit einer medialen Concavität die Seitenwand für einen das Pericard umschliessenden Raum bildet (s. Taf. XIV, Fig. 2 V). Bei den übrigen Rochen ist durch die Ausdehnung der Copula-Platte die Betheiligung des letzten Kiemenbogens an einer Stützbildung für den Herzbeutel ausgeschlossen. Dagegen erlangt jener Bogen hier eine andere Function, die mit seiner speciellen Umgestaltung in Verbindung steht.

Nahe an der Articulation mit dem oberen Gliede besitzt das Hauptstück des letzten Kiemenbogens eine mit dem Schultergürtel verbundene Stelle. Die Anfügung geschieht durch straffe Bandmasse. Bei den Haien ist der betreffende Theil des Schultergürtels zuweilen durch gelenkkopfartige Bildungen ausgezeichnet, deren ich in einer früheren Arbeit **) Erwähnung that. Obschon bei allen Haien nachweisbar, prägt sich diese Anfügung doch nicht überall an der Verbindungsstelle des Kiemenbogens aus, so z. B. bei den Scyllien, indess bei anderen das bezügliche Bogenstück gegen die Verbindungsstelle zu nicht nur massiver erscheint, sondern auch mit bestimmten Sculpturen versehen ist. Eine

*) Dass nur ein Theil der vom letzten Kiemenbogen gebildeten Verbreiterung zu jenem Verhalten beiträgt, sei hier bemerkt. Ein anderer Theil, der laterale, wird von Muskeln eingenommen, besitzt also andere Beziehungen.

**) Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere, II. Heft, S. 78.

Verdickung der Verbindungsstelle bieten die Notidaniden. Bei Acanthias und Scymnus ist diese Veränderung weiter differenzirt und entspricht der bedeutenden Stärke des gesammten Gliedes. Aehnlich verhält sich auch Cestracion (Taf. XIX, Fig. 3).

Am meisten jedoch ist diese Beziehung zum Schultergürtel bei den Rochen ausgebildet, bei denen das bei den Haien noch schwankende Verhalten eine bestimmtere Gestalt gewinnt. Das Bogenstück zeichnet sich nicht nur von den vorhergehenden durch bedeutende Länge aus, sondern es stellt auch durch seine grösstentheils cylindrische Gestalt und den gestreckten Verlauf ein den übrigen Bogen entfremdetes Gebilde vor. Die Differenzirung dieses Abschnittes aus dem gesammten Kiemengerüste ist damit vervollständigt. Er ist ohne Beziehungen zu einer einzelnen Kieme zur Stütze des Kiemengerüstes geworden, und die beiderseitigen Stücke treten wie Strebepfeiler vom vorderen Rande des Schultergürtels zur Seite der Copula-Platte convergirend vor. Raja, Rhynchobatus und Torpedo besitzen dieses Verhalten in sehr ausgeprägter Form (vergl. Taf. XIV, Fig. 1; Taf. XVIII, Fig. 1; Taf. XX, Fig. 1), für welche die bestimmtere Abgränzung und Verbreiterung der Verbindungsfläche besonders bei Torpedo (Taf. XX) bemerkenswerth ist. Ein Bogentheil des Kiemengerüstes, der nach Verlust der Kieme von den übrigen Bogen sich absonderte, wird also durch erst angedeutete, dann allmählich bestimmter hervortretende Beziehungen zum Schultergürtel zu einer Stütze des gesammten Kiemenapparates. Vielleicht ist darin eine Compensation für die Geringfügigkeit der Leistung gegeben, welche der gleichfalls modificirte Zungenbeinbogen gerade bei den Rochen dem Kiemengerüste als Stütze bieten kann.

Durch die bei den Notidaniden bestehende grössere Anzahl der Kiemenbogen wird die Frage angeregt, wie das fünfbogige Kiemengerüste der Mehrzahl der Selachier sich zu jenem der Notidaniden verhalte, dem sechs und sieben Bogen zukommen. Man wird die geringere Zahl als eine Rückbildung aus der grösseren Zahl betrachten können, aber dann fragt es sich wieder: welche Bogen sind durch Rückbildung verschwunden? Nach den Angaben von Stannius kommen am letzten Kiemenbogen vieler Haie Rudimente eines sechsten Bogens vor. Dann würde also die Rückbildung hintere Bogen betroffen haben müssen, und die bestehende grosse Uebereinstimmung, welche der letzte Bogen bei den Notidaniden mit dem letzten Bogen der übrigen Haie besitzt, würde eine von Seiten des letzteren eingegangene Anpassung an die neuen Verhältnisse sein, die nach Rückbildung eines dahinter gelegenen Bogens an ihn herantreten.

Eine derartige Argumentation würde jedoch der sachlichen Begründung entbehren, da die Mittheilungen von Stannius keineswegs vollkommen richtig

sind. Allerdings lagert ein Knorpelstück bei vielen Haien dem letzten Kiemenbogen an, allein es findet sich nicht am hinteren, wie von Stannius sehr bestimmt angegeben ward, sondern am äusseren Rande. Daher kann ich diesen Knorpel, der durch seine Beziehungen sich in ganz anderer Weise kundgibt (s. darüber unten), nicht als Rest eines sechsten Kiemenbogens deuten. Die Frage nach den Beziehungen des aus fünf Bogen gebildeten Apparates zu dem aus einer grösseren Anzahl zusammengesetzten der Notidaniden darf auch nicht so behandelt werden, als ob die eine Form der anderen unbedingt als Stammform diene, denn wenn auch bei den Notidaniden sich viele niedere Einrichtungen forterhalten haben, so repräsentirt diese Abtheilung doch keineswegs die Stammältern der übrigen Haie, so wenig als von letzteren die Notidaniden ableitbar sind. Es wird also nur gefragt werden können, ob die mindere Zahl durch Reduction von einer grösseren Zahl sich herleitet, von der bei einer Abtheilung der lebenden Haie noch ein ähnlicher Zustand sich fortvererbt hat. Diese Frage soll, soweit sie für jetzt zugängig ist, in der zweiten Abtheilung dieser Arbeit besprochen werden.

Die durchgegangene Reihe von Formen des Kiemenskeletes bot einerseits vielfache Differenzirungen der einzelnen Stücke der Bogen, von denen die ersten durch ihre gleichartigen Beziehungen zu den Kiementaschen bei aller Veränderung einzelner Theile minder grosse Verschiedenheiten boten, oder doch nur solche, die durch nachweisbare Uebergänge von einem Bogen zum anderen sich verknüpfen liessen. Sehr einfach fanden sich die Knorpelspangen der Bogen bei den Notidaniden. Die drehrunden Stücke derselben gingen bei den übrigen Haien allmählich in breitere Gebilde über, an deren Innenfläche sich mit kleinen Anfängen beginnende Muskelgruben ausprägten; schon bei den Haien erreichten diese eine ziemliche Ausdehnung. Allgemein wurden sie bei den Rochen und erschienen dabei von Einfluss auf das Relief der Aussenfläche der Bogen. Die bedeutendste Abweichung bot der letzte, der leeren Wand der letzten Kiementasche angehörige Bogen dar. Durch die Ausbildung einer schon bei den Notidaniden bestehenden Beziehung zum Schultergürtel erlangte das ventrale Mittelstück dieses Bogens schon bei den Haien eine von dem der anderen Bogen abweichende Gestaltung. Diese entsprach vorzüglich der von diesem Stücke übernommenen Stützfunction, durch die es nach verlorener Beziehung zu einer Kieme *) sich in meist umfänglichem Volum forterhalten haben konnte. Bei den Rochen bildet sich dieses Knorpelstück noch mehr in der angeführten

*) Der Nachweis, dass auch dieser letzte Bogen eine Kieme trug, wird weiter unten geliefert werden.

Richtung aus, und verliert dabei auch in seiner Anordnung fast gänzlich den Charakter eines Kiemenbogen-Theiles. Doch bleibt in der Verbindung mit einem dorsalen Endstücke auch in dieser extremen Form die ursprüngliche Beziehung erhalten.

Mehr als an den Mittelgliedern der Bogen sind an den medianen Verbindungstheilen Veränderungen nachweisbar. Die ventralen Endstücke der Bogen verbanden sich bei Heptanchus mit unpaaren Copulae, deren hier fünf bestehen. Nur zwischen dem ersten und zweiten Bogen fehlt die Copula, und der letztere schliesst sich der Copula des Zungenbeinbogens an. Diess Verhalten bleibt für die Haie allgemein, aber in Einem Falle erhielt sich von einer Copula zwischen erstem und zweitem Kiemenbogen ein Rudiment. Von den Copulae treten nur die vorderen uns gleichartig entgegen. Die letzte ist bedeutend grösser und schon hier nicht mehr blosses Verbindungsstück von Kiemenbogen, sondern Stütze des Pericardiums und Befestigungsstelle von Rumpf-Muskeln. Hexanchus zeigt eine Weiterbildung des Volums der letzten Copula und Rückbildungen an den anderen. Diese werden bei anderen Haien noch weiter geführt, und von den Copulae bleibt ausser der letzten nur noch eine (Acanthias, Squatina, Scymnus), oder auch diese schwindet (Galeus, Scyllium etc.), und die letzte zu einer grossen Platte umgestaltete Copula nimmt die Kiemenbogen, den zweiten bis vierten, mittels der unteren Endglieder oder Copularia auf.

Die Rochen besitzen von dem ganzen System der Copulae nur das letzte Stück. Die drei Paare von Copularia erhalten sich nur in einigen Gattungen selbständig (Torpedo, Rhynchobatus). Das vordere Paar schwindet bei Raja theilweise und verschmilzt seine Rudimente mit der Copula-Platte. Eine wenig bewegliche Verbindung mit letzterem Stücke bieten die Copularia schon bei Rhynchobatus dar. Diess leitet zu dem Verhalten bei Pristis, wo Copularia und Copula zu einem einzigen Stücke zusammentraten. Diese Verschmelzung war durch Beziehungen zu den Stämmen der Kiemen-Arterie eingeleitet, die gleichfalls bei Rhynchobatus angedeutet waren. Bei Pristis gingen aus den bei Rhynchobatus vorkommenden Furchen Canäle hervor. Diese Verschmelzung von Bogenstücken (Copularia) mit der letzten Copula führt zur Bildung einer grossen, die ventralen Mittelglieder aufnehmenden Knorpelplatte bei Trygon und Myliobatis. Diese Platte hat die Beziehungen zu Gefässstämmen verloren und damit auch die Spuren, welche bei der Vergleichung von Rhynchobatus und Pristis den Nachweis für die Entstehung der Platte aus der letzten Copula und drei Paaren von Copularien liefern konnten. Wie Rhynchobatus bezüglich dieser Verhältnisse die Verknüpfung mit Raja und Torpedo darbietet, so verbindet also Pristis die bei Trygon und Myliobatis bestehenden Formen.

Von der Reihe der Copulae bleibt somit Ein Stück, welches von den Notidaniden durch die übrigen Haie sich vergrössert und bei den Rochen noch bedeutender wird. Die Lagerung an der unteren Schlundwand hatte ihm den Namen »Cartilago subpharyngea impar« verschafft. Die damit ausgedrückte Beziehung zum Pharynx halte ich für untergeordnet gegenüber der anderen zum Herzbeutel, oder vielmehr zum Herzen und den grossen Gefässen, die es von oben her deckt. Indem diese Knorpelplatte das Herz gegen die Schlundhöhle deckt, hält sie die Einflüsse ab, welche beim Durchgange der Ingesta, wie bei den respiratorischen Bewegungen der Schlundwände auf das darunter gelegene Herz sich äussern müssten, wenn die letzte Copula dem Umfange der vorderen gleichkäme. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet ergibt sich die Copula-Platte in näheren Zusammenhang mit den Circulations-Organen, und die bei Rhynchobatus und Pristis bestehenden Beziehungen der Copularia oder des aus diesen gebildeten, mit der primären Copula-Platte verschmolzenen Theiles erscheinen als eine Weiterbildung und eine Ausdehnung der Function der Copula-Platte.

Kiemenstrahlen.

Diese an der äusseren Seite der Kiemenbogen sitzenden Knorpelstäbchen erscheinen als discrete Skelettheile, welche die Wände der Kiementaschen stützen und damit zu den Kiemen selbst nähere Beziehungen besitzen, als die vorhin beurtheilten Bogen. Sie finden sich nur an den beiden Mittelstücken der letzteren. In der mindesten Anzahl, aber an Volum am stärksten finde ich sie bei Scymnus. Es sind 3—5 mit stärkerer Basis an den Bogen befestigte Knorpelstäbe, welche terminal sich verjüngen. Einer dieser Radien sitzt regelmässig an der Verbindungsstelle des oberen und unteren Mittelgliedes, er sei als Mittelstrahl aufgeführt. Einige Male sah ich, dass ein Strahl einen zweiten nahe an der Basis eingelenkt trug. Der an der Verbindung beider Bogenstücke entspringende Strahl ist auch bei Hexanchus sehr mächtig; ihm folgen aufwärts noch 4—5, abwärts noch 7—8, allmählich an Grösse abnehmend. Die letzten oben wie unten sind ganz kleine Knorpelchen. Die stärkeren Radien sitzen näher an einander. Gleichmässiger sind die auch ziemlich gleich starken Radien bei Heptanchus. Auf einen Bogen kommen 10—12. Das Vorwiegen der mittleren erscheint wie bei Hexanchus auch bei manchen anderen Haien. Cestracion, Acanthias, Centrophorus und auch Galeus besitzen den Mittelstrahl als den bedeutendsten. Bei Centrophorus und Acanthias sind ihm die nächsten dicht angefügt, die übrigen 8—10 sitzen in weiteren, aber ziemlich regelmässigen Abständen. Das kleine dorsale Bogenglied trägt die geringere Zahl. Diese Radien

sind aber nicht immer kleiner; bei Mustelus sind sie sogar grösser als die des ventralen Stückes. Die Gesammtzahl beträgt an einem Bogen 8—12 bei Scyllium und Galeus. Einige unansehnliche Knorpelchen finden sich ausserdem noch oben und unten vor, als Rudimente von Radien zu deuten. Bei den Haien bewegt sich die Radienzahl somit zwischen 3—15. Diese Zahl ist den Rochen gegenüber eine geringe.

Bei den untersuchten Rochen finde ich die Radien dichter gereiht und in grösserer Anzahl, besonders bei Rhynchobatus und Pristis (Taf. XIII, Fig. 5). In der Gestalt kommen die der genannten Gattungen wie jene von Trygon (vergl. Taf. XIII, Fig. 2) und Myliobatis denen der Haie gleich, doch ist die Basis der Quere nach verbreitert. Bei Rhynchobatus zähle ich 28—30 Radien an einem Bogen. Der Mittelstrahl ist an seiner Basis mit den benachbarten zu einer Platte verschmolzen, so dass die bei den Haien bestehende Häufung von Radien an der Articulation zwischen oberem und unterem Mittelgliede hier weiter gebildet erscheint. Rhynchobatus theilt diesen Befund mit Pristis (Taf. XIII, Fig. 5 ϱ), Trygon und Myliobatis entbehren ihn. Der letzte Strahlen tragende Kiemenbogen bietet (bei Trygon pastinaca) den untersten Radius insofern von den anderen verschieden, als er selbst einige kurze Radien trägt. Es sind das nicht etwa durch Verbreiterung eines Strahles gebildete Stücke, sondern genau dieselben Gebilde, die weiter gegen den Kiemenbogen zu an diesem selbst sitzen. Diess unscheinbare Verhalten sehe ich als eine sehr wichtige Thatsache an, welche zeigt, dass ein Radius dadurch Modificationen seiner Function erleidet, dass er zur Stütze anderer Radien wird.

Raja bietet Veränderungen der bei den übrigen Rochen wie bei den Haien zugespitzt auslaufenden Radien. Nur der Mittelstrahl bleibt in der einfachen Form. Die über und unter diesem sitzenden laufen in eine sehr dünne Knorpelplatte aus, welche sich in zwei Lappen spaltet. Der kleinere und kürzere Lappen ist gegen den Mittelstrahl gerichtet, sieht also bei den oberen Radien abwärts, bei den unteren aufwärts. Der grössere und weiter vorspringende Lappen besitzt die entgegengesetzte Richtung. An den oberen 5—6 Radien sind die Terminalplatten unter einander zu einer Knorpellamelle verschmolzen. Die Radienzahl beläuft sich an einem Bogen gegen 20. Cuvier gibt deren 11—12 an und beschreibt sie als terminal unter einander verschmolzen. Auf 8—9 ist sie bei Torpedo gesunken. Die terminale Verbreiterung der Radien ist hier weiter gebildet, indem die Knorpellamelle beiderseits ausgedehnt ist und durch kleine Buchten mehrfach gelappt wird (vergl. Taf. XIII, Fig. 3; Taf. XX, Fig. 1). Die einander zugewendeten Theile der Endlamellen benachbarter Radien berühren sich, legen sich auch theilweise über einander und sind

wie ein Dach über dem geschlossenen Theil der Kiementasche gewölbt. Eigenthümlich ist die continuirliche Verbindung der Radien mit den Kiemenbogen. Sie erscheinen dadurch als Fortsätze der Bogen selbst. Zweifelhaft bleibt dabei, ob dieser Befund nicht ein ursprüngliches Verhältniss darstellt, so dass die sonst allgemein vorkommende Selbständigkeit der Radien aus einer Lösung jenes primitiven Zusammenhanges hervorging.

Dem letzten Kiemenbogen werden im Allgemeinen Radien abgesprochen, und in der That fehlen jene Knorpelstäbe, die als Stützen der Kiemen an den anderen Bogen bestehen und mit ihren Modificationen oben vorgeführt wurden. Man könnte daher Zweifel hegen, ob der letzte Bogen je einmal Beziehungen zu einer Kieme besass. So sehr auch die in vielen Punkten bestehende Uebereinstimmung auf ursprünglich gleiche functionelle Beziehungen mit den anderen hinweist, so wenig wird dadurch bei dem nachweisbaren Bestehen anderer Beziehungen des Bogens bewiesen, und die Auffassung desselben als eines Kiemenbogens bleibt nur wahrscheinlich. Sicher gestellt wird sie erst mit dem Nachweis einer Kieme, sei diese auch nur vorübergehend während einer Embryonalperiode vorhanden. Durch das Auffinden von Theilen, welche in ihrer Beziehung zu den Kiemen sich als Attribute der Kiemenbogen ergeben, wird aber auch bei nicht mehr bestehender Kieme die Deutung des bezüglichen Bogens als Kiemenbogen gefördert werden müssen. Solche Theile sind die Kiemenstrahlen.

Am äusseren Rande des fünften Kiemenbogens finde ich bei Scyllium eine Reihe von kleinen Knorpelstückchen gelagert. Sie liegen dicht unter der die letzte Kiemenspalte auskleidenden Haut, also unmittelbar am Vorderrande der äusseren Fläche des Bogens. Zwei oder drei vordere (mediale) Stücke (Taf. XII, Fig. 5 ϱ) sitzen mit breiter Basis am Bogen und laufen in eine scharfe freie Kante aus; sie sind keilförmig gestaltet. Ein drittes oder viertes Stück (ϱ') erstreckt sich dem vorhergehenden dicht angeschlossen längs des übrigen Randes bis zum Ende des bezüglichen Bogentheiles. Es beginnt mit einer Anschwellung, welche die Form des anstossenden Knorpelchens besitzt, bietet dann eine etwas dünne Stelle und setzt sich darauf wieder stärker längs des Bogens fort, um zugespitzt, aber immer dem Bogen anliegend, auszulaufen. Die Länge dieses Stückes beträgt das Doppelte der beiden erst erwähnten Knorpelchen zusammen genommen. Die Stelle, an der diese Knorpelstücke sitzen, entspricht ziemlich genau der Stelle, an der bei anderen Bogen Kiemenstrahlen sich finden. Da an der erwähnten Stelle kein anderer Skelettheil seine natürliche Lagerung haben kann, da ferner ausser den Radien nicht einmal ein Skelettheil existirt, der durch mehrfache einem Bogengliede angelagerte Knorpel-

stückchen repräsentirt sein könnte, wird man in jenen Knorpelchen Homologa von Radien zu erkennen haben. Die vorderen, medialen, kleineren Stückchen sind als rudimentäre Radien anzusehen. Das von ihnen noch Bestehende entspricht der Basis. Das längere Knorpelstück (ϱ') wird gleichfalls auf Radien bezogen werden müssen, allein es bleibt fraglich, ob man es als aus mehreren Radien-Rudimenten verschmolzen oder durch Verlängerung eines einzelnen Rudimentes, durch Auswachsen der Basis eines Radius entstanden sich zu denken hat. Die mit den beiden ersten Stücken gleichartige Gestaltung des Anfangs dieses Stückes macht eine Verschmelzung wahrscheinlich. Jedenfalls sind diese Knorpel sämmtlich aus Radien hervorgegangen.

Bei anderen Haien findet sich an der Stelle, wo bei Scyllium eine Reihe von Knorpelstücken liegt, nur ein einziger Knorpel. Dieser läuft bei Spinax in drei abgerundete Fortsätze aus, wodurch er auf seine Zusammensetzung aus drei Radien hindeutet (Taf. XVIII, Fig. 6 ϱ). Lang und schmal finde ich ihn bei Mustelus. Gleichfalls lang und an seinen lateralen zwei Drittheilen mit breit aufsitzender Basis versehen erscheint der Knorpel bei Pristiurus. Kürzer, aber massiver, bei Acanthias (Taf. XVIII, Fig. 3 ϱ) und Centrophorus (Taf. XVI, Fig. 1 ϱ), noch mehr verkürzt bei Scymnus (Taf. XIX, Fig. 2) und Cestracion (Taf. XIX, Fig. 3). Bei letzterem vermittelt er die Verbindung des letzten Kiemenbogens mit dem Schultergürtel, ist daher vom vorderen Bogenrande weiter nach aussen gerückt.

Diesen Knorpel hat Stannius*) bei einer Anzahl von Haien nach-

---

*) Zootomie der Fische, S. 81. Die Verschiedenheit in der Angabe von Stannius bezüglich der Lagerung des von ihm als sechster Kiemenbogen gedeuteten Radienrudimentes, im Gegensatze zu der von mir nach dem natürlichen Befunde gegebenen Darstellung, ist mir nur dadurch erklärlich, dass Stannius die Bezeichnung »hinten« in Beziehung auf den Körper des Thieres nimmt, während ich sie nur auf den Kiemenbogen beziehe. Da das in Betracht kommende Stück des fünften Kiemenbogens mehr oder minder schräg von vorn nach hinten gerichtet ist, wird ein an der eigentlichen Aussenfläche des Bogens gelegener Theil da, wo das Bogenstück sich aufwärts biegt, scheinbar eine hintere Lage erhalten. Da der Radienknorpel jedoch keineswegs bei allen an dieser aufwärts gekrümmten Stelle liegt, bleibt es immer noch auffallend, dass Stannius jene Lagebezeichnung so bestimmt geäussert hat. Dass hinter dem Bogen kein Knorpel, der hieher bezogen werden könnte, vorkommt, glaube ich behaupten zu dürfen. Was Stannius (S. 82) von einem zweiten Knorpelstreif bei Sphyrna und Scoliodon erwähnt, wird beim äusseren Kiemenskelete von mir berücksichtigt werden.

Bezüglich des Vorkommens des Radienknorpels am letzten Bogen bemerke ich, dass ich bei den Notidaniden vergeblich danach suchte. Bei den Rochen fehlt er ebenfalls, wie schon Stannius anführt. Hier erklärt sich das Fehlen aus der noch weiter als bei den Haien vorgeschrittenen Umwandlung des letzten Kiemenbogens.

gewiesen und als Rudiment eines sechsten Kiemenbogens gedeutet. Ist schon die Lagerung dieses Theiles jener Deutung entgegen, so ist das Verhalten bei Spinax, am meisten bei Scyllium, entscheidend für die Auffassung des Knorpels als eines rudimentären Kiemenstrahls, oder eines aus Verschmelzung mehrerer Rudimente entstandenen Radiencomplexes.

Somit besitzt auch der letzte Kiemenbogen der Haie Radien, deren rudimentärer Zustand dem Fehlen einer Kieme entspricht.

Die Umbildung dieser Rudimente in einen langen Knorpelstreif wird mit der Verwendung in Verbindung stehen, in welche diese Theile treten.

Mit den Kiemenbogen steht noch eine andere Kategorie von knorpeligen Skelettheilen in Verbindung, welche eine zwar nur untergeordnete Bedeutung besitzen, aber doch der Vollständigkeit wegen hier zu erwähnen sind. Sie liegen als kleine Knorpelchen an der concaven Seite der Bogen und stützen Erhebungen der Haut der Schlundhöhle, die nach innen oder gegen die inneren Kiemenöffnungen zu vorspringen. Ich will diese Knorpelchen als Pharynx-Radien unterscheiden. Sie beschränken sich auf die Mittelglieder der Bogen, am häufigsten dem unteren Mittelgliede angefügt. Lockeres Bindegewebe gestattet ihnen kleine Lageveränderungen. Am schwächsten sind die Pharynx-Radien bei den Notidaniden entwickelt. Bei Heptanchus fehlen sie dem ersten und zweiten Kiemenbogen ganz und erst am dritten ist ein kurzes Stückchen bemerkbar. Der vierte trägt zwei Erhebungen, denen Knorpelchen zu Grunde liegen, und erst am fünften und sechsten Bogen sind die Erhebungen ansehnlich und zwei davon besitzen längere Knorpelstückchen als Stützen. Alle Knorpelchen sind abgeplattet und legen sich etwas an die hintere Fläche der bezüglichen Kiemenbogen an. Hexanchus hat diese Pharynx-Radien etwas weiter entwickelt. Der erste Bogen besitzt innen einen glatten Hautüberzug. Am zweiten tritt eine leichte papillenartige Falte vor, die der Stütze entbehrt. Zwei Vorsprünge trägt der dritte Bogen, aber einer wird nur von der Haut gebildet. Am vierten und fünften Bogen sind dagegen je drei mit knorpeliger Grundlage versehene Erhebungen vorhanden. Auch bei den Dornhaien sind diese Gebilde nicht ganz allgemein; Centrophorus (C. granulosus) entbehrt ihrer an den vordersten drei Kiemenbogen. Erst am vierten sitzen 3—4 von Knorpelchen gestützte schlanke Zacken an der hinteren Kante der Innenfläche des Bogens und ragen über die vorletzte innere Kiemenspalte weg.

Mit der Verbreiterung der Mittelglieder der Kiemenbogen, wie es durch die Entfaltung der Muskelgruben (s. S. 149) der Fall ist, vertheilen sich die Zacken, und damit auch ihre Knorpelstützen, auf die vordere und hintere Kante des Bogens. Sie ragen dann gegen die inneren Kiemenspalten von zwei Seiten her vor. Diess ist schon bei den Scyllien der Fall, deren Radien noch ziemlich spärlich sind. Zahlreicher werden sie bei manchen anderen Haien. Mit dem zunehmenden Alter des Thieres tritt nicht bloss eine Vergrösserung der einzelnen Radien ein, sondern auch eine Vermehrung, indem oben und unten neue, erst als blosse Hauterhebungen angedeutete hinzukommen.

In der diese Radien überkleidenden Pharynxhaut findet sich häufig ein sehr entwickelter Besatz derselben Hautzähnchen, wie sie dem äusseren Integumente zukommen und bei manchen Haien auch sonst in der Pharynxhaut verbreitet sind.

Die ganze Vorrichtung bildet in ihrem höchsten Ausbildungsgrade durch das Ineinander-

greifen der beiderseits gegen die innere Kiemenspalte vorragenden Zacken einen die Kiementaschen von der Schlundhöhle her schützenden Apparat, der das Eindringen von Ingestis verhindert.

Inwiefern die Pharyngealradien zu dem bei den Teleostiern bestehenden so mannichfach gestalteten Zahnapparate der Kiemenbogen in Beziehung stehen, habe ich nicht ermittelt.

Aeussere Kiemenbogen.

Dieser bis jetzt noch sehr wenig bekannt gewordene Theil des Kiemenskeletes wurde von Rathke*) bei einigen Haien sorgfältig beschrieben, und zwar bei Acanthias, Scyllium und einer als Squalus galeus bezeichneten Art, an deren Identität mit einer Art der Gattung Galeus ich Zweifel hege. Nach Rathke erwähnt Cuvier**) dieser Skelettheile von Scyllium und Mustelus. Sonst finde ich derselben nicht weiter gedacht, wie denn namentlich in dem grossen Werke über Anatomie der Wirbelthiere von Owen***) dieses Bogensystem als nicht existirend behandelt wird.

Das allgemeine Verhalten dieser Bogen besteht in Folgendem: Zwei Knorpelstücke, ein oberes und ein unteres, begleiten einen Kiemenbogen derart, dass das obere über dem dorsalen Endgliede des inneren Kiemenbogens beginnend, nach aussen über die beiderseitigen Kiemen tritt und dort seitlich herab gelangend in der zwischen zwei Kiementaschen befindlichen Duplicatur des Integumentes endigt. Das untere Stück beginnt gleichfalls nahe am inneren Kiemenskelete, und zwar in der Nähe der Copularia, und begiebt sich von der Muskulatur bedeckt gleichfalls nach aussen, um wieder in die erwähnte Hautfalte empor zu steigen. Diese Knorpel finden sich also auf einer Strecke ihres Weges im Septum der Kiementaschen entweder an allen kiementragenden Bogen, auch am Zungenbeinbogen vor, wie bei Centrophorus, oder sie bestehen nur an den ersten vier Kiemenbogen (bei Cestracion, Scymnus, Galeus etc.), oder sie sind nur an einigen dieser Bogen vorhanden.

Am bedeutendsten finde ich diesen Apparat bei Cestracion entwickelt, den ich desshalb genauer beschreiben will (vergl. Taf. XII, Fig. 3; Taf. XVII,

---

*) Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere (Riga und Dorpat 1832, S. 83).

**) Leçons, Sec. édit., T. VII, S. 307. — Cuvier bemerkt, dass er diese Bogen schon vor Rathke gefunden habe und seit 1804 kenne.

***) Die Bogen sind — wie so vieles Andere — unvereinbar mit dem von Owen entworfenen »Archetype« des Wirbelthierskeletes. In den vor längerer Zeit erschienenen Lectures of comparative Anatomy of Fishes, 1846, hatten sie ebenso wenig eine Stelle gefunden.

Fig. 3 $\beta\varrho$ u. $\beta\varrho'$). Die starken gegen ihr Ende zu verjüngten Knorpelstäbe greifen hier fast mit einem Viertel ihrer Länge über einander, auf welcher Strecke sie dicht an einander geschlossen sind. Die oberen beginnen mit einer plattenartigen Ausdehnung, mit welcher sie unter einander zu einem Längsstreifen verschmolzen sind. Mit der Wirbelsäule ergibt sich kein Zusammenhang; eher ist ein solcher mit den Kiemenbogen erkennbar, da der erwähnte Streifen mittels Bindegewebes dem dorsalen Endstücke der Bogen sich anheftet. Die unteren ($\beta\varrho$) beginnen mit einer zugespitzten Platte, die, einem Angelhaken ähnlich, nach hinten und aussen einen Fortsatz absendet (Taf. XVII, Fig. 3). Erst nach dieser Bildung legt sich der nun drehrunde Knorpelstab der bezüglichen Kieme an. An dem letzten Knorpelstabe fehlt der Haken und der Anfangstheil ist einfach plattenförmig verbreitert.

Bei den anderen untersuchten Haien erreichen sich die einem Bogen zugehörigen Stücke nicht mehr, und zwar scheinen die dorsalen die zuerst sich rückbildenden zu sein. Sehr ansehnlich sind die ventralen Stücke bei Scymnus, Galeus, Mustelus und Centrophorus. Bei Galeus (Taf. XVII, Fig. 2 $\beta\varrho$) liegen die Anfangstheile der ventralen Stücke nach vorn gekrümmt und paarweise an einander geheftet unter dem Stamme der Kiemenarterie und des Bulbus arteriosus.

Auf der ersten Strecke ihres Verlaufes nach aussen entsprechen sie keineswegs genau den bezüglichen inneren Kiemenbogen, indem sie weiter nach hinten von denselben gelagert sind. Erst längs der äusseren Kiemenspalte folgen sie gleichmässig der Richtung des Verlaufes der inneren Bogen.

Bei Centrophorus calceus (Taf. XVI, Fig. 1) sind die Anfänge der Bogen plattenartig verbreitert, bis auf den letzten, der zugespitzt beginnt. Diese Theile liegen ziemlich weit von der Medianlinie, so dass die Verbindung der beiderseitigen nicht zu Stande kommt. Die Platte des dritten und vierten Knorpels ist gabelig getheilt und an der des zweiten besteht ein Ansatz dazu. Dieser Gabeltheilung gedenkt auch Cuvier, der sie jedoch als eine allgemeine Einrichtung anzusehen scheint. Schon bei Centrophorus granulosus sind die plattenförmigen Anfangsstücke der unteren Bogen mit der Andeutung einer Theilung versehen. Spinax besitzt obere und untere Spangen am ersten bis vierten Kiemenbogen, die unteren erstrecken sich bis über die Mitte der Kiemen hinauf, die oberen sind viel schwächer und kürzer. Nicht unbedeutend sind die Spangen bei Prionodon, wo die ventralen die dorsalen nur wenig an Grösse übertreffen. Pr. melanopterus zeigt die Anfänge der ventralen Spangen in der für Cestracion angegebenen Form.

In geringerer Entwickelung bestehen die äusseren Bogen bei Hexanchus,

nur die unteren besitzen noch ein ansehnliches Volum. Weniger sind diese bei Heptanchus ausgeprägt.

Bei den Rochen sind diese Bogen vermisst worden. Ich finde aber Rudimente der ventralen Bogen bei Rhynchobatus. Sie liegen an der Verbindung der unteren Mittelglieder der Bogen mit den Copularien, und zwar bestehen jederseits vier kleine längliche Knorpelchen (Taf. XIV, Fig. 1 $\beta\varrho$) für die vier ersten Kiemenbogen. Auch dem Zungenbeinbogen kommt ein solches zu, es ist grösser als die anderen und läuft in einen vorwärts und auswärts gerichteten Fortsatz aus.

Auch bei Trygon sind solch' kleine sehr ungleich entwickelte Knorpelchen vorhanden. Agassiz*) hat sie abgebildet, ohne sie zu deuten.

Ueber die Bedeutung dieser Skelettheile ist von Cuvier die Meinung geäussert worden, dass die oberen den Rippen, die unteren den Sternocostalstücken entsprächen. Es ist nicht nöthig, dieser Vergleichung mit grossem Apparate entgegen zu treten, denn sie widerlegt sich durch die oberflächliche Lagerung, wie durch den Mangel der Continuität der oberen und der unteren Stücke. Wenn aber Cuvier ferner bemerkt, dass in dem äusseren Bogensystem eine Uebereinstimmung mit dem Kiemenskelete der Petromyzonten gefunden werden könnte, so wird dem nur beizustimmen sein. Zwar fehlen die vermittelnden Formen, durch deren Kenntniss eine Feststellung jener Beziehung möglich wäre, aber in der Lagerung und der Anordnung der Knorpel, besonders aber in der dorsalen Verbindung der Knorpel (bei Cestracion) ergibt sich so viel des Verwandtschaftlichen, dass in diesen äusseren Kiemenbogen der Selachier ein von einer den Selachiern und Cyclostomen gemeinsamen Stammform ererbter Theil des Skeletes gesehen werden kann. Die Veränderungen dieses Theiles sind aber offenbar nach zwei divergenten Richtungen vor sich gegangen, so dass von dem vorausgesetzten Gemeinsamen nur Einzelnes sich erhielt.

Dass nur die Haie die entwickeltere Form, wenn auch nur in einigen Gattungen besitzen, während bei den meisten Rückbildungen bestehen, dass ferner bei den Rochen nur in wenigen Gattungen (Rhynchobatus, Trygon) Rudimente des Bogensystems vorkommen, indess die anderen auch dieser entbehren: diess ist wieder für die Stellung der Selachier zu den Ganoïden und Teleostiern bemerkenswerth. Indem den Selachiern eine Anzahl zuweilen sehr ansehnlicher Skelettheile zukommt, die auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den Cyclostomen schliessen lassen, wird dieses Verhältniss da als ein entfernteres sich darstellen, wo von jenem Skelete keine Spur existirt. In diesem Falle sind die leben-

*) Poissons fossiles, Vol. III, Taf. *H*, Fig. 1.

den Ganoïden und Knochenfische, die also auch hierin als weiter differenzirte, von dem mit den Selachiern gemeinsamen Ausgangspunkt entfernter stehende Abtheilungen erscheinen.

2. *Zungenbeinbogen.*

Die Beziehungen dieses Bogens zur ersten Kiementasche, deren vordere Kieme stets von ihm oder von ihm zugehörigen Theilen getragen wird, hätten diesen Bogen auch in dieser Untersuchung den Kiemenbogen anreihen lassen, wenn er von den letzteren nicht durch mehrfache und bedeutungsvolle Eigenthümlichkeiten sich absonderte. Von diesen sei erstlich die constante Verbindung mit dem Cranium, zweitens die von den Kiemenbogen abweichende Art seiner Gliederung, drittens endlich das Verhältniss zu dem Kieferbogen hervorgehoben.

Aus den mannichfaltigen innerhalb der Selachier vor sich gegangenen Umformungen hebt sich der einfachste Zustand des Zungenbeinbogens bei den Notidaniden heraus. Jederseits besteht der Bogen aus zwei Stücken. Das obere, Hyomandibulare, articulirt mit dem Cranium, das untere verbindet sich mit einer Copula. Die Verbindung des Hyomandibulare mit dem ventralen oder Hyoïd-Stücke entspricht in beiden Gattungen genau der Articulation des Palato-Quadratum mit dem Unterkieferstücke. Diese beiden Theile des Kieferbogens besitzen hinten eine besonders an der Articulationsstelle deutliche Rinne, in welche der Zungenbeinbogen eine Strecke weit sich einbettet. Diese Verbindung — denn die Einlagerung ist auch von einem engeren durch straffes Bindegewebe vermittelten Zusammenhange begleitet — tritt besonders bei Heptanchus deutlich hervor. Der Bogen ist bei dieser Gattung (Tafel XV, Figur 1 *Hm hy*) schlanker und das Hyomandibularstück (*Hm*) ist verhältnissmässig länger als bei Hexanchus, dessen Cranium und Kiemenbogen schwerfälliger geformt erscheinen. Die schwächste Stelle des Bogens findet sich in beiden Gattungen an der Verbindung beider Stücke. Am stärksten ist der zur Copula tretende untere Theil.

Die Verbindung mit dem Cranium geschieht nicht durch ein wahres Gelenk, sondern durch ein starkes, aber schlaffes Band, welches unterhalb jener Stelle vom Cranium entspringt, welche ich oben (S. 39) als Articulationsfläche des Zungenbeinbogens bezeichnet habe. Das von dem Bande umfasste obere Ende des Hyomandibulare ruht in jener pfannenförmigen Fläche. In der von Heptanchus gegebenen Darstellung des Zungenbeinbogens in seinem Verhalten zum Cranium und zum Kieferbogen (Taf. XV, Fig. 1) ist das Hyomandibulare aus

der Pfanne gezogen dargestellt. Das Ligament ist mit *l* bezeichnet. In einer ähnlichen Abbildung von Hexanchus (Taf. XV, Fig. 2) ist der Zustand der Einsenkung in die Pfanne wiedergegeben. Ein zweites von dem ersteren getrenntes Band ist schmal, aber stark und verläuft vom Cranium unterhalb der Austrittsstelle des Glossopharyngeus zum Hyomandibulare herüber (Fig. 1 *l'*).

Was die Copula des Zungenbeinbogens betrifft, so stellt dieselbe bei Heptanchus (Taf. XVIII, Fig. 1 *C*) eine hinten breitere, vor der Verbindungsstelle mit dem Bogen sich verschmälernde, aber hier dickere Platte vor. Die Bogenenden (*hg*) fügen sich so an dieselbe an, dass der breitere Theil der Platte die Verbindungsstelle etwas nach hinten überragt und noch die Copularia des ersten Kiemenbogens sich anlagern lässt. Der Vordertheil der Platte zieht sich in einen ansehnlichen Fortsatz aus.

Einfacher ist das Verhalten von Hexanchus (Fig. 2), an dessen massiver Copula die Querdimension vorwaltet. Der vordere Fortsatz fehlt aber auch hier nicht.

An keinem der beiden Stücke des Bogens sind besondere Sculpturen ausgeprägt, das obere ist im Wesentlichen drehrund, das untere bei Heptanchus an seinem ersten Dritttheile etwas verbreitert.

Aus der Vergleichung der Volumsverhältnisse des Zungenbeinbogens mit jenen des Kieferbogens, sowie aus den Lagerungsbeziehungen beider zu einander ergibt sich, dass im Zungenbeinbogen der Notidaniden keine Stütze für den Kieferbogen gefunden werden kann. Will man eine Stützbeziehung beider zu einander ausdrücken, so wird man viel eher sagen müssen, dass der Kieferbogen den Bogen des Zungenbeins trägt. Die Vergleichung der massiven und mehrfach mit dem Cranium verbundenen Kieferstücke mit dem schlanken Zungenbeinbogen setzt dieses Verhältniss ins rechte Licht.

Die übrigen Haie sind bezüglich des Zungenbeinbogens aus jenem einfacheren Verhalten herausgetreten. Die grössere Differenzirung des oberen und unteren Stückes ist augenfällig geworden. Das Hyomandibulare erscheint als ein massiver kurzer, aber breiter Knorpel, welcher durch Fortsätze ausgezeichnet ist. Die Schädelverbindung geschieht mittels einer quergestellten Gelenkfläche, die gleichfalls von der Bandinsertion eingenommen wird. Vor der Anfügestelle tritt noch ein besonderes Ligament vom Schädel zum Hyomandibulare herab (Taf. XI, Fig. 3; Taf. XII, Fig. 2 *l*), an letzterem sich befestigend. Durch die zwischen dem Bande und dem Hyomandibulare befindliche Spalte tritt der Nervus facialis hindurch, um dicht am Schädel verlaufend zur hinteren Fläche des Zungenbeinbogens zu gelangen. Das von Mustelus und Galeus abgebildete Ligament verhindert Deviationen des Hyomandibulare, während es Bewegungen in

der Gelenkgrube gestattet. Das untere Ende des Knorpels bildet (besonders bei Scymnus sehr verdickt) mit einer nach vorn gerichteten Protuberanz eine complicirte Verbindung mit dem Unterkiefer. Sie ruht auf einem vom Unterkiefer gebildeten Vorsprunge (Sustentaculum), während der obere Theil der Protuberanz in eine grubenförmige Vertiefung des Palato-Quadratum eingreift. Der nach hinten gerichtete untere Theil verbindet sich mit dem unteren Stücke (*hy*) des Bogens mittels einer etwas vertieften Fläche. Auch diese Verbindung entbehrt einer Gelenkhöhle, wenigstens bei Acanthias, Scymnus, Mustelus. Ein Band tritt von einer Knorpelfläche zur anderen. Dieses schlaffe Band wird verstärkt durch zwei starke sehnig glänzende Ligamente, welche als vorderes und hinteres unterschieden werden können. Das vordere Band entspringt meist breit von der lateralen Endfläche des Hyomandibulare. Es verläuft über dem vom Unterkiefer gebildeten Fortsatz herab zur vorderen Fläche des unteren Bogenstückes, wo es sich längs des oberen Randes befestigt. Meist ist es eine ziemliche Strecke längs des Hyoïdstückes verfolgbar. Bei Acanthias reicht es bis nahe an die Copula. Das zweite oder hintere Band entspringt am Hinterrande des Hyomandibulare und zieht sich schräg nach aussen und abwärts zu einem nach hinten gerichteten Vorsprunge des unteren Stückes (Mustelus). Beide Bänder fungiren als Hemmungsbänder bei einer starken Axendrehung des Hyomandibulare, sie werden gespannt, wenn man das Hyomandibulare so zu drehen versucht, dass die seitliche Fläche sich nach hinten wendet. In dieser Richtung gestatten sie nur geringe Excursionsgrade.

Dem vorderen der beiden Bänder kommt noch eine andere Beziehung zu. Indem es von seiner Ursprungsstelle sich abwärts begibt, tritt es zwischen Unterkiefer und das Articulationsende des unteren Hyoïdstückes und lagert dabei auf das erwähnte vom Unterkieferknorpel ausgehende Sustentaculum. Da das Band von da an zum unteren Stücke im Winkel umbiegt, stützt sich der Hyoïdknorpel mittels desselben auf das Sustentaculum. Es bildet gewissermassen die Gelenkfläche für diese Verbindung und repräsentirt seiner Wölbung wegen einen Gelenkkopf, für den das Sustentaculum die Pfanne bietet. Endlich bestehen noch Verbindungen mit dem Unterkieferknorpel mittels Ligamente. Einmal findet sich als Fortsetzung des hinteren Bandes ein solches vom unteren Zungenbeinstück zur hinteren inneren Fläche des Unterkiefers. Es ist an derselben nahe am lateralen Rande befestigt (äusseres Hyomandibularband). Ein zweites Band verläuft von einem breiten medialen Vorsprunge des Hyomandibularstückes zum medialen Rande des Sustentaculums, in zwei starke Stränge gesondert (inneres Hyomandibularband). Der hintere Strang derselben kreuzt sich mit dem vorderen Seitenbande, verläuft über einen Theil der Fläche des Sustentaculum und

bildet eine Unterlage für einen Gelenkkopf des Hyomandibulare, welches dadurch von dem Sustentaculum geschieden ist. Letzteres trägt also unmittelbar keinen Theil des Hyomandibulare, da dasselbe vom Unterkiefer durch dazwischen verlaufende Bänder getrennt wird. Diese verhalten sich wie Kreuzbänder. Vorn und aussen bildet das vordere Seitenband des Zungenbeinbogens die obere Articulationsfläche, und hinter demselben, etwas medial, lagert sich das innere Hyomandibularband zwischen die bezüglichen Skelettheile ein.

In dem beschriebenen Falle ist also keine unmittelbare Gelenkverbindung zwischen dem Hyomandibular-Knorpel und dem Unterkiefer vorhanden. Ein die Zungenbeinknorpel theils unter sich, theils mit dem Unterkiefer verbindender Apparat von Ligamenten schiebt sich zwischen das vom Unterkiefer ausgehende Sustentaculum und das Hyomandibulare ein, dessen gelenkkopfartige Vorsprünge auf den Bandapparat zu liegen kommen. Dieses Verhalten finde ich bei Mustelus, ähnlich auch bei Scyllium.

Eine Modification dieser Verbindungsform bietet Acanthias dar. Das vordere Seitenband der Hyoïdknorpel bildet an seinem Ursprunge eine ansehnlichere Masse, welche beim Verlauf nach unten und innen den bezüglichen Fortsatz des Hyomandibulare überdeckt. Mit dieser Bandüberlagerung richtet sich das Hyomandibulare gegen das Sustentaculum, ist aber durch eine neue Vorrichtung davon getrennt. Das innere Hyomandibularband sendet nämlich einen breiten, theilweise faserknorpeligen Fortsatz auf das Sustentaculum, und dieser verhält sich wie der Zwischenknorpel eines Gelenkes. Er tritt unter den von dem vorerwähnten Bande überlagerten und theilweise auch von ihm gebildeten Vorsprung und stellt für denselben eine Pfanne dar. Diese ist verschiebbar, denn sie lagert auf der planen, glatten Fläche des Sustentaculum. Von der bei Mustelus beschriebenen Einrichtung ist die von Acanthias durch die Bildung eines nicht mehr unmittelbar den Bändern angehörigen Theiles unterschieden. Es ist ein Theil eines Bandes in einen Fortsatz umgewandelt, der wie ein Interarticularknorpel fungirt. Durch ihn wird das den vorderen Fortsatz des Hyomandibulare überkleidende äussere Seitenband von der directen Auflagerung auf das Sustentaculum ausgeschlossen.

Weitergebildet trifft sich diese Einrichtung bei Galeus. Der bei Acanthias mehr bindegewebige, nur theilweise faserknorpelige Fortsatz des inneren Hyomandibularbandes ist am Kopfskelet des grossen Galeus, nicht aber bei Galeus canis, der sich mehr an Mustelus anreiht, durch einen reinen Zwischenknorpel repräsentirt. Die Verbindung mit dem Unterkiefer ist eine vollkommene Articulation, und in die Gelenkhöhle lagert sich der Zwischenknorpel,

am freien Rande an ein Kapselband befestigt. Das Sustentaculum richtet seine Gelenkfläche nach hinten. Die bezügliche Gelenkfläche des Hyomandibulare sieht nach vorn, und der Zwischenknorpel besitzt demgemäss eine mehr senkrechte Stellung. Sein hinterer, unterer Rand ist der stärkste, er sieht gegen das untere Hyoïdstück, welches sich gleichfalls mit ihm verbindet.

Wenn wir diese Gelenkeinrichtungen aus einander ableiten konnten, von Mustelus jene von Acanthias, von Acanthias jene von Galeus, so können wir die erst erwähnte wieder auf den niederen, weil indifferenten Zustand zurückführen, der bei den Notidaniden besteht. Da sich bei diesen schon dieselben Bänder vorfinden, bestehen bereits die Bedingungen für die Ausbildung der Gelenkform von Mustelus, an welche die anderen angeschlossen werden konnten. Es ist also wesentlich die Entwickelung von Fortsätzen an den Knorpelstücken, durch welche jene neuen Einrichtungen entstehen, und diese Fortsätze haben so sich gebildet, dass die Verbindungsbänder in den Dienst der Articulation mit eingezogen sind.

Eine andere Art der Verbindung besitzt Scymnus und Cestracion.

Was zuerst Scymnus betrifft, so lehnt sich hier der Hyomandibularknorpel (Taf. XI, Fig. 1 *Hm*) mit einer vorderen glatten Gelenkfläche seines unteren Endes gegen die schräg stehende Fläche eines wenig vorspringenden Sustentaculum. Von dem medialen Rande derselben, theilweise auch von der gegen das Hyomandibulare stossenden Fläche entspringt das starke Hyomandibularband. Ausser diesem besitzt kein Ligament eine Beziehung zu den gegen einander gerichteten Knorpelflächen. Bei Cestracion sendet der massive Hyomandibular-Knorpel einen breiten vorderen Fortsatz aus, dessen untere schwach gewölbte Fläche auf das gleichfalls breite Sustentaculum (Taf. IX, Fig. 4 *su*) sich lagert. Ein Zwischenknorpel fehlt, und ebenso wenig treten Ligamente auf die Verbindungsflächen über. Es besteht wohl kaum ein Zweifel daran, dass dieser und der bei Scymnus angegebene Zustand von einem der vorbeschriebenen nicht abgeleitet werden kann; man müsste denn annehmen, dass der Zwischenknorpel oder das Zwischenband sich rückgebildet hätte, wofür kein Grund besteht. Es sind dieselben Bänder wie bei Mustelus vorhanden, aber mit mehrfachen, durch die Gestalt der bezüglichen Knorpel bedingten Modificationen, aus denen verständlich wird, dass eine directe Betheiligung der Bänder an der Gelenkbildung ausgeschlossen bleiben musste. Daher knüpft sich Scymnus und Cestracion auch nicht an Mustelus an, dessen Bandapparat hoch differenzirt ist, sondern sie werden wieder mit einem Zustande, ähnlich wie er bei den Notidaniden besteht, in Verbindung gebracht werden müssen.

Die in den Reihen der Haifische allmählich sich ausprägende Verbindung

des Hyomandibulare mit dem Unterkiefer führt zur Sonderung von zwei Gelenkstellen am unteren Ende des Knorpels. Die eine davon ist die ursprüngliche Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke des Bogens, die andere vermittelt die Articulation mit dem Unterkiefer. Die Lagerung beider Gelenkstellen zu einander ist eine wechselnde, aber meist liegt die mandibulare Gelenkfläche etwas tiefer als jene für das untere Zungenbeinstück. Das letztere kann demnach in diesen Fällen als höher am Hyomandibulare angefügt betrachtet werden, wenn man den zum Unterkiefer tretenden Fortsatz (Mandibularfortsatz) als das untere Ende des Skelettheiles gelten lässt.

Durch diese Anschauungsweise gelangt man zur Verknüpfung des bei den Rochen scheinbar sehr abweichenden Verhaltens des Zungenbeins mit jenem der Haifische. Nimmt man am Hyomandibulare eine Vergrösserung des Mandibularfortsatzes an, so wird das untere Hyoïdstück an dem hinteren Rande des Hyomandibulare in demselben Maasse emporrücken, als jener Fortsatz sich ausgedehnt hat. Erfährt der Fortsatz eine mit dem Hauptstücke gleichartige Umbildung, so wird er um so mehr als das eigentliche untere Ende des Hyomandibulare erscheinen, als das untere Stück des Zungenbeinbogens eine dem Hyomandibulare ungleichartige Richtung der Differenzirung eingeschlagen hat.

Wenden wir uns zur speciellen Prüfung dieser Verhältnisse bei den Rochen, so tritt uns unter allen bei Torpedo der nächste Anschluss an die Haie entgegen. Das breite Hyomandibulare (Taf. XIII, Fig. 3 *Hm*) stellt eine gegen den Unterkiefer in einen langen Fortsatz *p* ausgezogene Knorpelplatte vor. Am vorderen Rande beginnt ein anderer Fortsatz, der in mediane Richtung tritt. Der obere Theil des hinteren Randes ist convex und läuft gegen den Mandibularfortsatz in eine sanfte Einbuchtung aus. An der Stelle der stärksten Convexität dieses Hinterrandes befestigt sich der einem Kiemenbogen gleich gestaltete untere Abschnitt des Zungenbeinbogens. Wenn wir diese Verbindungsstelle der zwei Abschnitte des Zungenbeinbogens als die ursprüngliche annehmen — und für die Annahme einer Veränderung der Stelle würde die Erklärung uns fehlen *), — so lehrt die Vergleichung mit den Haien, dass die Eigenthümlichkeit des Hyomandibulare bei Torpedo ausser der Verbreiterung in der Ausbildung des Mandibularfortsatzes beruht. Als Körper des Hyomandibulare werden wir also den medial von der Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke gelegenen

*) Die Annahme eines Emporrückens als einer absoluten Ortsveränderung kann hier wie auch in ähnlichen Fällen keine Geltung haben, wenn nicht der bewegende Factor nachgewiesen werden kann. Die vergleichende Anatomie kann sich nicht genug hüten, solchen Vorstellungen von mechanischen Ortsveränderungen Zutritt zu lassen. Wenn ich oben jene Bezeichnung angewendet habe, so verstehe ich darunter eine relative Veränderung in der Reihe der Formzustände.

breiten Abschnitt des gesammten Knorpelstückes nehmen, den lateral davon befindlichen Theil dagegen als Mandibularfortsatz auffassen.

Die bedeutende Ausdehnung dieses Fortsatzes erklärt die weit von seinem Ende gelegene Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke des Zungenbeinbogens. Relativ noch bedeutender ist der Fortsatz bei Narcine entwickelt, indem das untere Stück seinem Hinterrande ganz dicht an der Verbindung mit dem Schädel angefügt ist. Der Fortsatz wird also hier fast von dem ganzen Hyomandibularstück repräsentirt, von welchem der bei den Haien ausgebildete Theil in dem Maasse sich rückbildet, als der Fortsatz sich vergrössert. Wenn wir so den Fortsatz zu einer grösseren Bedeutung gelangen sehen, ist es nothwendig, dabei nicht zu übersehen, dass er immer zum Hyomandibulare gehört, dass er aus einer Differenzirung des Hyomandibulare hervorgeht, welches Stück zwar dadurch formell verändert wird, aber doch damit nicht aufhört, dieser Skelettheil zu sein. Mit dieser Differenzirung ändert die Verbindungsstelle des unteren Zungenbeinstückes ihre Lage, sie rückt näher an den Schädel empor.

Es bedarf dann noch eines Schrittes zur gänzlichen Ablösung des unteren Bogenstückes vom Hyomandibulare. Sie ist bei den übrigen Rochen vollzogen. Das Hyomandibulare behält dann nur noch die Beziehungen zum Unterkiefer, wird zum Träger des Kieferapparates, zum Kieferstiel, und das untere Bogenstück schliesst sich den Kiemenbogen an. Es ist dann entweder noch am Cranium befestigt, wie bei Rhynchobatus, Trygon (Taf. XIV, Fig. 3 *hg*) und Myliobatis *), oder es ist frei geworden, wie bei Raja. In beiden Fällen bieten sich an ihm mit den Kiemenbogen übereinstimmende Verhältnise dar.

Der einfache Zungenbeinbogen der Notidaniden löst sich also bei den Rochen in zwei bedeutend ungleichwerthige Abschnitte auf. Das obere Stück bildet die bei den Notidaniden noch gar nicht bestehenden, somit erst innerhalb der Haie erlangten Beziehungen zum Unterkiefer aus. Das untere Stück trennt sich vom oberen, dessen Fortsetzung es bildete, und wird zu einem Kiemenbogen.

Beide Theile erfordern zufolge dieses Trennungsvorganges eine gesonderte Betrachtung, da für jeden von ihnen neue, sein Verhalten modificirende und umgestaltende Beziehungen entstehen.

Was das Hyomandibulare der Rochen betrifft, so ist sein Gelenktheil am Cranium meist in mehrfache kleinere Gelenkköpfe gesondert. Die Articulation

*) Die Ablösung vom Hyomandibularstück ist auch in diesen Fällen keine ganz vollständige, denn es besteht immer noch eine Ligamentverbindung, die sogar noch bei Raja nachgewiesen werden kann. Bei Rhynchobatus und Pristis finde ich zwischen dem am Cranium befestigten Theile des unteren Zungenbeinstückes eine Articulation gegen das Hyomandibulare dicht am Cranium.

bildet ein wahres Gelenk, dem die bei den Haien bestehenden Bänder äusserlich angelagert sind. Die Sonderung der Gelenkflächan entspricht den am Cranium beschriebenen (S. 41) Pfannenbildungen, so dass hierauf nicht mehr eingegangen zu werden braucht. Die Veränderungen des Hyomandibulare der Rochen bestehen vorwiegend in einer allgemeinen Verlängerung. Die oben erwähnte breite Form zeichnet nur Torpedo aus, und schon bei Narcine ist die Gestalt mehr jener von Rhynchobatus und Pristis (Taf. XIII, Fig. 2 *Hm*) ähnlich. Schlanker ist sie bei Raja (Taf. XIII, Fig. 1 *Hm*), wobei der laterale Theil bedeutender ausgezogen ist und wieder an den Mandibularfortsatz von Torpedo erinnert. Auf der oberen Fläche erhebt sich bei Pristis eine abgerundete Kante, die zur Oberflächenvergrösserung verwendet wird, da derselbe Hebemuskel auf ihr inserirt, der den grössten Theil der übrigen oberen Fläche einnimmt. Die Kante ist bei Rhynchobatus in eine starke Leiste ausgebildet, die sich in der Mitte ihrer Länge in einen ansehnlichen Fortsatz erhebt. Dieser Fortsatz (Tafel XIII, Fig. 1) ist bei Raja vorwiegend entwickelt. Er liegt am medialen Dritttheile der Länge des Stückes. Als eine dünne etwas gekrümmte Knorpelspange erscheint das Hyomandibulare bei Trygon (Taf. XIII, Fig. 2; Taf. XIV, Fig. 3 *Hm*) und Myliobatis (Taf. IX, Fig. 6 *Hm*). Die bei den Haifischen sich ausbildende Articulation mit dem Unterkiefer besteht bei den Rochen in einer einfachen Bandverbindung fort, so dass der complicirte Apparat vieler Haie nur durch ein Ligament vertreten ist, welches sich vom Ende des Hyomandibulare zu einem unansehnlichen, aber dem Sustentaculum der Haie homologen Fortsatze des Unterkiefers erstreckt.

In die bei den Selachiern nachweisbare Reihe von Veränderungen, welche das Hyomandibulare durch Bildung seines Mandibularfortsatzes erleidet, fügt sich das die Ganoïden und Teleostier charakterisirende Verhalten des Zungenbeinbogens ein. Der genannte Fortsatz tritt vom Hyomandibularstücke an ganz übereinstimmender Stelle ab, gelangt aber nicht zum Unterkiefer, sondern wird (die Störe ausgenommen) hinter dem Palato-Quadrat-Knorpel gelagert dem auf dem hintersten Abschnitte des letzteren sich bildenden Knochen — dem Quadratum — verbunden und theilweise von ihm umschlossen gefunden. Das Hyomandibulare und sein Fortsatz ossificiren selbständig und stellen dann zwei ursprünglich durch einen continuirlichen Knorpel repräsentirte Knochen dar, von denen der aus dem Fortsatz gebildete das Symplecticum Cuvier's vorstellt. In dem beigegebenen Holzschnitte habe ich dieses Verhalten in Fig. *D* dargestellt. Der untere Abschnitt des Zungenbeinbogens (*hy*) fügt sich dann zwischen Symplecticum (*p* und Hyomandibulare (*Hm*) an, also an der Gränze zwischen Hyomandibulare

und dessen Kieferfortsatz, an einer ähnlichen Stelle, wo wir unter den Rochen bei Torpedo die Verbindung antrafen. Da aber ein nicht unbeträchtlicher Theil des Hyomandibulare, selbst nach Abzug des zum Symplecticum verwendeten Fortsatzes, die zwischen Zungenbeinbogen und erstem Kiemenbogen gelegene Spalte begränzen hilft, erscheint die Sonderung des Zungenbeinbogens nicht so weit wie bei den Rochen, selbst nicht so weit wie bei Torpedo gediehen, wenn auch das untere Stück schon eine ähnliche Art der Gliederung wie bei den Rochen besitzt. Die Bildung zweier Knochen aus dem knorpeligen Hyomandibulare der Teleostier beweist die Unvollständigkeit der Homologie des Hyomandibulare der Selachier mit dem knöchernen Hyomandibulare der Teleostier.

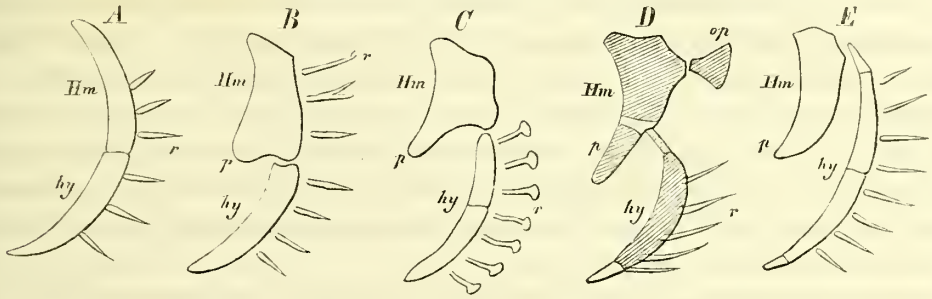


Fig. 1.

In den Figuren des nebenstehenden Holzschnittes sind diese Beziehungen übersichtlich dargestellt. *A* entspricht dem Befunde des Zungenbeinbogens bei den Notidaniden. *B* bei den übrigen Haien. *C* repräsentirt das schematische Verhalten von Torpedo und *E* das der meisten übrigen Rochen. Mit Bezug auf die Verbindung des Hyoïdstückes mit dem primitiven Hyomandibulare reihen sich also die Verhältnisse der Teleostier (*D*) in die bei den Rochen (*C E*) gegebenen Zustände ein. Während jedoch jene Verbindung bei den Teleostiern noch dem unteren Ende des primitiven Hyomandibulare bei der geringen Ausbildung des dem Symplecticum entsprechenden Fortsatzes *p*, näher bleibt, ist sie bei den Rochen entweder dem oberen Ende näher oder ganz vom Hyomandibulare abgetreten.

Die Ablösung des unteren Stückes vom Hyomandibulare und der damit verbundene engere Anschluss an den Kiemenapparat, wirken differenzirend auf jenen Skelettheil. Indem es in die Reihe der Kiemenbogen tritt, geht es eine diesen entsprechende Gliederung ein. Bei allen Haien bildet es nur ein einziges Skeletstück, welches durch seine Anlagerung an die Innenfläche des Unterkiefers keine grössere Beweglichkeit empfing, bei den Rochen dagegen in zwei Abschnitte getheilt wird. Sie entsprechen den beiden Mittelstücken der Kiemenbogen, denen sie gleichmässig angereiht sind. Diese Sonderung besitzen alle

Rochen. Sie gibt sich als eine Anpassung zu erkennen, der zufolge das genannte Stück bei seiner allmählich höher emporrückenden Hyomandibularverbindung und der damit verbundenen Trennung vom Unterkiefer nicht mehr mit diesem, sondern mit den Kiemenbogen sich bewegt. Functionell gehörte es diesen ohnehin schon zu, insofern es einen Theil der Kieme des Zungenbeinbogens trug. Diese musste allmählich ganz auf das untere Stück verlegt werden, sobald dasselbe seine Verbindung mit dem Hyomandibulare durch die Ausbildung des Mandibularfortsatzes höher hinauf gerückt bekam.

Ich leite also die Trennung des unteren Hyoïdstückes in zwei Stücke von der Bewegung der Kiemenbogen ab, an denen das Stück theilnehmen muss, und betrachte die bestehende Articulation jener beiden Stücke als das Ergebniss des Anschlusses an die Kiemenbogen. Bei Torpedo sind die beiden Stücke die einzigen. Narcine scheint das obere Stück nochmals getheilt zu besitzen *). Bei Rhynchobatus und Raja (Taf. XIV, Fig. 6) ist dem Ende des oberen noch ein kleines Knorpelchen angefügt, welches bei Pristis (Taf. XIV, Fig. 2) ansehnlicher erscheint. Diese Knorpelchen müssen mit dem Stadium auftreten, in welchem das obere Stück auch an seiner Befestigungsstelle in gleiche Reihe mit den Kiemenbogen tritt.

Diese Veränderung ruft jedoch noch keineswegs eine völlige Gleichartigkeit hervor, denn es bleiben dem genannten Hyoïdstücke immer noch manche Besonderheiten, die es von den Kiemenbogen unterscheiden lassen, und damit beurkunden, dass es zuvor in einem anderen Verhalten sich befand. Hieher gehört z. B. der Mangel der Muskelgruben, welcher das kiemenbogenartige Hyoïdstück der Rochen von den ächten Kiemenbogen auszeichnet (Taf. XIV, Fig. 6).

Es ist interessant zu sehen, wie ein in neue Verhältnisse gelangender Skelettheil die Einrichtungen der schon länger in ihren Beziehungen bestehenden Theile annimmt, nachdem er ihnen functionell zugetheilt ward. Die Gliederung der Kiemenbogen der Rochen ist eine ererbte Organisation. Sie kommt den Rochen in wesentlich gleicher Weise wie den Haien zu. Die Gliederung des unteren Zungenbeinstückes der Rochen ist aber nicht von der gemeinsamen Selachier-Stammform her ererbt worden, denn sie fehlt bei den Haien und zeigt sich selbst bei den Rochen auf verschiedenen Stufen. Wir werden sie demgemäss als innerhalb des Rochenstammes erworben betrachten müssen.

Sie ist also eine neue, gegenüber der früher erworbenen, auf alle Selachier vererbten Gliederung der Kiemenbogen. Durch die neue Gliederung des unteren Zungenbeinstückes verdunkelt sich die Homologie mit dem entsprechenden

*) Vergl. Henle, op. cit. Taf. IV, Fig. 1, S. *T.*

Theile der Kiemenbogen. Die mit dem Emporrücken der Hyomandibularverbindung erfolgte Ausdehnung nach oben hatte hiefür vorbereitet. Das untere Stück des Zungenbeinbogens der Haie konnte dem ventralen Segmente eines Kiemenbogens für homodynam erklärt werden, genau genommen dem unteren Mittelstücke und dem damit verbundenen Copulare. Wenn jener untere Theil des Zungenbeinbogens der Haifische demselben Stücke entspricht, das wir bei den Rochen in seiner Ablösung vom Hyomandibulare verfolgten, so ist gewiss, dass auch die den Gliedern eines Kiemenbogens sich ähnlich verhaltenden Producte dieses Stückes in ihrer Summe dem genannten Skelettheile der Haie homolog gelten müssen. Diese Homologie wird trotz des durch Assimilirung entstandenen Scheines einer Homodynamie mit einem Kiemenbogen aufrecht zu erhalten sein. Die Homodynamie ist in der That nur eine scheinbare. Man wird zu ihrer Behauptung verleitet sein, wenn man die Kiemenbogen unter sich vergleicht und das Hyomandibulare ausser Betracht lässt, man wird sie aber aufgeben, sobald man vom Hyomandibulare, überhaupt vom Zungenbeinbogen seinen Ausgang nimmt. Aus diesem Falle geht die Unzuverlässigkeit der Vergleichung auf Grund der serialen Homologieen oder Homodynamieen hervor, bei welchen der Factor der Assimilirung ungleichartiger Theile selten mit in Rechnung gezogen werden kann.

Die beiderseitigen Hälften des Zungenbeinbogens sind durch eine mediane Copula ventral verbunden. Diese ragt bei den Haien mit ihrer Weichtheilbekleidung in die Mundhöhle vor und repräsentirt damit die Zunge. Ihre obere Fläche ist meist eben, die untere Fläche besitzt Vorsprünge, die zu Muskelinsertionen dienen.

Die beiden bei den Notidaniden beschriebenen Formen der Copula finden sich bei den übrigen Haien wieder. Die bei Heptanchus bestehende Form treffen wir bei Squatina (Taf. XIX, Fig. 1 *C*). Der vordere Medianfortsatz ist hier sehr ansehnlich und von der die Bogen aufnehmenden Platte abgesetzt. Daran reiht sich Cestracion, dessen dicke Copula (Taf. XIX, Fig. 3 *C*) fast würfelförmig gestaltet ist, aber wieder den vorderen Fortsatz besitzt. Bei Scymnus (Fig. 2) ist die Copula breiter und entbehrt der Verlängerung nach vorn. Diese Gestalt schliesst sich mehr an Hexanchus (Taf. XVIII, Fig. 2 *C*) an. Der des letzteren ist auch die Copula von Acanthias (Taf. XVIII, Fig. 3) ähnlich, nur ist sie minder breit. Noch breiter, aber schmäler, und mit vorderem convexem und hinterem concavem Rande ist die Copula von Centrophorus (Taf. XVI, Fig. 1 *C*), sowie jene von Spinax (Taf. XVIII, Fig. 6 *C*). Aehnliche Formen besitzen die Scyllien und Galeus. In beiden ist die Copula bedeutend nach vorn ausgedehnt und gegen den convexen Vorderrand verdünnt. Bei Scyllium catulus (Taf. XVIII, Fig. 4 *C*) finde ich sie von einem Loche durchsetzt. Während Galeus sich mehr

an Spinax anschliesst, kommt die Copulaform der Scyllien mehr mit jener von Prionodon (Taf. XVIII, Fig. 5) überein, bei welchem die Copula jederseits einen die Hyoïd-Articulation nach hinten überragenden Fortsatz aussendet, gegen welchen der erste Kiemenbogen sich anlegt.

Die bei den Dornhaien bogenförmigen Copulae bilden Uebergangsformen zu der Copula der Rochen. Am stärksten ist die Bogenform bei Trygon pastinaca ausgesprochen (Taf. XIV, Fig. 3 *C*). Die dünne, schwache Copula ist hufeisenförmig gestaltet, mit ihrem hinteren Ende das branchiale Hyoïdstück aufnehmend. Fast in zwei seitliche Hälften getheilt findet sie sich bei Trygon tuberculatus (Taf. XI, Fig. 4 *C*), wo die mediane Verbindung nur von ganz geringer Breite vorkommt. Bei Raja erscheint sie zu einem flachen Bogen von geringer Dicke, aber von ansehnlicher Breite ausgedehnt (Taf. XVIII, Fig. 1 *C*). Die lateralen Enden sind nur wenig stärker als der Bogen selbst und laufen in eine nach hinten gerichtete Spitze aus, deren Anfang durch einen leichten Vorsprung vom Körper des bogenförmigen Abschnittes abgesetzt ist. Wenn man diese Form mit der von Trygon in Zusammenhang bringt, so wird man bei letzterem nicht einfach den hufeisenförmig gestalteten Bogen in die gestreckte Form übergegangen sich vorstellen dürfen. Es ist vielmehr eine Ausdehnung des Mittelstückes des Bogens und eine Verkürzung der seitlichen Schenkel, welche zu der Form bei Raja führt. Das wird durch die Vergleichung mit Pristis (Taf. XIV, Fig. 2 *C*) bestätigt. Die Copula besteht hier aus einem schmalen queren mittleren Theile und zwei im Winkel stehenden Seitentheilen. Die letzteren senden einen kurzen Fortsatz nach vorn und seitlich ab und verlängern sich bedeutender nach hinten, wo sie mit den Bogentheilen in Verbindung stehen. Diese hintere Verlängerung entspricht demnach den seitlichen ansehnlichen Schenkeln der Copula von Trygon, deren hinteres Ende gleichfalls die bezüglichen Bogenstücke aufnimmt.

Durch Pristis ist das Verhalten bei Rhynchobatus (Taf. XIV, Fig. 1 *C*) mit dem von Trygon zu verbinden. Der mittlere Theil der Copula erscheint als eine dünne quer vor den Copularien des zweiten Kiemenbogens gelagerte Knorpelspange. Die lateralen Enden sind plattenförmig verbreitert mit nur kleinen vorderen Fortsätzen versehen. Auch der hintere zu dem branchialen Hyoïdbogen tretende Fortsatz ist unansehnlich. Der bei Pristis aus den Seitenschenkeln von Trygon ableitbare laterale Theil der Copula ist also hier noch mehr verkürzt. Daraus entspringt ein Anschluss an Raja, wo die seitlichen Theile fast rudimentär erscheinen. Somit lassen die so verschiedenen Formen der Copulae des Zungenbeines der Rochen sich sämmtlich unter einander in Zusammenhang bringen. Ebenso sind sie von einer Stammform ableitbar, die

einer in die Quere ausgedehnten Form, wie wir sie schon bei Haien fanden, entsprochen haben muss. Die Ausdehnung in die Quere verbindet sich mit einer schlankeren Gestaltung der Copula, die an die Stelle der bei Haien gedrungenen und massiven Form getreten ist. Damit muss auch der Werth der Function als Stütz- und Verbindungsstück des Zungenbeinbogens gemindert werden, und dieses Verhalten schliesst mit einer gänzlichen Rückbildung der Copula ab. Bei Torpedo ist die Copula verschwunden.

Radien des Zungenbeinbogens.

Der Zungenbeinbogen ist den Kiemenbogen ähnlich mit Radien besetzt. Sie finden sich am oberen wie am unteren Stücke und stützen die kiementragende vordere Wand der ersten Kiementasche. Wie der sie tragende Bogen von den Kiemenbogen verschieden war, so sind auch die Radien beider verschieden, und zwar vornehmlich dadurch, dass eine Anzahl von Radien des Zungenbeinbogens an der Basis verbreiterte Platten vorstellt, die sich in terminaler Richtung verzweigen. Bei den Notidaniden besitzt Hexanchus (Taf. XI, Fig. 2 *hr*) die obersten und untersten Radien einfach. Die näher gegen die Mitte aufgereihten sind terminal gabelig getheilt, oder es kommen zwischen den Enden der längeren noch kürzere vor. Heptanchus verhält sich ähnlich (Taf. XI. Fig. 1 *hr*), doch sind die gabeltheiligen Radien häufiger, und die bei Hexanchus der Mitte des Zungenbeinbogens angehefteten Radien sind auf den Kieferbogen gerückt, theils am Palato-Quadratum, theils am Unterkiefer befestigt. Diese dem Zungenbeinbogen entfremdeten Radien reihen sich aufwärts und abwärts ganz continuirlich an jene, welche noch dem Hyoïdbogen ansitzen, wie auch von ihnen aus eine dünne Membran zum Hyoïdbogen hin verfolgt werden kann. Die Befestigungsstelle der Radien liegt aber am Kieferbogen. Diese Ortsveränderung eines Theiles der Hyoïd-Radien bei Heptanchus erklärt sich aus den Beziehungen des Zungenbeinbogens zum Kieferbogen. Der Hyoidbogen ist durch die bedeutendere laterale Ausdehnung des Hinter-Randes des Kieferbogens tiefer nach innen gerückt. Er wird bei seiner schlanken Form hinterwärts vom Kieferbogen nicht unbedeutend überragt. Der Kieferbogen tritt damit eine Strecke weit in die Begränzung der ersten Kiementasche ein. Diesem Zustand entsprechen die vom Hyoïdbogen abgelösten Radien, indem sie sich demselben durch ihren Uebergang auf den die Kiementasche begränzenden, somit einen Theil der vorderen Kieme tragenden Abschnitt des Kieferbogens anpassten.

Bei den anderen Haien erhält sich die Verbindung der Radien mit dem Hyoïdbogen und der Kieferbogen trägt nicht mehr zur Begränzung der ersten

Kiementasche bei. Das obere Gliedstück trägt meist eine geringere Radienzahl als das untere, und darin spricht sich der Beginn einer Differenzirung beider Stücke aus. Einfache Radien kommen mit getheilten vor, und die letzteren sind wieder verschieden nach der Zahl der Gabelungen. Zahlreich sind die getheilten Stücke bei Mustelus und Galeus, spärlicher bei Acanthias und Scymnus. Die unmittelbar auf die Verbindungsstelle beider Glieder folgende Strecke des Hyoïdbogens entbehrt der Radien, ganz entgegen gesetzt dem Verhalten der Kiemenbogen, die dort den Mittelstrahl tragen. Dieses Verhältniss wird compensirt durch die benachbarten Radien. Der unterste Radius des oberen und der oberste des unteren Gliedes sind nämlich derart modificirt, dass sie eine breite, in viele Fortsätze auslaufende Platte vorstellen. Terminal sind diese Radienplatten mit den gegen einander gerichteten Rändern ligamentös verbunden. Ob die Radienplatte aus Verschmelzung mehrerer Radien oder durch Differenzirung eines einzigen entstand, will ich hier nicht besprechen, und nur anführen, dass mehr Gründe für die zweite Annahme bestehen. Bei Squatina (Taf. XI, Fig. 2 *hr'*) und Scymnus (Taf. XI, Fig. 1 *hr*) kommt nur die obere Radienplatte vor. Squatina besitzt sie einfacher mit Spuren einer terminalen Viertheilung. Zwei bis drei einzelne Radien sitzen über ihr. Sehr ansehnlich ist sie bei Scymnus, wo sie den einzigen Radius am oberen Hyoïdstücke vorstellt. Unter der Platte folgt ein einzelner, frei liegender schmaler Radius (*hr'*), der als Rudiment eines Mittelstrahls sich kundgibt, da der unter ihm liegende vom unteren Hyoïdstücke ausgeht und eine mehr getheilte Platte bildet (*hr''*). An der Stelle dieser unteren Radienplatte ist bei Squatina ein einfacher, schräg zur oberen Platte emporgerichteter Strahl vorhanden, der sich mit dem Rande der Platte verbindet. Die folgenden 4—5 einzelnen Radien laufen einfach zugespitzt aus.

Mustelus und Galeus zeigen den unteren vieltheiligen Plattenstrahl in derselben schrägen Emporrichtung, wie sie der einfache Radius von Squatina darbietet. Am bedeutendsten ist dieses Verhältniss bei Cestracion entfaltet. Die oberflächliche Betrachtung (cf. Taf. XII, Fig. 3 *hr*) gibt den Anschein, als ob hier eine bedeutende Zahl einzelner gleichartiger Strahlen dem Zungenbeinbogen angefügt wären. Anders stellt sich das Verhältniss bei genauerer Untersuchung heraus. Auf mehrere einfache oder wenig getheilte Radien folgt am oberen Hyoïdstück ein starker schräg nach hinten und abwärts gerichteter Radius, dessen hinterer Rand in zahlreiche dicht stehende Fortsätze ausläuft. Er verbindet sich mit einem ihm entgegen kommenden ähnlich gestalteten Gebilde, welches am unteren Hyoïdstücke befestigt ist. Diese von dem so modificirten Plattenradius ausgehenden Fortsätze sind theils einfach, theils gegabelt. Einige sind abgelöst und erscheinen wie freie Radien, welche einem stärkeren Radius

ansitzen. Der ganze Reichthum von Strahlen reducirt sich also hier wesentlich auf zwei sehr ausgebildete Radienplatten *).

Aus einem mehr gleichartigen Verhalten der Radien, wie es noch theilweise wenigstens bei den Notidaniden bestand, geht somit ein ungleichartiges hervor. Die Radien bieten eine Differenzirung. Schon bei den Notidaniden finden sich einzelne bedeutender entwickelt als andere. Erstere boten Gabelungen und noch weiter fortgeführte terminale Theilungen; die letzteren waren einfach, manche rudimentär. Zwei von den getheilten Radien gewinnen allmählich das Uebergewicht über die anderen. Sie entfernen sich weiter von der Articulationsstelle der Hyoïdstücke und bilden in demselben Maasse eine terminale Verbreiterung. Sie werden dabei nicht nur die ansehnlichsten, sondern auch die constantesten Stücke des Radiensystems am Hyoïdbogen der Haie.

Das Bestehen zahlreicher einzelner Strahlen bildet den niederen Zustand, aus dem der höhere durch Rückbildung einzelner und Ausbildung anderer Radien hervorgeht. Indem die letzteren durch Plattenbildung und Sonderung des Plat-

---

*) Die Beziehung der Radien zu den Kiemenbogen führt zu einer anderen vergleichenden Erwägung. Stellt man sich nämlich den Kiemenbogen ungegliedert vor und mit einer Anzahl dicht bei einander stehender Radien ausgestattet, von denen der mittlere vorwiegend entwickelt ist, und in ähnlicher Weise, wie es unten (S. 182) vom Hyoïdbogen von Pristis geschildert wird, noch einige Radien zu beiden Seiten trägt, so ergibt sich daraus eine mit dem Archipterygium des Flossenskeletes übereinstimmende Einrichtung. Der mittlere Radius erscheint als Stamm des Archipterygiums, die auf ihn übergetretenen Radien stellen beiderseits die Radien des Archipterygiums vor, und die noch am Bogen sitzenden übrigen Radien sind solche, die ihre primitive Beziehung behielten. Durch diese Anschauungsweise kann man sich die Entstehung des Gliedmassenskeletes aus einer mit dem Kiemenbogenskelete gleichartigen Bildung vorstellen. Eine Stütze empfängt diese Vorstellung durch die Thatsache, dass ausser dem Stamm des Flossenskeletes (Metapterygium, Stamm des Archipterygiums) noch einige andere Stücke (Basalia des Pro- und Mesopterygium) dem Schulterbogen vieler Haie ansitzen. Diese wären dann nicht vom Stamm des Archipterygium zum Schultergürtel getretene Radien, wie ich das früher auffassen musste, sondern vielmehr an ihrer ursprünglichen Verbindungsstelle gebliebene, weiter differenzirte. Am Brustflossenskelete hätte sich demnach mehr von der Grundform erhalten als am Skelete der Bauchflosse. Dem entspricht auch das Vorkommen von Rudimenten der zweiten Radienreihe, die ich bei einigen Haien am Brustflossenskelete auffand (Jen. Zeitschr., Bd. VII, S. 131). Indem ich auf diese Verhältnisse hinweise, möchte ich die Vergleichung des Kiemenskeletes mit dem Gliedmassenskelete — bereits von Owen in der Aufstellung des »Diverging appendage« im Allgemeinen ausgeführt — nicht ohne grösste Vorsicht aufstellen, denn wenn es auch für die Vordergliedmassen thunlich wäre, so besteht für die Hintergliedmassen wegen ihrer Lagerung die grösste Schwierigkeit. Es wird daher nöthig sein, hier eine Schranke anzuerkennen, welche die Forschung gegenwärtig noch nicht beseitigen kann.

tenrandes in einzelne radienartige Fortsätze eine Differenzirung eingehen, übernehmen sie die Function der rückgebildeten, verschwundenen. Damit äussert sich hier eine auch sonst sehr verbreitete Erscheinung: dass die höhere Stufe bei einer Beschränkung der Zahl ursprünglich gleichartiger Theile durch Entfaltung und Ausbildung der bestehen gebliebenen erreicht wird. Dieses Verhältniss lässt sich in Würdigung der Causalität auch so auffassen, dass eben die Ausbildung einzelner und das damit diesen zukommende Uebergewicht über die anderen auf tieferer Stufe stehen bleibenden die Rückbildung der letzteren einleitet und mit dem Verschwinden derselben die Reduction in der Zahl bedingt.

Bei den Rochen ist mit der oben beschriebenen Ablösung des unteren Hyoïdstückes vom oberen das letztere ausser Beziehung zur ersten Kiementasche getreten. Indem das untere Stück hinter das obere gelangt, bildet es die ausschliessliche Begränzung der vorderen Wand jener Tasche. Dem entspricht der Mangel von Radien am oberen (Hyomandibulare) und das Vorkommen von solchen am unteren gleich einem Kiemenbogen gegliederten Stücke. Man wird so den Verlust der Radien am oberen Stücke auf Rechnung der verlorenen Beziehung zur Kieme setzen dürfen. Es ist aber auch noch ein ganz bestimmter Nachweis dafür zu liefern, dass an dem oberen Stücke kein Radius, selbst nicht einmal rudimentär, mehr vorkommen kann. Beachtet man nämlich die allmählich zu Stande kommende Art der Trennung beider Stücke, so findet man das Emporrücken des unteren Stückes am hinteren Rande des oberen als Einleitung des Vorganges der gänzlichen Trennung. Ich habe diesen Vorgang als eine Verkürzung der zwischen der Schädelarticulation und der Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke gelegenen Strecke des Hyomandibulare erklärt. Wo die Trennung, wie bei Raja, vollzogen ist, muss demnach jene Strecke auf Null reducirt sein, sie ist gänzlich verschwunden. Die scheinbar an ihre Stelle getretene ist eine andere, sie ist durch Ausbildung des unterhalb der Verbindung beider Hyoïdstücke als Mandibularfortsatz aufgetretenen Theiles entstanden, der niemals Radien trägt, auf den sich also auch solche nicht vererbt haben können.

Die an dem unteren Hyoïdstücke befindlichen Radien bestehen dagegen als Kiemenstrahlen fort und erscheinen gleichartig mit den Radien der Kiemenbogen, denen entsprechend das Stück sich gegliedert hat (vergl. Taf. XIII, Figg. 2, 3). Im Wesentlichen sind diese Radien kaum von denen der Kiemenbogen verschieden, und doch sind wieder kleine Abweichungen bemerkbar. Am bedeutendsten ist eine Differenz bei Pristis ausgesprochen. Während an den Kiemenbogen (Taf. XIII, Fig. 5) an der Stelle des Mittelstrahls eine breitere in mehrfache Strahlen endigende Platte sitzt, findet sich an der entsprechenden

Stelle des vom unteren Hyoïdstücke gebildeten Bogens ein mit dem Relief der Glieder ausgestattetes Knorpelstück, welches wiederum Radien trägt. Dieses Stück (Taf. XIII, Fig. 5 *c*) verhält sich wie ein an der Verbindungsstelle beider Glieder (*a*, *b*) eingeschaltetes Mittelstück, darf aber nur als aus verschmolzenen Radien hervorgegangen beurtheilt werden *). Immerhin spricht sich hier in der verschiedenen Art der Differenzirung die Verschiedenheit der Abstammung dieser Radien aus.

3. *Vergleichung des Zungenbeinbogens und der Kiemenbogen.*

Durch die Beziehungen des ersten Kiemenbogens zur ersten Kiementasche, vornehmlich durch Anlagerung der vorderen Kieme dieser Tasche an die Radien des genannten Bogens, ergibt sich eine selbst bei oberflächlicher Untersuchung nicht verkennbare Uebereinstimmung mit den Kiemenbogen. Davon ausgehend kann die Frage aufgeworfen werden, inwiefern diese Theile homolog sind, d. h. inwiefern die Annahme einer ursprünglichen Gleichartigkeit beider begründet werden kann. Der Nachweis der Homologie (Homodynamie) muss durch Ableitung der Verschiedenheit dieser Gebilde von bestimmten Beziehungen derselben geführt werden, denn die Homologie wird erst dann klar, wenn die Bedingungen der Verschiedenheiten erkannt sind. Diese Verschiedenheiten sprechen sich in der Art der Gliederung, wie im Verhalten der Radien der bezüglichen Bogen aus.

Die im Vergleiche mit den Kiemenbogen geringere Gliederung des Zungenbeinbogens ist nach meinem Dafürhalten vom Anschlusse an den Kieferbogen ableitbar, denn sie entspricht genau der Gliederung des Kieferbogens, und die Notidaniden geben Belege dafür ab, dass in einem primitiven weil indifferen-

---

*) Die Differenzen zwischen den Kiemenbogen und dem vom Zungenbeinbogen dargestellten Gebilde sind im Verhalten der Kiemen vollständig verwischt. Die Kiemen von Pristis bieten das Eigenthümliche, dass jede in zwei Abschnitte getheilt ist. An dem lateralen an der Verbindung zweier Bogenglieder gebildeten Winkel setzt sich nämlich vom Ueberzuge der pharyngealen Oberfläche der Glieder her eine Leiste (Taf. XIII, Fig. 4 *l*) in lateraler Richtung fort. Sie endigt fein auslaufend am seitlichen blinden Ende der Kiementasche. Die Kiemenblättchen sind an der den Gliedstücken des Bogens entsprechenden Strecke senkrecht auf den Bogen angeordnet, wie bei allen Selachiern, setzen diese Anordnung aber auch über den Bogen hinaus auf jene Leiste fort, der nur die verschmolzenen Mittelradien eine Stütze bieten. Genau dasselbe Verhalten zeigt die Kieme des branchialen Hyoïdstückes, an welchem die Stütze für die Leiste durch eine Erhebung des oben beschriebenen Mittelstückes gebildet wird (cf. Fig. 6). An diesem Theile ist also die Anpassung an die Kieme viel vollkommener als an den ächten Kiemenbogen, wo die bezügliche Radienplatte keine Leiste trägt.

ten Zustande des Zungenbeinbogens derselbe dem Kieferbogen angeschlossen war. Wenn dem gegliederten Zustande eines Bogens ein ungegliederter vorausging, so wird die Gliederung des Zungenbeinbogens bei jenem Anschlusse an den Kieferbogen in derselben Weise stattfinden wie jene des Kieferbogens. Daraus folgt zugleich, dass die Gliederung der Kiemenbogen, die jederseits vier Stücke lieferte, in anderer Weise als die des Zungenbeinbogens erfolgt sein muss, denn für diese fehlt ein mangelnder Anschluss an den Kieferbogen, und damit die Bedingung einer mit letzterem gleichartigen Sonderung.

Was die Radien betrifft, so ist nachweisbar, dass das allgemeine Verhalten bei den Haien dasselbe ist wie jenes der Radien der Kiemenbogen. Es handelt sich also um die Erklärung der Verschiedenheit, die in der grösseren Differenzirung der Radien des Zungenbeinbogens sich ausspricht. Das Radiensystem dieses Bogens ist mächtiger, und besonders einzelne Radien sind durch Uebergang in Plattenform und terminale Spaltung bedeutend entwickelt. Durch solche Radien wird eine kräftiger wirkende Stütze geliefert, als durch eine entsprechende Anzahl einzelner unverbundener Strahlen. Die Beachtung der Lage des Zungenbeinbogens und seiner Radien am Anfange des Kiemenskeletes lässt verstehen, dass der bei der Ortsbewegung sich äussernde Widerstand des umgebenden Mediums, welcher beim Oeffnen der ersten Kiementasche von dem durch die genannten Radien gestützten Deckel der Tasche überwunden werden muss, die Ausbildung eines kräftigeren activen und passiven Bewegungsapparates hervorruft, welchen letzteren eben die Radien vorstellen. Die grössere Differenzirung dieser Radien ist daher als eine Anpassung an die örtlichen Verhältnisse des bezüglichen Bogens anzusehen. Für die Differenzirung des Zungenbeinbogens und seiner Radien in einer von den Kiemenbogen verschiedenen Weise sind somit die Factoren klar gelegt. Während diess für die Haie gilt, sind für die bei den Rochen bestehenden weiteren Modificationen die bedingenden Umstände aufzusuchen.

Durch die Ausdehnung der Brustflossen zur Seite des Kiemengerüstes nach vorn zu sind bei den Rochen die Beziehungen des Zungenbeinbogens verändert worden. Zunächst wird durch die Brustflosse ein Schutz für das Kiemengerüste gebildet, und aus der lateralen Verbindung der Kiementaschen mit der Brustflosse entspringt die gänzliche Verkümmerung der äusseren Kiemenbogen, wobei auch die Lageveränderung der äusseren gegen die Bauchfläche gerückten Oeffnungen einen Factor abgegeben haben mag. Eine fernere von den Flossen ableitbare Veränderung betrifft die Querstellung der oberen und unteren Theile des Kieferbogens, die aus der rein ventral gewordenen Lagerung der Mundöffnung entstehen musste. An diese Querstellung der Kiefer knüpft sich die

Ausdehnung des bei den Haien mit dem Unterkiefer in Verbindung getretenen Hyomandibularstückes, dessen Stellung aus einer schrägen oder fast senkrechten in eine nahezu horizontale überging. Indem die Längezunahme des Hyomandibulare durch Bildung des Processus mandibularis erfolgte, musste das untere Bogenglied gegen das Cranium in die Höhe rücken und behielt dadurch seine Beziehungen zur vordersten Kieme, welche für das Hyomandibulare verloren ging. In dem Maasse, als jenes untere Bogenglied am Hyomandibulare emporstieg, musste letzteres von der Beziehung zur ersten Kiementasche ausgeschlossen werden. Damit steht wieder die Vertheilung der Radien in Verbindung, die gleichfalls nur an dem kiementragenden Abschnitte des Hyoïdbogens sich erhielten. Wenn sie hier, im Gegensatz zu den Haien, mit denen der übrigen Kiemenbogen gleichartig blieben, so zeigt sich darin wieder die Anpassung, indem das bei den Haien die Veränderung bedingende Moment in Wegfall trat.

Auch für die Modificationen der Zungenbein-Copula ist die angeführte Veränderung von Bedeutung. Mit der Zerlegung des Zungenbeinbogens hat seine Selbständigkeit aufgehört und der obere Abschnitt (Hyomandibulare) hat seine mittelbaren Beziehungen zur Copula aufgegeben; der untere dagegen ist zu einem Kiemenbogen geworden, der wie die anderen die von ihm gestützte Kiementasche an das benachbarte Propterygium der Brustflosse sich anlehnen lässt. Die Brustflosse hat somit einen Theil der Function der Zungenbein-Copula übernommen. Wie sich hieraus die geringe Mächtigkeit der Zungenbein-Copula ableiten lässt, so ist aus der Umwandlung der letzten Kiemenbogen-Copula in eine breite Platte die Ausdehnung der Zungenbein-Copula in die Quere abhängig, welcher Zustand bei den meisten Rochen unter verschiedenen Modificationen sich forterhielt. Daran schliesst sich endlich die gänzliche Rückbildung bei Torpedo, die aus der schon bei den anderen Rochen erfolgten Minderung des functionellen Werthes des bezüglichen Skelettheiles verständlich wird.

Indem wir auf alle diese Veränderungen zurückblicken, ist es von grosser Bedeutung, den Ausgangspunkt derselben in den Umbildungen zu erkennen, welche die Brustflossen der Rochen erlitten. Von diesen Organen ging offenbar der erste Anstoss zu jenen Veränderungen aus, die wir Schritt für Schritt in den Wechselbeziehungen der Theile zu einander verfolgen können. Wenn aber die Modificationen der Brustflossen die Veränderungen des Kiemen- und theilweise auch des Kieferskeletes bedingten, so wird für jene ersten Factoren wieder die Wirkung äusserer Bedingungen vorausgesetzt werden müssen. Veränderte Lebensweise und damit in Zusammenhang veränderte Art der Locomotion drücken somit einer ganzen Reihe von Organen den Stempel ihres umgestaltenden Einflusses auf.

Durch die Darlegung der Veränderungen von Zungenbein- und Kiemenbogen in Folge der Aeusserung ausserhalb dieser Theile wirkender Einflüsse gibt sich nicht bloss die Divergenz der Umbildungen zu erkennen, man wird vielmehr im Verfolge der Erscheinungen nach der entgegengesetzten Richtung auch auf den gemeinsamen Anfangszustand jener Theile hingeleitet. Dieser wird für Zungenbein- und Kiemenbogen in gleichartiger Erscheinung angenommen werden dürfen, wenn die Differenzirungen beider in ihrer Abhängigkeit von den functionellen Beziehungen gezeigt werden konnten. Wir sind daher berechtigt, die genannten Bogen als Theile eines Systems zu betrachten, deren ursprüngliche Gleichartigkeit durch Modificationen und allmähliche Theilung der Leistung verloren ging.

4. *Kieferbogen.*

Die beiderseitigen Kieferstücke stellen in ihrer Verbindung einen ähnlichen Bogen vor wie der Zungenbeinbogen. Wie an diesem unterscheidet man ein unteres und ein oberes Stück; ersteres wird als Unterkiefer, letzteres als Oberkiefer oder Palato-Quadratum bezeichnet. Die freien die Mundspalte begränzenden Ränder dieser Stücke sind mit einer Zähne tragenden Membran bedeckt, daher schon Cuvier diesen Bogen als zahntragenden (arc dentaire) benannt hat. Die Verhältnisse dieses Bogens unterscheiden sich nach den bisher bekannt gewordenen Thatsachen vom Zungenbeinbogen wesentlich dadurch, dass erstlich an den unteren Stücken eine Copula fehlt, dass zweitens die Oberkieferstücke der Verbindung mit dem Cranium entbehren und drittens unter sich median vereinigt sind. Was den zweiten Punkt betrifft, so konnte zwar eine längst bekannte Articulation mit dem Cranium — die von mir oben (S. 63) als Palato-Basalgelenk bezeichnete — für eine primitive Verbindung genommen werden, allein sie hält als solche die Probe nicht aus, da erstlich die dem Bogen bestimmten Nerven (Trigeminus) viel weiter davon das Cranium verlassen, und da zweitens gerade der diese Verbindung eingehende Theil des Palato-Quadratum ein auch ontogenetisch sehr spät entwickelter ist. Um so wichtiger muss eine bei den Notidaniden bestehende zweite Verbindung mit dem Cranium sein, die am Postorbitalfortsatz stattfindet (vergl. oben S. 53). Ich betrachte diese Verbindung als die ursprüngliche Befestigung des Kieferbogens, da sie den durch die Bezugnahme auf die Nerven gestellten Anforderungen entspricht. Der die Verbindung vermittelnde Theil des Palato-Quadratum (Taf. X, Figg. 1, 2 *Q'*; Taf. XV, Figg. 1, 2 *Q'*) ist bei den Notidaniden fortsatzartig verlängert und trägt eine vordere, besonders bei Heptanchus sehr entwickelte Ge-

lenkfläche. Von da aus zieht der concave Vorderrand des Knorpels abwärts, und ebenso beginnt daselbst eine mächtige auf den concaven Hinterrand sich fortsetzende Leiste (Taf. X, Figg. 1, 2), welche bis zur Articulation mit dem Unterkiefer zu verfolgen ist. Darnach scheidet sich der Oberkieferknorpel in zwei Abschnitte; nach Huxley mag der hintere als Quadratum (*Q*), der vordere als Palatinum (*P*) bezeichnet sein.

Der vordere, bei den Notidaniden verhältnissmässig bedeutend schwächere Gaumentheil des Palato-Quadratum ist zwar mit dem anderseitigen Stücke durch Bandmasse verbunden, allein die Knorpelenden sind weit aus einander gerückt, so dass ein bei anderen Haien vorübergehendes embryonales Stadium hier persistent erscheint. Am meisten ist das bei Heptanchus der Fall. Auch bei anderen Haien ist die ligamentöse Verbindung noch sehr ansehnlich, z. B. bei Galeus. In diesen Fällen sitzen die medianen Zähne des Oberkiefers dem Ligamente an. Heptanchus besitzt sogar zwei Zahnserien an dem ligamentösen Verbindungsstücke *).

Die mediane Entfernung der Vorderenden beider Quadratknorpel erhält sich minder bei anderen Haifischen. Dicht an einander liegen die beiderseitigen Enden bei Acanthias, Spinax, Centrophorus, Scyllium etc. Innig sind sie bei Cestracion, auch bei Scymnus mit einander vereinigt, bei welch' letzterem über der Verbindungsstelle noch ein unpaares dreieckiges Knorpelstück vorkommt, durch welches der Oberkiefer aufwärts sich verbreitert (Taf. XI, Fig. 1 *P'*). Wo diese Oberkieferstücke median schon näher an einander gerückt sind, ist das die Verbindung eingehende Palatinum doch noch bedeutend schlanker als das hintere Quadratum, und darin erscheint zwischen beiden Abschnitten ein Gegensatz ausgeprägt, der in anderen Fällen verschwunden ist.

Allgemein ist endlich bei den Rochen der vordere oder Gaumentheil vom hinteren nicht unterschieden, und die mediane Vereinigung der beiderseitigen Stücke ist jener des Unterkiefers gleich. Wenn man die lockere mediane Verbindung der beiderseitigen Palato-Quadrata als den Ausdruck eines ursprünglichen Zustandes dieser Theile ansieht, so sind bei der Mehrzahl der Haie in der Ausbildung einer innigeren Medianverbindung Veränderungen eingetreten, die bei den Rochen zu allgemeiner Herrschaft gelangt sind. Der ganze Vorgang entspricht einem Verluste von Eigenthümlichkeiten, die bei den Notidaniden den vorderen und den hinteren Abschnitt des Palato-Quadratum auszeichnen.

*) Durch das Bestehen von Zähnen ausserhalb der knorpeligen Kiefertheile ergibt sich ein fernerer Beleg für die Unabhängigkeit der Zahnbildung vom Skelete, die auch durch viele andere Thatsachen nachweisbar ist.

Dass der Befund bei den Notidaniden in der That als primitiver zu gelten hat, oder doch einem solchen näher steht als das Verhalten anderer Selachier, geht aus der Vergleichung mit Embryonen hervor. Bei solchen (von Acanthias vulgaris) finde ich das Palato-Quadratum nur durch den hinteren Abschnitt — also durch das Quadratum — vorgestellt. Die Mundöffnung wird noch nicht allseitig von den Kiefern begränzt. An ihrem oberen Abschnitt fällt die Umgränzung mit der Schädelbasis zusammen (Taf. XXI, Figg. 1, 2 *m*). Erst in späteren Stadien wird die Mundöffnung rautenförmig, indem das Oberkieferstück sich median und nach vorn verlängert. Es bildet damit jenen von Huxley als Palatinum bezeichneten Fortsatz, den ich beistimmend als Gaumenfortsatz erklärt habe. Das Quadratum oder das bei den Notidaniden die Schädelverbindung vermittelnde Stück ist also das primäre, zu dem der Gaumenfortsatz in secundärer Beziehung steht. Vor der Entwickelung des Gaumenfortsatzes fehlt also die mediane Verbindung der beiden Oberkieferstücke (Quadratum), und die vier Kiefertheile stellen zusammen einen oben offenen Bogen dar, der ebendaselbst vom Cranium abgeschlossen wird. Die Verschiedenheit des Kieferbogens vom Zungenbeinbogen ist in diesem Stadium keine sehr grosse. In beiden Bogen besteht jederseits ein oberes den Bogen mit dem Cranium verbindendes Stück: Quadratum = Hyomandibulare. Diesem schliesst sich ein unteres Stück an: Unterkiefer = unteres Hyoïdbogenstück. Somit ist es nur die Copula, deren Besitz den Zungenbeinbogen vom Kieferbogen bedeutender unterscheidet.

Durch die Ausbildung des Gaumenfortsatzes am Kieferbogen ist für beide Bogen die Sonderung eingeleitet, die in dem Maasse zunimmt, als die beiden Fortsätze einander entgegen wachsen.

Am Gaumenfortsatze tritt eine Verbindung mit der Schädelbasis — zur Seite der Basalecke — auf. Sie wird bei den Notidaniden vorwiegend durch die mediale (Taf. XX, Figg. 2, 3 *p*) Fläche des Gaumenfortsatzes und nur theilweise durch eine davon sich erhebende Bildung, den Palato-Basalfortsatz, vermittelt, der bei den Haien eine fast allgemeine Verbreitung besitzt. Nicht sehr ansehnlich ist derselbe bei den Notidaniden, ganz niedrig bei Hexanchus (Fig. 2 *p*). Bei Cestracion fehlt er ganz, wenn man nicht eine ganz leichte Erhebung des oberen Randes des Gaumenfortsatzes für ein Rudiment des ersteren nehmen will. Der Mangel des Palato-Basalfortsatzes entspricht hier der festen Verbindung des Palato-Quadratum mit dem Cranium. Ersterer Theil ist schnabelartig nach vorn gestreckt und lagert sich in eine an der Gränze der Orbital- und Ethmoïdal-Region befindliche Furche (s. S. 63), von den Nasenkapseln seitlich überragt (vergl. Taf. II. Fig. 1, ferner bezüglich der Verbindung des Palato-

Quadratum mit dem Cranium: Taf. IX, Fig. 3 und Taf. XII, Fig. 3 *). Auch bei den Scyllien ist der Fortsatz unansehnlicher.

Daran reihen sich Mustelus (Taf. XII, Fig. 2), Galeus (Taf. XI, Fig. 3). Bedeutender ist der Fortsatz bei Scymnus (Taf. XI, Fig. 1), Centrophorus (Taf. XII, Fig. 2) und Acanthias (Taf. XX, Fig. 4). Bei umfänglicherer Entwickelung hebt sich der Fortsatz von der Innenfläche des Palatinum ab und bildet einen auch unten an seinem Anfange medial einragenden Vorsprung. Aehnlich wie bei Acanthias, nur schlanker und zierlicher, ist der Palato-Basalfortsatz bei Spinax gestaltet. Prionodon dagegen reiht sich mehr an Mustelus an, indem der Fortsatz seinen Ursprung vom oberen Rande nimmt. Am ansehnlichsten erscheint er bei Squatina (Taf. XI, Fig. 2 *p*). Diess ist aber nur scheinbar, denn er wird hier durch einen faserknorpeligen festen Strang gebildet, der nicht aus dem Oberkieferknorpel, sondern aus einem Bande differenzirt ist.

Die Verbindung des Palato-Basalfortsatzes mit dem Cranium geschieht bei den Notidaniden durch ein wahres Gelenk, das besonders bei Heptanchus durch glatte Flächen sich auszeichnet und von einer Art Kapselband umschlossen wird. Der Fortsatz bietet medial eine senkrecht gerichtete Wölbung dar, die sich auch über ihn hinaus auf die Medialfläche des Gaumentheiles verlängert, und diesen an der Articulation sich betheiligen lässt. Bei Hexanchus ist fast die gesammte Articulationsfläche an der medialen Oberkieferfläche gelagert und der kleine Palato-Basalfortsatz trägt nur wenig zur Vergrösserung der Gelenkfläche bei. Die Wölbung entspricht genau der an der Basis cranii gelegenen rinnenförmigen Pfanne, in der der Gaumentheil des Oberkiefers auf- und abgleitet. Bei Scymnus und Acanthias ist die Gelenkfläche auf den Palato-Basalfortsatz (Tafel XI, Figur 2 *p*) beschränkt und liegt auf einem medial vorspringenden Theile desselben. Wie am Cranium ist die articulirende Fläche auch am Palato-Basalfortsatz von einer Perichondrium-Schicht überzogen, ist also keine reine Gelenkfläche. Von der weiten, die beiden Flächen verbindenden Kapsel wird ein Theil durch ein starkes Band vorgestellt, welches von der Spitze des Palato-Basalfortsatzes aus zum Schädel zieht. Daran schliessen sich jene Ein-

*) Aus dieser unbeweglichen Verbindung könnte das Bestehen einer Uebergangsform zu der Formation des Craniums von Chimaera, Lepidosiren und den Amphibien gefolgert werden, wenn man annehmen will, dass der dort bestehenden Verschmelzung eines dem Palato-Quadratum der Selachier vergleichbaren Abschnittes ein Zustand discontinuirlicher Verbindung vorausgegangen ist. In dem Verhalten des Kopfskeletes von Cestracion habe ich keine Gründe gefunden, aus denen ich jene Annahme als die einzig mögliche erklären könnte. Wenn auch im Cranium von Cestracion einige Verhältnisse an Chimaera erinnern, so wage ich doch nicht, darauf hin jene unbewegliche Kieferverbindung als einen directen Vorläufer der continuirlichen Vereinigung anzusehen.

richtungen, bei denen die Articulation noch mehr zurücktritt und der von einer lockeren Bandmasse umgebene Fortsatz an einem Ausschnitte der Basis cranii sich auf- und abzubewegen vermag. Hieher gehört Squatina mit der Modification, dass ein Theil des vom Fortsatz ausgehenden Bandes in ein den Fortsatz verlängerndes faserknorpeliges Stück umgebildet ist. Die Gelenkbildung ist damit aufgelöst, und bei den Haien mit nur rudimentärem Palato-Basalfortsatz besteht nur eine Bandverbindung. Bei gegen das Cranium angezogenem Palato-Quadratum kommt das Band zwischen Cranium und Palato-Basalfortsatz zu liegen.

Den Rochen fehlt mit dem Palato-Basalfortsatz jede besondere Verbindung des Palato-Quadratknorpels mit dem Cranium.

Wenn wir den ausgebildeten Zustand der Palato-Basalverbindung als den früheren, die anderen bis zum gänzlichen Mangel dieser Verbindung führenden als spätere Zustände betrachten, die gegen den ersteren als Rückbildungen erscheinen, so werden wir darin durch die Verbreitung dieser Einrichtungen bei den einzelnen Abtheilungen der Selachier bestärkt. Die ausgebildetere Gelenkform trifft auf die minder differenzirten Gruppen, die minder entwickelte oder rückgebildete Form auf die differenzirteren Abtheilungen. Man kann daraus ein Motiv für die Auffassung der genannten Verbindung als einer ursprünglich dem Kieferbogen zukommenden Einrichtung entnehmen und damit der oben ausgesprochenen Deutung entgegentreten. Dann müsste die andere Verbindung eine secundäre sein. Am einfachsten beseitigt sich jener Einwand durch die an Embryonen nachweisbare schon oben angezogene Thatsache, dass eben der ganze vordere Theil oder der Gaumenfortsatz des Oberkieferknorpels eine secundäre Bildung ist. Demzufolge ist dann der an diesem erst entstehende Palato-Basalfortsatz unmöglich für etwas Primäres zu halten.

An der Thatsache der secundären Natur des Gaumenfortsatzes festhaltend, ist es nicht schwierig, für die Entstehung des an ihm sich bildenden Palato-Basalfortsatzes eine Erklärung zu finden. Der Gaumenfortsatz wird nämlich bei seinem nach vorn und medianwärts gerichteten Wachsthum die Basalecke des Craniums erreichen und wird dort als beweglicher Skelettheil vorüberziehend sich eine Articulationsfläche bilden, auf der der Oberkieferknorpel sich hebend oder senkend sich bewegt. Diese durch die Bildung des Gaumenfortsatzes gewonnene Verbindung mit dem Cranium bietet dem Oberkiefer an letzterem eine Stütze. Sie bildet sich weiter aus mit der Entwickelung des Palato-Basalfortsatzes, auf den die noch bei Heptanchus grösstentheils dem Gaumenfortsatze zukommende Gelenkfläche übertritt. Der letztere Fortsatz übernimmt damit eine Function, die anfänglich nur der medialen Fläche des Gaumenfortsatzes zukommt, wie die

Notidaniden beweisen, von denen Hexanchus nur die Andeutung eines Palato-Basalfortsatzes besitzt. Der Gaumenfortsatz trägt fast allein die Articulationsstelle. Die Erscheinung des Palato-Basalfortsatzes knüpft sich somit an einen Differenzirungsvorgang am Gaumenfortsatze, der seine Basalverbindung allmählich einem von ihm gebildeten Fortsatze überträgt.

Die geringe Entwickelung des Fortsatzes der Notidaniden stellt somit den niedersten Zustand dieser Einrichtung vor, in welchem der Fortsatz noch nicht ausschliesslich die Articulation bildet. Die geringe Entwickelung desselben Palato-Basalfortsatzes anderer Haie, wie z. B. der Galei, Carchariae und Musteli, erscheint dagegen als eine Rückbildung, da weder der Gaumenfortsatz noch der Palato-Basalfortsatz eine Gelenkfläche mehr darbietet. Zwischen diese beiden Zustände ordnen sich jene, bei denen der entwickelte Fortsatz eine Gelenkfläche trägt (Scymnus und Dornhaie).

Der hintere Theil des Palato-Quadratum ist bei den Notidaniden der bei weitem mächtigste. Indem sich der hintere Rand breit in die Quere zieht, bildet er eine bedeutende Grube, die einem Theile des Adductors der Kiefer zum Ursprunge dient (Taf. X). Eine ähnliche Grube befindet sich an der Aussenfläche des Unterkiefers als Insertionsstelle des nämlichen Muskels. Von dieser Grube bleibt bei den übrigen Selachiern nur eine flache Einsenkung bestehen, die von dem oberen hinteren Rande des Quadratum überragt wird. Cestracion hat bei mächtiger Entfaltung des Quadratum dieses Verhältniss mehr ausgeprägt als Prionodon, Galeus, Mustelus und Scyllium, bei denen der Quadrattheil ohne Gränze in den Gaumentheil übergeht.

Auf der Aussenfläche des Quadratum erhebt sich bei Squatina eine abgerundete quer gerichtete Leiste, deren Oberfläche auf den hinteren oberen Rand des Quadratum ausläuft. Sie entspricht der bei den Notidaniden abwärts und vorwärts gerichteten Kante, welche die Grube von hinten her begränzt. Diese Leiste ist bei Scymnus mehr, bei Acanthias und Centrophorus noch bedeutender ausgebildet, indem sie einen scharfen aufwärts und auswärts gerichteten Vorsprung bildet (Taf. XI, Fig. 1; Taf. XII, Fig. 2 *m*). Sie vergrössert die Ursprungsstelle des Adductor der Kiefer und scheint für die Verschmälerung des Quadratum eine Compensation zu bilden. Die Rochen bieten bei Raja ein mehr an Squatina sich anschliessendes Verhalten, da die Leiste (Taf. XVII, Fig. 1 *m*) zwar stark vorspringt, aber hinten und oben vom Quadratum nicht abgesetzt ist. Aehnlich wie bei den Dornhaien erscheint sie bei Rhynchobatus (Taf. XIV, Fig. 1 *m*), und auch bei Trygon (Taf. XIV, Fig. 3 *m*) ist sie angedeutet, sehr schwach dagegen bei Myliobatis. Bei Pristis dagegen ist sie nur eine den hin-

teren Quadratrand umziehende Kante, die auf den bei Cestracion gegebenen Befund verweist.

Der Unterkiefer zeigt in vielen Theilen seiner Gestaltung Uebereinstimmungen mit dem Palato-Quadratum. Das gilt zumal von der Muskelgrube, die sich bei den Notidaniden auf ihm wiederholt, und die von einem vom unteren Rande her nach hinten und aufwärts verlaufenden leistenartigen Vorsprung abgegränzt wird. Auch die Höhe entspricht häufig jener des Palato-Quadratum. Bei den Notidaniden und Cestracion ist sie sehr ansehnlich und mit dem Palato-Quadratum im Einklange. Der hintere, den Adductor aufnehmende Abschnitt ist fast stets der höhere. Nur bei Scymnus finde ich ihn von der Höhe des vorderen übertroffen. Durch bedeutendere Entwickelung des ersteren Verhältnisses bildet er bei Prionodon einen Gegensatz zum Palato-Quadratum; auch noch bei Galeus, minder bei Scyllium. Wenig besteht dieser Höhenunterschied bei Squatina (Taf. XI, Fig. 2 *Md*) und bei den Rochen ist er fast völlig verschwunden.

In der Verbindung beider Kieferstücke sind bei der allgemeinen Querausdehnung des Gelenktheiles zwei Abschnitte zu unterscheiden. Betrachten wir diese Verhältnisse wieder von den Notidaniden an, so finden wir hier die mediale Verbindung von einem verhältnissmässig schwachen Theile des Palato-Quadratum und einem wenig stärkeren des Unterkiefers gebildet. Das Palato-Quadratum besitzt daselbst eine quere Pfanne, die einem Gelenkkopfe des Unterkiefers aufsitzt und durch Bindegewebe ihm verbunden ist. Eine unmittelbare Berührung von Knorpelflächen ist also hier nicht vorhanden. Darauf folgt nach aussen eine Strecke, wo Ober- und Unterkiefer nur mit einer schmäleren Querkante gegen einander gerichtet sind und wiederum nur durch Bindegewebe vereinigt werden. Endlich findet sich lateral am stärksten Theile der Kiefer ein zweites vollkommeneres Gelenk, an dem ein querer Gelenkkopf in eine congruent geformte Pfanne des Unterkiefers eingreift. Somit bestehen hier jederseits zwei bezüglich ihrer Flächen in umgekehrtem Sinne sich verhaltende Gelenke, von denen nur das laterale freie Knorpelflächen besitzt.

Es dürfte sich fragen, ob bei der so verschiedenen Beschaffenheit der beiden, zudem von einander völlig getrennten Gelenke, beiden gleicher morphologischer Werth zukomme. Da mit einander articulirende Skelettheile durch ein einziges Gelenk verbunden zu sein pflegen, da ferner für eine Sonderung der beiden Gelenke aus einem einzigen keine Andeutung sich vorfindet, ist die Annahme einer secundären Entstehung des einen der beiden Gelenke gerechtfertigt. In dieser Beziehung kann man das innere für das später gebildete, das äussere dagegen für das ursprünglich beide Stücke des Kieferbogens beweglich ver-

bindende Gelenk halten. Ich stütze diese Auffassung weniger auf die grössere Vollkommenheit des äusseren (lateralen) Gelenkes als auf das Verhalten der beiden Kieferstücke zum Adductor, für welchen eine mediale, d. h. nach innen vom Gelenk befindliche Lage vorausgesetzt werden muss (siehe darüber weiter unten). Da die Verbreiterung der Kiefer mit der Ausdehnung der durch bedeutendere Differenzirung des Adductors bedingten Insertionsfläche in Verbindung steht, so wird die secundäre Gelenkbildung mit der ersten Sonderung des Kieferbogens zusammenfallen. Die in dieses Gelenk eingehenden Theile der Kiefer werden demnach Fortsätze der betreffenden Abschnitte sein, die nach gegenseitiger Berührung Articulationsflächen erhielten und damit ein neues Gelenk bildeten.

Bezüglich der Articulation schliesst sich Cestracion an die Notidaniden, doch sind sowohl die Gelenkköpfe als die Pfannen von bedeutenderem Umfange und bieten mehr kuglige Flächen dar. Bei Acanthias und Centrophorus ist das äussere Gelenk viel bedeutender als das innere entwickelt, welches fast nur durch eine Bandverbindung vorgestellt wird. Ausgebildeter ist es bei Squatina und erscheint dabei mit glatten Knorpelflächen. Wie bei Acanthias und Centrophorus sind die bei Squatina das äussere Gelenk tragenden Theile der Kiefer fortsatzartig gestaltet.

Eine Umformung bieten die Gelenkverhältnisse bei Galeus und Mustelus dar. Die Kiefer articuliren nur im lateralen Gelenke. Am inneren Gelenke hat die am Oberkiefer befindliche Pfanne eine mediale Richtung erhalten und der am Unterkiefer befindliche Gelenkkopf ist lateral gestellt, so dass er beim Oeffnen und Schliessen des Mundes auf der Pfanne auf- und abwärts gleitet*).

Die beiden Gelenke sind auch bei den Rochen vorhanden. Die äussere behält aber die überwiegende Ausbildung, am meisten bei Torpedo, dessen schwache Kiefer dem entsprechend sehr beschränkte, fast nur vom äusseren Gelenke dargestellte Articulationsflächen besitzen. Sehr stark sind dagegen beide Pfannen und Gelenkköpfe bei Myliobatis entwickelt.

An der äusseren Seitenfläche des Gelenktheiles des Unterkiefers erscheint bei den Rochen eine schräg von oben nach vorn und abwärts verlaufende Leiste. Sie gränzt bei Raja die laterale Endfläche des Unterkiefers ab, ist bei Rhyncho-

---

*) Der Unterkiefer erleidet bei diesen Bewegungen eine leichte Drehung um seine Längsaxe, so dass beim Oeffnen des Mundes der zahntragende Rand sich etwas abwärts senkt. Aehnliche Complicationen des Mechanismus kommen auch anderen Selachiern zu, wie überhaupt die Mannigfaltigkeit der speciellen Einrichtungen eine sehr grosse ist. Es liegt jedoch gänzlich meinem Zwecke fern, diese fast für jedes Genus besonderen Differenzirungen zu beschreiben, da sie mit den wichtigeren Fragen in keinem näheren Zusammenhang stehen.

batus und Trygon sehr schwach entwickelt, dagegen bei Myliobatis als ein mächtiger Vorsprung weit nach vorn gerückt und bedingt eine eigenthümliche Gestaltung des Unterkiefers (Taf. IX, Fig. 6).

Die Verbindung der beiden Unterkieferhälften unter einander bietet verschiedene Grade der Beweglichkeit, die auch bei Oeffnen des Mundes zur Aeusserung kommen. Sehr beweglich sind die Mandibularhälften bei den Notidaniden, bei Squatina, Mustelus, Galeus, Scyllium, minder bei Acanthias und Centrophorus. Noch weniger bei Scymnus. Unbeweglich sind sie bei Cestracion (Taf. IX, Fig. 3; Taf. XII, Fig. 3), dessen Unterkiefer den medianen Abschnitt schnabelartig nach vorn ausgezogen besitzt, in Anpassung an das gleich gestaltete Vordertheil des Palato-Quadratum. Unter den Rochen ist die Beweglichkeit beider Hälften am bedeutendsten bei Raja und Torpedo. Aufgehoben ist sie bei Myliobatis. Auch diese Veränderungen sind als Anpassungen nachweisbar, indem sie zum grössten Theile mit der Einrichtung des Gebisses in Zusammenhang stehen, welches wieder der Nahrung und der Art ihrer Bewältigung entspricht.

Durch die Beziehungen des Gebisses *) zu den Kieferstücken entsteht an letzteren eine Modification der Innenfläche der Knorpel. Die zahntragende Membran senkt sich vom Kieferrande her in eine mehr oder minder tiefe Furche ein, die von einem leistenartigen Knorpelvorsprung des Ober- oder Unterkiefers

---

*) Bezüglich des Gebisses der Selachier sei hier nur auf einige Punkte aufmerksam gemacht. Es ist längst bekannt, dass die Zähne bei vielen Selachiern nicht bloss an beiden Kiefern häufig verschieden sind, sondern dass auch an demselben Kiefer verschiedene Zahnformen vorkommen. Fast beständig sind bei den Haien die Mittelzähne von den seitlichen verschieden, und auch an diesen bestehen wieder manche, allein immer durch Uebergangsformen vermittelte Verschiedenheiten, die als Modificationen einer bestimmten für die engeren Abtheilungen verschiedenen typischen Form erscheinen.

Als solche Formen gelten die Pflasterzähne, sowie andererseits die zugespitzten oder blattförmigen Zähne, zwischen welchen bei den Selachiern zwar viele Uebergangsformen, aber nur selten in einem und demselben Gebisse bekannt wurden. Jene Ausnahme betrifft Cestracion, von dem Owen (Odontography, S. 51) bemerkt, dass »die Zähne sowohl in Gestalt als in Umfang eine grössere Verschiedenheit als bei irgend einem lebenden Plagiostomen darbieten«.

Eine eben solche, wenn nicht eine noch grössere Verschiedenheit findet sich unter den Zähnen der Notidaniden, wo es bereits von Agassiz bemerkt wurde. Derselbe sagt: »Les dents postérieurs, vers la jonction des deux mâchoirs, sont de plus en plus petites; elles finissent par n'avoir plus de pointes et par ne présenter que de petits mamelons ridés et obtus« (Recherches sur les poissons fossiles, Tome III, p. 92). Diese Angabe scheint von Owen nicht beachtet worden zu sein, da er nur Cestracion als Pflasterzähne und spitze Zähne besitzend aufführt; es ist aber doch, wie mir scheint, so wichtig, dass ich es hier näher beschreiben will. Die fraglichen kleinen

überragt wird. In dieser Zahnfurche liegen die jüngsten Formationen des Gebisses, welchen von da an bis zum freien Rande hin ältere sich anreihen. Die Zahnfurche ist bei allen Haien ausgebildet; sie ist bei den Rochen sehr schwach, z. B. bei Raja nur seitlich nahe am Gelenktheile vorhanden, bei Torpedo fehlt sie gänzlich.

Eine besondere Eigenthümlichkeit bildet die Incongruenz der zahntragenden Ränder an beiden Kiefern der Notidaniden, wodurch bei geschlossenem

Zähne bilden eine am Oberkiefer lateral, am Unterkiefer medial gelagerte Gruppe, jede aus einer Anzahl von Querreihen zusammengesetzt. An beiden Kiefern finden sich davon nur eine oder zwei Längsreihen auf der Kieferkante, aber, wenigstens am Unterkiefer von Hexanchus, nicht, wie Agassiz es dargestellt hat, in gleicher Linie mit dem übrigen Gebiss (vergl. Poissons fossiles Planches Vol. 3, Taf. *E*), sondern in einem sehr offenen Winkel zu jener Linie. Bei Hexanchus sieht man am Oberkiefer die ganze Gruppe von »kleinen Zähnen« einen wulstförmigen Vorsprung bilden (vergl. Taf. III, Fig. 6), die hintersten besitzen eine rundliche Oberfläche und stehen zu 5—6 auf einem Häufchen. Darauf folgt die erste deutliche Querreihe, in welcher ich gegen 7 etwas grössere und auch breitere Zähne zähle, die Oberfläche besitzt ein fein granulirtes Relief. Solche Zähne setzen sich noch unter die nächste Reihe fort, in welcher fünf Zähne doppelt so breit sind als die ersteren. Auf der Oberfläche bemerkt man jene Quervertiefungen und dazwischen liegende Vorsprünge. In den folgenden Reihen finden sich einzelne Zähne, welche minder breit sind als die anderen. Die Crenelirung ist deutlicher und findet sich auf einer der Breite des Zahnes entsprechenden Kante ausgeprägt, die in der sechsten oder siebenten (Fig. 6 *c*) Reihe einen bedeutenderen Vorsprung trägt. Der letztere ist an den Zähnen der achten Reihe (Fig. 6 *b*) zu einem ansehnlicheren schräg nach hinten gerichteten Fortsatz geworden und trägt hinter sich einige kürzere Vorsprünge, die durch Weiterentwickelung der Crenelirung der hinteren Zahnreihen entstanden gedacht werden können. Mit dieser Form ist ein Anschluss an die übrigen dem Knorpel des Palato-Quadratum aufsitzenden Zähne erreicht.

Am Unterkiefer von Hexanchus finden sich ganz ähnliche Verhältnisse. Die kleinen Zähne formiren eine medial gerichtete Gruppe, welche in ihrer Ausdehnung etwa der Länge eines der breiten vorderen Zähne gleichkommt. Die Anordnung jener Zähne beginnt sogleich mit deutlichen Querreihen, deren ich acht unterscheide (Taf. III, Fig. 7). In den hintersten Reihen liegen die Zähnchen dichter. Je mehr sie an Breite zunehmen, desto mehr wächst der je zwei trennende Raum. Bezüglich des Reliefs der Oberfläche bemerke ich, dass nur die hinterste Reihe unregelmässige Vorsprünge zeigt, an der zweiten Reihe ist schon eine allerdings schwache Längskante bemerkbar, von der aus 5—8 leichte Vertiefungen parallel nach einer Seite der Zahnoberfläche auslaufen. Weiter nach vorn zu ist die Längskante schärfer, liegt aber näher dem inneren Rande der Zahnoberfläche und rückt allmählich ganz auf diese über. Indem die Furchen von der Kante aus über die Oberfläche des Zahnes verlaufen, geben sie derselben ein schräg gerieftes Aussehen und lassen an der Kante eine Zähnelung hervortreten. Diese kann schon in der letzten Reihe der kleinen Zähne als die Anlage der mächtigen Zackenreihe gefunden werden, welche die sechs Querreihen der grossen Unterkieferzähne auszeichnet.

Heptanchus besitzt die kleinen Pflasterzähne am Oberkiefer in 6, am Unterkiefer in 7—8 Querreihen geordnet. Die des Oberkiefers lassen wieder hinter der letzten Reihe noch eine Gruppe

Munde die Zähne des Unterkiefers etwas vor jene des Oberkiefers zu liegen kommen. Dieses Verhalten ist überaus deutlich bei Heptanchus ausgeprägt und wird noch dadurch gefördert, dass der Gaumenfortsatz des Oberkiefers ganz gerade nach vorn verläuft, indess der entsprechende zahntragende Theil des Unterkiefers einen stark lateralwärts gerichteten Bogen bildet. Bei geschlossenem Munde liegt der zahntragende Theil des Oberkiefers in der Richtung der Sehne jenes Bogens, und nur die vordersten Zähne greifen über die entsprechenden des Unterkiefers hinaus. Das Gebiss des Oberkiefers verläuft dabei schräg nach hinten und abwärts, so dass der hinterste Hakenzahn sogar noch weiter hinabragt als der letzte der breiten Ersatzzähne des Unterkiefers. Letzteres erscheint zum Theil dadurch hervorgerufen, dass der untere Rand des Palato-Quadratum vom Kiefergelenke her sich nicht gerade nach vorn erstreckt, sondern an seinem hinteren Abschnitte erst gerade und dann in sanftem Bogen abwärts verläuft, worauf

von Zähnchen wahrnehmen, deren Anordnung etwas unregelmässig erscheint. Auf ganz ähnliche Weise wie bei Hexanchus gehen diese Pflasterzähne in die mächtigen Hakenzähne über.

Die Bedeutung, welche den Pflasterzähnen der Notidaniden im Zusammenhalte mit den anderen Zähnen, welche ich Hakenzähne genannt habe, zukommt, wird aus der Vergleichung mit dem Gebisse von Cestracion ersichtlich, bei welchem die Pflasterzähne die ausgebildeteren vorstellen.

	Zahnreihen			
	im Oberkiefer.		im Unterkiefer.	
	Pflasterzähne	Hakenzähne	Pflasterzähne	Hakenzähne
Cestracion	8	7	8	5
Heptanchus	6	10	8	5
Hexanchus	8	9	7	6

Die medianen unpaaren Zahnreihen des Unterkiefers der Notidaniden sind hier nicht mit eingerechnet, dagegen die Hakenzahnreihen, welche bei denselben auf dem die Gaumenfortsätze der beiden Oberkiefer verbindenden Strange stehen. Sie bilden genau ebenso regelmässige Reihen wie die von den Knorpeln gestützten und keinen »Haufen«, wie bei Müller und Henle (Systematische Beschreibung der Plagiostomen, S. 80) erwähnt ist. Hexanchus besitzt jederseits eine Reihe, Heptanchus deren zwei auf dem Faserstrange.

Aus der Zusammenstellung ersieht man, dass das Gebiss der Notidani jenem der Cestracionten entspricht, nicht nur in Bezug auf die Gesammtzahl der einer Kieferhälfte zukommenden Zähne, sondern auch, was noch wichtiger ist, in der Differenzirung der Zähne in zwei verschiedene Formen, von denen die eine immer auf Kosten der anderen an Volum zurücktritt. Da wir bei der sehr geringen Schwankung der gesammten Anzahl der Zahnreihen an einem Kiefer jenes Verhältniss nicht als etwas Zufälliges ansehen können, wird in ihm ein auf zwei sehr differente Gruppen übertragenes Erbstück zu sehen sein, welches in beiden Abtheilungen in verschiedene Verwendung kommend auch eine differente Ausbildung fand.

er wieder die gerade Linie einschlägt. An der Krümmungsstelle, zwischen dem ersten und zweiten geraden Abschnitte des Verlaufes, liegen die ersten oben (s. Anmerkung) beschriebenen Pflasterzähne.

Der ersten geraden zahnlosen Strecke des Oberkiefers entspricht eine ähnliche am Unterkiefer. Sie liegt tiefer als die zweite gerade zahntragende Strecke, und an der bogenförmigen Verbindungsstelle beider liegen wieder die Pflasterzähne. Diese nehmen aber vorwiegend die mediale Fläche ein, während sie am Oberkiefer auf die laterale sich ausdehnen.

Hexanchus bietet gleichfalls das laterale Vorspringen des zahntragenden Unterkiefertheiles über den entsprechenden Abschnitt des Oberkiefers, aber der Gaumenfortsatz verläuft nicht mehr streng gerade, sondern vorn etwas medianwärts gebogen, wodurch die Entfernung von der Bogenkrümmung des Unterkiefers minder bedeutend wird. Die Plattenzähne nehmen wieder eine vorspringende Stelle ein, oben aussen, unten innen über den Kieferrand greifend. Beim Schliessen der Kiefer findet an ihnen, wie auch an den medianen Zähnen, eine Berührung statt, die für die übrigen Zähne nicht zu Stande kommt.

Bei den anderen von mir untersuchten Haien waren diese Eigenthümlichkeiten aufgehoben, so dass ebenso wie bei den Rochen ein enger Zusammenschluss des Gebisses beider Kiefer stattfindet.

Spritzloch-Knorpel.

Ueber die Verhältnisse dieses Knorpels bei den Rochen hat zuerst Henle*) genauere Thatsachen bekannt gemacht, nachdem ihn Rosenthal**) von Torpedo abgebildet hatte. J. Müller***) wies diesen Knorpel in grösserer Verbreitung bei den Rochen nach. Stannius†) gedenkt des Vorkommens desselben bei manchen Haien, z. B. bei Squatina. Die Verschiedenheit der weiter unten zu berücksichtigenden Meinungen hinsichtlich der Deutung dieses Knorpels lassen ihn den in ihren Beziehungen zu anderen Skelettheilen problematischen Gebilden beizählen.

Die Lage des Spritzloch-Knorpels ist constant. Er findet sich stets, sowohl bei Rochen als bei Haien, in der vorderen Wand des Spritzloches. Er

*) Ueber Narcine, Berlin 1834, S. 8.

**) Ichthyotomische Tafeln, Taf. XXVI, Fig. 3.

***) Myxinoiden, I, S. 142.

†) Zootomie der Fische, S. 47.

liegt hier unmittelbar unter der das Spritzloch auskleidenden Membran, und wo eine Spritzloch-Kieme besteht, sind die Blättchen derselben dem Knorpel aufgelagert. Verbindungen mit benachbarten Skelettheilen sind in einem Ligamente darstellbar, welches bei den Rochen von beiden Enden des Knorpels ausgeht und ihn einerseits an die Labyrinth-Region des Craniums, andererseits an den Kieferstiel (das Hyomandibulare) befestigt (vergl. Taf. XI, Fig. 2 *kr*: Fig. 3 *kr*: Taf. XII, Fig. 2 *kr*; Taf. XIII, Fig. 1 *kr*).

Die Verbreitung des Knorpels entspricht nicht allgemein dem Vorkommen eines Spritzloches, denn letzteres besteht bei den Notidaniden, und die vordere Wand des Spritzloch-Canals trägt sogar eine Kieme, ohne dass ein Spritzloch-Knorpel ihr eine Stütze böte. Diese Thatsache kann gegen die Auffassung des Spritzloch-Knorpels als eines Stützapparates der Kieme eingewendet werden, und zwar mit allem Recht, so lange jene Thatsache nicht von einer anderen Seite beleuchtet ist. Prüft man das Verhalten des Spritzloch-Canals der Notidaniden näher, so findet man denselben als einen nach aussen sich beträchtlich verengernden Canal, der dicht hinter dem Palato-Quadrat-Knorpel in die Höhe und nach der Seite emporsteigt. An der Stelle, wo seine vordere Wand die aus 10—12 Blättchen bestehende Kieme trägt, liegt die auskleidende Membran jenem Knorpel fast unmittelbar an. Man wird also im Palato-Quadrat-Knorpel selbst eine Stütze für die Kieme sehen dürfen. Hiezu kommen noch einige andere Umstände, welche das Fehlen des Knorpels erklären lassen. Anders verhält es sich bei allen anderen Selachiern. Die Spritzloch-Kieme, oder die Stelle, wo dieselbe sonst sich findet, liegt stets entfernter vom Palato-Quadratum, welches somit in keiner Weise als Stützorgan der Spritzloch-Kieme fungiren kann.

Dagegen ist bei sehr Vielen der vom Spritzloch-Knorpel gestützte Theil der vorderen Wand des Spritzloch-Canals zu einem klappenartig beweglichen Wulste geworden, der vermöge eines eigenen Muskels das Spritzloch nach aussen zu schliessen vermag. Diese Einrichtung findet sich theils in Verbindung mit einer Spritzloch-Kieme, theils ohne eine solche.

Bezüglich der Beschaffenheit dieses Skelettheiles in den einzelnen Abtheilungen der Selachier ergab meine Untersuchung Folgendes: Bei Centrophorus und Acanthias wird der Knorpel durch mehrfache Stücke repräsentirt*). Drei

*) Ob Stannius (Zootomie der Fische, S. 47) diese mehrfachen Knorpel im Sinne hat, wenn er vom Spritzloch-Knorpel sagt, dass er »in eine Kette discreter Knorpel zerfallen« könne, ist mir nicht ganz sicher. Es kann ebenso gut das ganz anders zu beurtheilende Verhalten des Spritzloch-Knorpels bei Torpedo damit gemeint sein, von dem auch Joh. Müller als von einer »Knorpelkette« spricht. Henle hat sich bei Anführung des Verhaltens bei Torpedo sogar wörtlich des später von Stannius gebrauchten Ausdruckes bedient.

Spritzloch-Knorpel besitzt Centrophorus in beiden von mir untersuchten Arten. Sie stellen platte, mit ihren Rändern dicht an einander gereihte längliche Stücke vor (Taf. XII, Fig. 2 *kr*), ziemlich übereinstimmend gestaltet, mit etwas schmälerem unterem und breiterem, aber scharf auslaufendem oberem Ende. Bei C. granulosus ist der äusserste von grösserer Breite als die inneren und besitzt an seinem platten oberen Ende eine leichte Einkerbung, so dass er in zwei abgerundete Plättchen auszulaufen scheint (Taf. XIV, Fig. 8 *A*). Er sitzt dabei fast unmittelbar dem Palato-Quadratum auf. Zwei Knorpel finde ich bei Acanthias (Taf. XIV, Fig. 8 *B*). Der laterale ist grösser, mit seinem oberen platten Ende etwas nach aussen gebogen, mit seiner starken Basis dem Palato-Quadratum angeheftet. Der innere ist gerade gestreckt und läuft in ein spitzes Ende aus. Einmal fand ich auch noch bei Acanthias einen sehr kleinen länglichen Knorpel als Rudiment eines dritten. Zwei unter sich gleichartige Knorpel und zwar von ziemlicher Grösse besitzt Scymnus (Taf. XI, Fig. 1 *kr*). Sie sind wie jene von Centrophorus am oberen Ende verbreitert, dabei etwas verdünnt, und wiederum findet sich und zwar für beide Knorpel ein Zusammenhang mit dem Palato-Quadratum. Etwas verschieden verhalten sich die zwei Knorpel von Spinax, indem dieselben durch einen ziemlich bedeutenden Zwischenraum von einander getrennt sind. Der laterale stösst mit seiner Basis fast dicht an das Palato-Quadratum, der mediale dagegen liegt von letzterem fast ebenso weit als vom Cranium entfernt.

Die übrigen von mir untersuchten Haifische liessen nur einen Spritzloch-Knorpel erkennen. Er erscheint als eine ungleichseitig viereckige Platte bei Mustelus (Taf. XII, Fig. 2 *kr*) und Scyllium (Taf. XIV, Fig. 8 *C*), bedeutend grösser als bei Scyllium finde ich ihn bei Pristiurus; als ein quer gestelltes längliches Knorpelchen bei Galeus (Taf. XI, Fig. 3). Grösser ist er bei Squatina, wo er einen nach hinten und unten gerichteten Fortsatz besitzt (Taf. XI, Fig. 2; Taf. XII, Fig. 4 *kr*). Als eine verhältnissmässig grosse in der Mitte etwas vertiefte Platte von Schüsselform fand ich den Knorpel bei Cestracion (Taf. XI, Figg. 3, 4; Taf. XII, Fig. 3 *kr*). Der Knorpel bot auf seiner hinteren concaven Fläche mehrere Grübchen dar, von denen einige durchbrochen waren.

Unter den Rochen ist der Spritzloch-Knorpel unansehnlich bei Pristis und Rhynchobatus, er ist jenem von Mustelus ähnlich. Sehr gross ist er bei Raja (Taf. XIII, Fig. 1 *kr*), ein quer liegendes muschelförmig vertieftes Stück bildend, und ähnlich auch bei Trygon (Taf. XIII, Fig. 2) und Myliobatis. Die genauen Beschreibungen von Henle wie jene von Joh. Müller haben ihn bei den Rochen längst bekannt gemacht, ebenso die eigenthümlichen Verbindungen, die er bei Torpedo besitzt. Die von mir genauer untersuchte Torpedo

marmorata finde ich im Wesentlichen in Uebereinstimmung mit den anderen Torpedines.

Das breite muschelförmige Stück (Taf. XIII, Fig. 3) muss als der eigentliche Spritzloch-Knorpel betrachtet werden, da es allein der vorderen Wand des Spritzloch-Canals anlagert. Es zieht sich an seiner hinteren Fläche in einen kurzen Stiel aus, der sich einem zweiten dünneren cylindrischen Knorpelchen (*a*) verbindet. Dieses sitzt auf einem dritten kurzen Stücke (*b*), welches am vorderen Rande des Kieferstiels (Hyomandibulare) befestigt ist. Medial von diesem entspringt ein gleichfalls beweglicher, hakenförmig nach innen gebogener Fortsatz (Taf. XIII, Fig. 3; Taf. XX, Fig. 1 *). Narcine besitzt nach Henle nur einen ungegliederten, dem Ende des Kieferstiels eingelenkten Knorpel, den Henle der »Kette« von discreten Knorpeln bei Torpedo für homolog erklärt. Ob diese Deutung richtig ist, wage ich nicht zu entscheiden, denn es kann mit demselben Recht der Spritzloch-Knorpel von Narcine dem hakenförmigen Stücke verglichen werden, welches bei Torpedo dem Vorderrande des Hyomandibulare medial von der »Knorpelkette« ansitzt. Für dieses bestände dann eine Lageveränderung, da es nicht in die vordere, sondern in die hintere und seitliche Wand des Spritzloch-Canals einragt. Der muschelförmige Endknorpel der »Kette« von Torpedo wäre bei Narcine von seinem Stiele losgelöst und in dem jederseits an der Schädelbasis liegenden von Henle als »Cartilago palatina« bezeichneten Knorpel zu suchen. Der Vorzug dieser Deutung liegt in dem Nachweise derselben Skeletelemente in den beiden Gattungen elektrischer Rochen. Die Ablösung des muschelförmigen Knorpels bei Torpedo würde der veränderten Verbindungsstelle des Hakenknorpels am Hyomandibulare vollkommen entsprechen, wenn einmal die Homologie des hakenförmigen Knorpels von Torpedo mit dem am Hyomandibulare sitzenden Spritzloch-Knorpel feststeht, denn bei der Volumszunahme des ersteren Knorpels und der damit weiter seitwärts am Hyomandibulare verlegten Articulation ist eine Verdrängung des Stiels die nothwendige Folge. Wenn dadurch die Lösung des muschelförmigen Knorpels vom Hyomandibulare nothwendig wird, so ist für die fernere Lageveränderung des frei gewordenen die erste Bedingung gegeben. Welcherlei Anpassungen für die Anlagerung an die Basis cranii in Action waren, bleibt freilich noch unbekannt. Erst die genaue vergleichende Prüfung des Spritzloch-Canals der (mir unzugängigen) Narcine sowie der Torpedines wird über diese Verhältnisse völlige Aufklärung verschaffen können, so dass ich mich bescheiden muss, meine Vergleichung als noch nicht in allen Punkten gesichert hinzustellen.

Gewiss ist, dass bei den elektrischen Rochen zwei verschiedene Gebilde als Spritzloch-Knorpel in Betracht kommen. Bei Torpedo sitzen sie beide am

Hyomandibular-Rand. Für das hakenförmige Knorpelstück bieten die nicht elektrischen Rochen kein Homologon. Narcine zeigt es vergrössert und weiter nach aussen gerückt, es ward bisher als einziger Spritzloch-Knorpel betrachtet. Der zweite Knorpel sitzt bei Torpedo auf einem von zwei Knorpelchen gebildeten Stiele. Die Erwägung, dass bei anderen Rochen, z. B. bei Rhynchobatus (Taf. XV, Fig. 3), der einzige Spritzloch-Knorpel durch ein Ligament gleichfalls am Hyomandibulare befestigt ist, lässt hier die gleiche Einrichtung wiederfinden. Wenn auch nicht entschieden werden kann, ob das Ligament bei Rhynchobatus dem gegliederten Knorpelstiele bei Torpedo entspricht, oder ob der Stiel aus einer Differenzirung des Spritzloch-Knorpels selbst hervorging, so ist doch die Uebereinstimmung des muschelförmigen Knorpelstückes sicher, und damit ist zugleich die Verknüpfung mit dem Spritzloch-Knorpel der Haifische gegeben. Narcine hat diesen Knorpel vom Stiele abgelöst, der Stiel von Torpedo ist nicht vorhanden, der Knorpel ist an die Basis cranii gerückt. Die Lagerung beider Knorpel ist also in beiden Gattungen ziemlich verschieden.

Das Vorkommen von zwei Spritzloch-Knorpeln bei den elektrischen Rochen hat nur bei der Beschränkung der Vergleichung auf die Rochen etwas Befremdendes. Zieht man die Haifische mit in Betracht, so erklärt sich die Existenz von zwei Knorpeln durch Vererbung. Man wird auch die verschiedenen Formzustände der Knorpel bei den elektrischen Rochen für minder auffallend halten, sobald man einen Blick auf die Mannichfaltigkeit bei den Haien geworfen hat. Mehr als Zahl und Form ist die Verbindung mit dem Hyomandibulare eigenthümlich. Diese Besonderheit ist aber keineswegs so gross, dass sie die bestehende Homologie allzu dicht verhüllte, denn wir werden von den Haien her zu Rhynchobatus geführt, wo bereits ligamentöse Verbindungen mit dem Kieferstiele vorkommen.

Dieser Gesichtspunkt wird auch für die Beurtheilung eines bei den Myliobatiden vorkommenden eigenthümlichen Knorpelstückes festzuhalten sein. Joh. Müller*) sah bei Rhinoptera und Myliobatis »einen eigenen Knorpel von platter länglicher Form, am äusseren Ende des Quadratbeins angeheftet. Er liegt horizontal vom Quadratbeine nach vorwärts gegen den Kopftheil der Brustflossen gerichtet, aber nicht darin befestigt, im Fleisch.« Dieses Knorpelstück, welches ich auf Taf. IX in Fig. 6 *z* abbilde, traf ich etwas kleiner als es Müller darstellte, der es auf Grund seiner Lagerung als Jochknorpel bezeichnete. Es schien ihm »einigermassen dem Os jugale Cuv. articulari zygomaticum Müll. der Vogelfötus, Crocodile, Schildkröten, nackten Amphibien und Knochenfische

*) Myxinoiden, I, S. 143 und Taf. IX, Figg. 1, 3 *A B z*.

zu entsprechen«. Da dieser Skelettheil des Craniums niemals durch einen Knorpel repräsentirt wird, wird die Müller'sche Vergleichung nicht festgehalten werden können. Auch ist es wohl zunächst unsere Aufgabe, für den fraglichen Knorpel ein Homologon bei den Selachiern aufzufinden. Nun ist bereits vorhin ein Knorpel am Hyomandibulare bei den Zitter-Rochen aufgeführt worden, der nur etwas mehr medianwärts sitzt und den platten Spritzloch-Knorpel trägt. Denkt man sich den Spritzloch-Knorpel der Torpedines abgelöst, so entsteht daraus das Verhalten bei Myliobatis und Rhinoptera. Mit einer Rückbildung des bei Torpedo den Spritzloch-Knorpel mit dem festsitzenden Stücke verbindenden Mittelgliedes (Taf. XIII, Fig. 3 *a*) löst sich die »Kette« in zwei getrennte Stücke auf, deren eines den freien Spritzloch-Knorpel, das andere jenes Knorpelstäbchen am Hyomandibulare vorstellt. Die im Vergleich mit Torpedo laterale Verbindung mit dem Hyomandibulare kann aus dem bei den Myliobatiden viel bedeutenderen Umfange des Spritzloches erklärt werden. Demnach glaube ich Grund zu haben, den Müller'schen »Jochknorpel« auf die Spritzloch-Knorpel zu beziehen, und darf ihn als eine Einrichtung betrachten, die aus einer Verbindung des Spritzloch-Knorpels mit dem Hyomandibulare hervorging, wie eine solche noch bei Torpedo nachweisbar ist.

Die über diese Knorpel der Selachier urtheilenden Autoren haben in ihnen Theile des Skeletes der Knochenfische gesehen. Henle bezeichnet den inneren Knorpel der Rochen als Apophysis pterygoïdea, den äusseren als Cartilago pterygoïdea bei Torpedo, als Cartilago palatina bei Narcine. Die Cartilago pterygoïdea vergleicht er dem Cuvier'schen Tympanicum der Teleostier, also dem Metapterygoïd (Huxley). J. Müller stimmt hiemit überein: »Ich nenne diesen Knorpel Cartilago pterygoïdea, und er entspricht in der That dem Os pterygoïdum und nicht dem Palatinum der Grätenfische« *). Stannius macht keinen Einwand, wohl aber eine anscheinende Ergänzung, indem er auch die Vergleichung mit »den convexen Knorpeln, welche bei vielen Rochen die Stützen zweier Diaphragmata an der dorsalen und ventralen Gränze eines Kiemensackes verbinden«, für zulässig hält. Auf eine ausgedehntere Besprechung dieser Vergleichungen einzugehen, wird nicht nöthig sein, wenn man sich erinnert, dass das Metapterygoïd der Teleostier niemals ein besonderer Knorpel ist. Ich wende

*) Myxinoïden, I, S. 142. Müller bringt hier nicht nur bei der Vergleichung mit den Teleostiern fremdartige Dinge zusammen, sondern vergleicht auch innerhalb der Selachier Theile, zwischen denen keine Homologie besteht, denn Cartilago pterygoïdea ist ihm sowohl der platte muschelförmige Knochen von Myliobatis, Trygon etc., als auch der bei Narcine brasiliensis mit dem Hyomandibulare articulirende Knorpel, dessen Ende mit der dem vorgenannten Knorpel homologen sogenannten Cartilago palatina zusammenstösst.

mich daher sogleich zu den Thatsachen, welche zu einer anderen Auffassung führen müssen. Sie bestehen 1) in dem Vorkommen mehrfacher, einander gleich gestalteter Knorpel bei Haien, 2) in den Beziehungen dieser Knorpel zu einer Kieme und 3) in den Beziehungen derselben zu einem Bogen des Visceralskeletes.

Wenn man eine Kieme stützende mit einem Visceralbogen zusammenhängende Knorpelstäbe als Kiemenstrahlen bezeichnet, so stellen sich die Spritzloch-Knorpel bei Centrophorus, Acanthias und Scymnus als Kiemenstrahlen dar. Obgleich sie nicht alle unmittelbar dem Kieferbogen (dem Palato-Quadratum) aufsitzen, so sind sie doch ihm nahe genug gelagert, um in Beziehung zu ihm erkannt werden zu können. Es bildet also vorzüglich die geringere Anzahl eine Verschiedenheit, diese entspricht aber vollkommen der Reduction der Kieme sowohl, als der gesammten Kiemenspalte, welche hier in Gestalt des Spritzloches erscheint. Wenn eine geringere Ausbildung der Radien bei vielen Haien selbst an den fungirenden Kiemenbogen vorkommt, so ist um so mehr für eine rückgebildete Kieme eine Rückbildung der Radien zu erwarten.

Bei den übrigen Haien mit Spritzlöchern tritt eine bedeutendere Reduction auf, da nur ein einziger in seiner Form verschiedenartig modificirter Knorpel fortbesteht. Mit den einzelnen Strahlen der Spritzloch-Kieme von Acanthias oder Centrophorus verglichen, ist der einzige Radius der anderen Haie vergrössert und aus der schmalen Radiengestalt in die Plattenform umgebildet, so dass er derselben Fläche entspricht, die vorher durch mehrfache Radien gebildet wurde. Es liegt desshalb der Gedanke an eine Verschmelzung einzelner Radien nahe, allein einer solchen Annahme fehlen die thatsächlichen Grundlagen, so dass ich vorziehe, den einzigen Spritzloch-Knorpel von Squatina, Scyllium, Galeus, Mustelus und Cestracion durch Verbreiterung eines einzigen Radius entstanden zu denken. Ein Radius erscheint auf Kosten der anderen vergrössert und nimmt nach gänzlicher Rückbildung der letzteren die Stelle derselben ein. Die Form des Spritzloch-Knorpels bei einigen Haien, z. B. bei Pristiurus, spricht sogar deutlich für die Entstehung aus einem einzigen Strahl. Die bei den Rochen sich findenden Modificationen sind dann aus dieser Knorpelplatte hervorgegangen anzusehen, und nur für die elektrischen Rochen bestehen Gründe, die bei ihnen gegebenen Einrichtungen von zwei discret bleibenden Radien abzuleiten.

Die ursprüngliche Zugehörigkeit der Spritzloch-Knorpel zum Palato-Quadratum, also zum oberen Abschnitte des Kieferbogens, wird durch die Verbindungen, welche sie bei den elektrischen Rochen zum Kieferstiele erlangt haben,

nicht berührt, denn dieser neuen Beziehung gehen Stadien voraus, welche den Spritzloch-Knorpel vom Oberkieferstücke abgelöst zeigen. Diess ist der Fall bei den meisten Haien, deren Palato-Quadratum nicht mehr in der ursprünglichen cranialen Verbindung sich findet. Der hintere, die Radien tragende Rand des Palato-Quadrat-Knorpels entfernt sich damit vom Spritzloch-Canale, namentlich von dem Theile seiner Wand, der vorübergehend oder bleibend eine Kieme trägt. Bei der bei den Rochen mit der Verlegung des Mundes auf die ventrale Körperfläche noch bedeutenderen Entfernung des Palato-Quadratum vom Schädel müssen die Beziehungen des in seiner Lagerung zum Cranium beharrenden Spritzloch-Canals zum Palato-Quadratum sich ändern, und der Knorpel geht Verbindungen ein mit dem in der ursprünglichen Articulation am Cranium fortbestehenden Hyomandibulare. Es ist also weniger eine Veränderung der Lage der Radien, als eine Veränderung des ihnen zugehörigen Bogenstückes, nämlich des Palato-Quadratum, wodurch eine Ablösung der Radien von dem sie tragenden Skelettheile erfolgt. Wir betrachten so die Modificationen des Palato-Quadratum als den die Trennung hervorrufenden Factor und erklären daraus auch das Fehlen der Spritzloch-Knorpel bei den Notidaniden. Hier ist durch die Ausdehnung des Palato-Quadratum nach hinten und aufwärts die Kieme an die Innenfläche dieses Theiles gelagert, und etwa vorhanden gewesene Radien müssten weit über die Kieme hinaus gerückt sein.

Durch Veränderungen des Palato-Quadratum ist also sowohl die Ablösung der Radien in dem einen Falle, wie in dem anderen ihre gänzliche Rückbildung erklärbar.

Den Spritzloch-Knorpeln reihe ich noch einige andere Knorpelstückchen an, deren Ableitung von Radien des Kieferbogens minder sicher ist. Es sind dies bei Prionodon vorkommende Knorpel, welche der Basis cranii angefügt sind *). Ich finde sie bei Prionodon glaucus (Taf. II, Fig. 4 *) als drei dem Rande der Basalplatte (*Bp*) ansitzende Stücke, welche in der von der letzteren

*) Stannius (Zootomie der Fische, S. 48) erwähnt von Prionodon glaucus das Vorkommen eines vom vorderen Rande des dorsalen Endes des Kiefer-Suspensorium (also vom Hyomandibulare) ausgehenden Knorpels, der seitwärts an die Schädelbasis sich anlegt, ihren Bereich nach aussen hin erweitert und bis unter die vordere Gränze der Augenhöhle reicht; »er setzt sich nach vorn fort in ein Band, welchem einzelne Knorpelstückchen eingesprengt sind«. Letztere könnten die auch von mir beobachteten sein, wenn die Lagenangabe nicht abweichend wäre. Was den vom Hyomandibulare ausgehenden Knorpel betrifft, so verstehe ich die Angabe gleichfalls nicht. Sollte die Verbreiterung der Basalplatte (Taf. II, Fig. 4 *Bp*) damit gemeint sein, die leistenartig vorspringend eine grosse Oeffnung (δ) umzieht? Dann ist die Beziehung auf das Hyomandibulare unverständlich, denn jener Theil gehört dem Cranium an.

zum Hyomandibulare hinziehenden derben Membran eingeschlossen sind. Diese Membran ist an ihrem Vorderrande durch einen starken, bandartigen Strang abgegränzt, der gleichfalls an der Basalplatte (bei *) inserirt ist. Als Theile des Craniums können diese Knorpel desshalb nicht gelten, weil in der ganzen Nachbarschaft keine Fortsatzbildung existirt, von der sie etwa abgetrennt sein könnten. Zudem liefert keiner der untersuchten Selachier eine jener Annahme günstige Thatsache. Dagegen sind uns bereits von den Radien des Kieferbogens manche nicht geringere Modificationen bekannt geworden, wie z. B. die Verbindung des Spritzloch-Knorpels mit dem Hyomandibulare der Rochen. Desshalb scheint es mir nicht sehr unwahrscheinlich, dass in den fraglichen Knorpeln Strahlen-Rudimente des Kieferbogens vorliegen, welche nicht bloss wie bei anderen Haien vom Palato-Quadratum abgelöst sind, sondern auch weiter medianwärts rückten und mit der Anlagerung an die Basalplatte vor gänzlicher Rückbildung bewahrt blieben. Mit dieser Lageveränderung ist die Rückbildung des Spritzloch-Canals *) in Verbindung zu bringen, indem dadurch die Bedingungen für jene bestimmtere Lagebeziehung — in der vorderen Wand des Spritzloch-Canals — sistirt sind.

5. *Vergleichung des Kieferbogens mit den Kiemenbogen.*

Das Bestehen von knorpeligen, auf den Kieferbogen beziehbaren Radien, von denen ich die Spritzloch-Knorpel abgeleitet habe, lässt die beiden Stücke des ersteren als Abschnitte eines Bogens betrachten, der morphologisch wie physiologisch als Kiemenbogen erscheint. Das Spritzloch repräsentirt eine zwischen Kiefer und Zungenbeinbogen (zwischen Palato-Quadratum und Hyomandibulare) gelegene Kiementasche, an der nur die vordere Wand eine Kieme trägt. Diese Spritzloch-Kieme ist im ausgebildeten Zustande der Selachier nicht mehr in respiratorischer Function, wie aus der Einrichtung ihres Gefässapparates zu erschliessen ist. Sie fungirt aber wahrscheinlich bei allen mit einem Spritzloche versehenen Selachiern während einer früheren Entwickelungsperiode als Kieme, denn die Blättchen der Spritzloch-Kieme sind da gleich jenen der anderen Kiemen in lange Fäden ausgewachsen. Es darf daraus wohl die gleiche respiratorische Bedeutung gefolgert werden. Der Verlust dieser Bedeutung findet dem-

*) Die Rückbildung des Spritzloch-Canals erstreckt sich bei den Carchariae nur auf den äusseren Abschnitt, der innere besteht als ein enger blind geendeter Canal, von dem eine medial verlaufende Fortsetzung bis zur Labyrinthwand führt. Auf derselben Stelle besitzen andere Selachier eine gegen die Labyrinth-Region des Craniums gerichtete Ausbuchtung des Canals.

nach für die Spritzloch-Kieme wohl erst innerhalb der ontogenetischen Entwickelung statt. Wenn der Spritzloch-Canal somit eine Kiementasche repräsentirt, so wird diese doch nur als rückgebildet gelten können, und zwar morphologisch rückgebildet, weil die Ausdehnung der Tasche im Zusammenhalte mit den anderen eine bedeutend geringere ist; functionell rückgebildet, weil das einer Kieme ähnliche, der vorderen Wand angelagerte Organ als Pseudobranchie wenigstens im ausgebildeten Zustande des Thieres nicht mehr respiratorisch fungirt oder sogar gänzlich verschwunden ist.

Es fragt sich nun, ob die im Spritzloch-Canal repräsentirte Kiementasche die relativ geringe Ausdehnung stets besass, ob auch bei der in die Selachier fortgesetzten Stammform die gleiche Beschränkung dieser Kiementasche stattfand, oder ob Thatsachen bestehen, die auf eine ursprüngliche in Uebereinstimmung mit den übrigen bedeutendere Ausdehnung dieser Tasche schliessen lassen. Solche Thatsachen sind vorhanden. Erstlich findet man das Spritzloch bei Embryonen relativ stets grösser (Taf. XXI, Figg. 1, 2) als bei erwachsenen Selachiern, und sogar fast von derselben Ausdehnung, wie die darauf folgenden Kiemenspalten, deren erste es vorstellt. Die Verkleinerung wird dagegen erst im Laufe der Ontogenese erworben, so dass sich dadurch ein erst spät erlangter Zustand ausspricht. Wenn sich also das Spritzloch der Selachier im ausgebildeten Zustande niemals zwischen die beiden unteren Stücke des Zungenbeins und Kieferbogens fortsetzt, so ist doch ein bis dahin ausgedehnter Zustand dieser Kiementasche als das ursprüngliche Verhalten anzusehen. In dieser Beziehung ist das Vorkommen von Rudimenten von Radien am unteren Theile des Kieferbogens, d. h. am Unterkiefer, von grosser Wichtigkeit.

Hierin findet sich die zweite für eine ursprünglich grössere Ausdehnung des Spritzlochs, resp. der vordersten Kiementasche, zeugende Thatsache. Jene Rudimente von Radien bestehen in Knorpelstückchen, welche in einem längs des unteren Randes des Unterkiefers sich hinziehenden fibrösen Bandstreifen liegen. Sie kommen bei den Scyllien vor. Stannius *) beschreibt sie bei Sc. Edwardsii, ohne sie zu deuten. Ich finde an gleichem Orte zwei nicht unbeträchtliche Knorpel bei Pristiurus. Der mediale ist länglich dreieckig, mit nach hinten gerichteter Spitze (Taf. XVI, Fig. 6 *). Der laterale dagegen ist an seinem freien Ende abgerundet und sitzt mit sehr breiter Basis an (Fig. 6 **). Scyllium catulus und canicula besitzen wohl den Bandstreifen, aber ohne ihm

*) Op. cit. S. 47, Anmerkung. Stannius sagt: »Bei Scyllium Edwardsii zieht längs dem unteren Rande jedes Unterkieferschenkels ein schmales fibröses Band mit eingesprengten Knorpelstückchen sich hin«.

eingelagerte Knorpel, auch bei Galeus besteht er, und bei Mustelus ist er durch eine fibröse Verdickung des Perichondriums repräsentirt. Man wird beim ersten Blicke an der Radiennatur dieser Knorpel Zweifel hegen, denn ihre Gestalt ist abweichend von der bei den Kiemenstrahlen der Haie bestehenden Form. Aber ist es denn einfacher und naturgemässer, in diesen, zwei verschiedenen Gattungen zukommenden, somit auf eine gemeinsame Vererbung hinweisenden Knorpelstücken beliebig entstandene Skelettheile zu sehen, oder in ihnen etwa abgelöste Stücke des Unterkiefers zu erkennen? Die Veränderlichkeit zweifelloser Radien, mag sie in einer oft weit gehenden Differenzirung oder mag sie in einer zum völligen Verschwinden führenden Rückbildung sich äussern, gibt uns auch für die fraglichen Knorpelchen das Verständniss an die Hand, welches uns das Typische unter der Hülle der Modifiaction erkennen lässt. Dieses Typische besteht im Vorkommen von Knorpeln am hinteren Rande eines Bogengliedes. Solche Gebilde können nur Kiemenstrahlen (Radien) sein. Wenn sie hier am Unterkiefer ihre ursprüngliche Form verloren, so ist das aus dem Umstande erklärlich, dass sie nicht in ihrer primitiven Function, sondern bereits als Rudimente sich vererbt haben, da bei keinem Selachier die Spritzloch-Kieme auch auf den Unterkiefer ausgedehnt ist. Diese Radienrudimente sind einem Ausschnitt des Unterkiefers angepasst und haben wohl eben dadurch sich erhalten, während sie bei den übrigen Haien verloren gingen.

---

*) Das Vorkommen von Knorpelplättchen am hinteren Rande des Unterkiefers bei den Scyllien gibt noch zu einer anderen Frage Anregung. Für eine nicht geringe Anzahl knorpeliger Skelettheile der Selachier ist es möglich, einen directen Zusammenhang mit knöchernen Gebilden des Skeletes von Ganoïden und Teleostiern nachzuweisen. Indem Ossificationen des Integumentes sich mit den knorpeligen Anlagen verbinden, dieselben überlagernd oder umwachsend, setzen sich Knochen allmählich an die Stelle des in verschiedenem Maasse rückgebildeten oder auch verschwindenden Knorpels. In meinen früheren Arbeiten über den Schultergürtel und die Brustflosse der Fische (Untersuchungen, Heft II) habe ich mehrfache und sehr klare Fälle von jener Erscheinung aufgedeckt. Hier sei ein anderes Beispiel aufgeführt, welches auf die angeregte Frage engeren Bezug hat. Es ist nachweisbar, dass das Operculum der Ganoïden und Teleostier aus einem ursprünglich knorpeligen Radius des Hyomandibulare sich hervorbildet, derart, dass der bei Selachiern noch mächtige Knorpel rückgebildet und durch eine nur an der Verbindung mit dem Hyomandibulare knorpelige Knochenplatte substituirt wird. Haben wir nun in den fraglichen submentalen Knorpeln der Scyllien Radien erkannt, denen naturgemäss eine ursprünglich allgemeine Verbreitung zukommen musste, so leitet uns die Vergleichung dieser Radien mit den Modificationen anderer, z. B. des Hyomandibular-Radius, dahin, die sogenannten Jugularplatten der Crossopterygier auf und aus ursprünglich knorpeligen Radien des Unterkiefers entstanden anzusehen (vergl. über diese Jugularplatten Huxley, Memoirs of the geological Survey of the united Kingdom. Dec. X, 1861). Von einer grösseren Anzahl gewinnen zwei medial gelagerte das Ueber-

Wir müssen also beiden Stücken des Kieferbogens Radien zusprechen, dem Palato-Quadratum die Spritzloch-Knorpel, dem Unterkiefer die Randknorpel, welch' letztere nicht allgemeiner verbreitet sind. Aus dem Vorkommen von Radien schliessen wir auf das einstmalige Bestehen einer Kieme und folgern aus dem Radienbesatz beider Stücke des Kieferbogens, dass derselbe ursprünglich in seiner ganzen Ausdehnung eine Kieme trug. Die Kiementasche muss zwischen den beiden Stücken des Kieferbogens einerseits und den beiden Stücken des Zungenbeinbogens andererseits sich ausgedehnt haben, da auch der Unterkiefer Kiemenstrahlen trug. Der untere Theil dieser Kiementasche ist zuerst verschwunden, da er sich nicht mehr vererbt und nur in den Strahlenresten die Spuren seines Bestehens in einer kleinen Abtheilung der Selachier zurückliess. Der nach dem Schwinden des unteren Abschnittes der Kiemenspalte übrig bleibende obere Theil vererbt sich allgemein, scheint auch vorübergehend noch respiratorische Functionen zu üben und sich dann zum Spritzloche mit seiner Pseudobranchie umzuwandeln. Das Spritzloch wird also nicht bloss im Allgemeinen als der Rest einer Kiemenspalte, sondern als der obere Abschnitt einer ursprünglich längs des hinteren Randes des Palato-Quadratum und des Unterkiefers ausgedehnten Kiemenspalte zu gelten haben. Die phylogenetisch sehr frühzeitig eingetretene Rückbildung und der Verschluss dieser Spalte von unten her, bis auf die im Spritzloch offen gebliebene Stelle, wird mit der Differenzirung des Kieferbogens in Zusammenhang gebracht werden dürfen.

---

gewicht über die anderen (z. B. bei Glyptolaemus) und erhalten sich allgemein in jener Ganoïden-Gruppe verbreitet fort, bei Polypterus die ausschliesslichen Jugularia vorstellend, indess die anderen kleineren sich rückbilden und verschwinden. Die Ausbildung dieser Theile erklärt die in derselben Abtheilung bestehende Rückbildung anderer Radien, nämlich der Radii branchiostegi des Zungenbeinbogens, welche durch jene in die Jugularplatten umgewandelten Radien des Unterkiefers functionell ersetzt sind.

Der gegebenen Auffassung zufolge würden also die Submental-Knorpel der Scyllien den Jugularplatten der Crossopterygier homolog sein. Beiderlei Bildungen würde eine und dieselbe Einrichtung zu Grunde liegen: Kiemenstrahlen des Kieferbogens, speciell des Unterkiefergliedes desselben. Während diese Radien bei fast allen Selachiern gänzlich verschwunden sind und nur als kleine Knorpelplättchen bei Scyllien sich erhielten, gingen sie in einer grossen Abtheilung jetzt fast vollständig erloschener Ganoïden eine grossartige Differenzirung ein, durch die sie zu knöchernen, einen Schutzapparat vorstellenden und die Radii branchiostegi des Zungenbeinbogens verdrängende Platten umgewandelt wurden.

Die Vergleichung der submentalen Knorpel der Scyllien mit Radien gibt somit diesen Theilen nicht nur ihre Erklärung und lässt sie als typische Skeletelemente erscheinen, sondern bringt auch wichtige Skelettheile der Ganoïden mit typischen Einrichtungen in naturgemässen Zusammenhang.

Wenn nämlich der Kieferbogen aus einem Kiemenbogen hervorging, so wird die Zeit des Aufgebens der einen Eigenschaft an die der Ausbildung der anderen sich anschliessen. Die Umbildung der Glieder jenes Kiemenbogens zu den Kieferstücken wird der Fortdauer der Beziehung zu einer Kieme eine Schranke gesetzt haben, und in jener Umbildung wird der wichtigste Factor für das Schwinden des grössten Theiles der Kieme gesucht werden dürfen. Dass hiebei der voluminösen Ausbildung der beiden Glieder des Bogens eine hervorragende Rolle zukam, wird durch die Ausdehnung des Kieferbogens nach hinten und die darauf sich gründende Verbindung mit dem Zungenbeinbogen höchst wahrscheinlich gemacht, denn das Verhalten des Zungenbeinbogens zum Kieferbogen bei den Notidaniden zeigt, dass der Anschluss beider nicht vom ersteren Bogen ausgegangen sein und auch nicht von einer Stützfunction abgeleitet werden kann, die der Zungenbeinbogen dem Kieferbogen darböte. Aus den gesammten Beziehungen beider Bogen zu einander ergibt sich vielmehr nur eine durch Ausdehnung der Stücke des vorderen Bogens über den hinteren erlangte Verbindung.

Die Ableitung des theilweisen Schwindens der ersten Kieme von einer voluminöseren Gestaltung der Stücke des Kieferbogens erklärt die Fortdauer des oberen Theiles jener Kiemenspalte im Spritzloch-Canale. Zwischen den Schädelinsertionen des Zungenbein- und des Kieferbogens konnte allein eine durch die Entfaltung des letzteren Bogens nicht beeinträchtigte Stelle übrig bleiben, an der ein Theil der Kieme sich zu erhalten vermochte. Diese Beziehung des Spritzloch-Canals zur Seite des Craniums zeigt durch die Allgemeinheit ihrer Vererbung ihre tiefe Begründung *).

Wenn nun die Vergrösserung der Stücke des Kieferbogens die Rückbildung und das Schwinden der ersten Kiementasche hervorrief, so wird, bei dem Bestehen bestimmter Zeugnisse für das Vorhandensein einer ausgedehnten ersten Kiementasche, das ursprüngliche Volum des Kieferbogens von jenem der Kiemenbogen wenig verschieden vorausgesetzt werden müssen. Wir gelangen so zu einem einfacheren Zustande des Kieferbogens, von welchem frühe Embryonalstadien noch deutliche Merkmale aufweisen. Ein solches findet sich in dem Fehlen des Gaumenfortsatzes des Palato-Quadratum, welches in frühen Stadien nur durch das Quadratum vorgestellt wird (s. oben S. 188).

---

*) Dass der Spritzloch-Canal zum Cranium in nähere Beziehung tritt, geht aus einer Beobachtung von J. Müller hervor, der zufolge bei manchen Haien und Rochen von der medialen Wand des Canals aus ein Seitencanal sich abzweigt, der mit erweitertem Ende der Labyrinth-Region des Schädels über der Articulation des Hyomandibulare sich anlagert. Unter den Haien kam dieser Seitencanal bei Scyllium, Pristiurus, Mustelus, Galeus, unter den Rochen nur bei Rhynchobatus und Syrrhina vor. Vergl. Anat. der Myxinoiden, III, S. 79.

Für die Homologie des Kieferbogens mit einem Kiemenbogen kann endlich noch das Verhalten der Muskulatur aufgeführt werden, wovon ich nur jenes des grossen Adductors der Kiefer hervorheben will. Er entspricht vollständig dem Adductor der beiden Mittelglieder der Kiemenbogen und lagert sich ebenso wie dieser in eine besonders bei den Notidaniden deutliche Grube ein. Die bei dieser Vergleichung uns entgegen tretende Volumsverschiedenheit geht aus der Anpassung des Muskels an den zu bewegenden Skelettheil hervor und erklärt sich somit aus der Verschiedenheit der Leistung. Auffällig bleibt dann nur noch die laterale Lagerung des Adductors der Kiefer im Gegensatze zu der medialen der Adductoren der Kiemenbogen. Dieses Verhältniss klärt sich jedoch auf einfache Weise durch die am Kieferbogen eingetretene, zum Theil durch die Volumsvergrösserung bedingte Lageveränderung der Aussen- und Innenflächen. Am Oberkiefer wird diese Veränderung durch Entstehung des Gaumenfortsatzes, am Unterkiefer durch die Ausdehnung in der Richtung nach vorn hervorgerufen. Als der ursprünglich äusseren Fläche des Bogens entsprechend erscheint dann nur der hintere Rand vom Palato-Quadratum und der hintere und untere Rand vom Unterkiefer.

Wie die Ausbildung des Adductors *) mit der Ausbildung der Kieferstücke in Connex zu denken, so ist auch das Fehlen dieses Adductors am Zungenbeinbogen bezüglich der durch die Verbindung des letztern mit dem nach hinten zu ausgedehnten Kieferbogen in Zusammenhang zu bringen, indem durch diese Verbindung (vergleiche Notidaniden oben S. 167) der Zungenbeinbogen an Selbständigkeit einbüsst und sich mit dem Kieferbogen bewegt.

Verwerthen wir die aus mannichfachen Befunden abgeleiteten Folgerungen zu einer Construction des primitiven Kieferbogens, so werden wir denselben als einen mit dem Zungenbein- und den Kiemenbogen gleich gestalteten Knorpelbogen uns vorstellen müssen. Der hintere Rand des Bogens trug Knorpelstrahlen und diese trugen eine Kieme. Mit einer Gliederung der Bogen in je zwei Abschnitte erfolgte die Beweglichkeit, welche für den Kieferbogen die erste Bedingung einer neuen Function abgab. An diese knüpft sich die voluminösere Ausbildung, und damit die Sonderung von den übrigen, von denen der Zungenbeinbogen noch am meisten vom Kieferbogen beherrscht blieb.

Die Entwickelung des Gaumenfortsatzes lässt das obere Stück des Kieferbogens noch weiter von den homodynamen Theilen des Visceralskeletes sich entfernen, und mit der Rückbildung und dem gänzlichen Schwinden des grössten

*) Am einfachsten ist der Adductor bei den Notidaniden. Bei anderen Haien geht er mannichfaltige Complicationen ein.

Theiles der Kieme sind die voluminösen Glieder des Kieferbogens vollständig in die neue Function übergetreten. Was von der Kiementasche noch blieb, ist zum Spritzloch-Canale umgewandelt. Radienreste bleiben in der vorderen Wand dieser rudimentären Tasche als »Spritzloch-Knorpel« sehr verbreitet bestehen, sind aber meist vom Bogen abgelöst, der in demselben Maasse von der functionellen Bedeutung eines Kiemenbogens befreit ist.

Durch die bei allen Selachiern, mit Ausnahme der Notidaniden, stattgefundene Ablösung des Palato-Quadratum vom Cranium werden noch bedeutendere Differenzirungen angebahnt. Die zwischen Zungenbeinbogen und Kieferbogen durch die Ausdehnung der beiden Theile des letzteren entstandene Verbindung bildet sich weiter aus, indem nunmehr der Zungenbeinbogen den Kieferbogen am Cranium befestigt. Dieses Verhältniss führt zu einer Differenzirung des Zungenbeinbogens, dessen oberes Stück zum Hyomandibulare oder Kieferstiele wird, wie oben angeführt wurde. Der Zustand des Kieferbogens vermag somit die Veränderungen des Zungenbeinbogens zu erklären, die also mittelbar von der Art der Nahrungsaufnahme abhängig sind.

6. *Lippenknorpel.*

Diese vor und theilweise auf dem Vordertheile des Kieferbogens liegenden Knorpelstücke sind zuerst durch Cuvier*) näher bekannt geworden. Auch Kuhl**) beschreibt sie genau von Squatina. Am ausführlichsten handelt darüber Joh. Müller, der zugleich in sehr eingehender Weise ihre Deutung erörtert hat. Er hält die Knorpel für unbeständige Theile, welche »nur bei den Chimären und einzelnen Gattungen der Haifische« vorkommen. Eine grössere Verbreitung wird ihnen von Stannius zugestanden, der jedoch ihre Bedeutung nicht näher in Betracht zieht.

Meine Untersuchungen haben mich die Labialknorpel in noch allgemeinerem Vorkommen kennen gelehrt, in manchen Fällen mit bedeutenden Modificationen. Da das Resultat dieser Untersuchungen in den Knorpeln keineswegs »accessorische« Gebilde nachwies, ist eine ausführliche Mittheilung des anatomischen Befundes nothwendig, bevor ich die Deutung der Theile besprechen kann.

Die Lippenknorpel scheiden sich bekanntlich in obere, dem Palato-Quadratum angelagerte, und untere, welche dem Unterkiefer angefügt sind. Bei

*) Mémoires du museum d'hist. nat., T. I.

**) Beiträge zur Zoologie und vergleichenden Anatomie, II, S. 184, Taf. VIII, Fig. 1.

vollständiger Entwickelung dieser Knorpel finden sich jederseits zwei obere, die ich in einen vorderen und hinteren scheide, da sie meist in dieser Lagerung zu einander getroffen werden. Der hintere verbindet sich mit dem jederseits nur einfach vorhandenen unteren, und diese Verbindung trifft meist auf die Mitte einer vom äusseren Integument gebildeten Mundwinkelfalte. »Sie reichen weder bis zur oberen Mittellinie des zahntragenden Knorpels, noch bis zur unteren Mittellinie des Unterkiefers.«

Bei den Notidaniden vermisste ich Lippenknorpel in der Gattung Heptanchus. In der Oberlippe lagert zwar ein einem Labialknorpel sehr ähnlicher Knorpel (Taf. X, Fig. 2 *M*). Derselbe hängt aber mit dem Cranium continuirlich zusammen, ist ein Fortsatz desselben (vergl. darüber oben S. 103), der schon desshalb nicht als Labialknorpel gedeutet werden darf, weil ihn auch Hexanchus besitzt, bei dem noch zwei Knorpel in der Oberlippe vorkommen (Taf. X, Fig. 1 *L L'*). Diese lagern in dem derben Fasergewebe, welches den Wulst der Oberlippe mit der Vorderfläche des Palato-Quadratum verbindet, sind länglich, abgeplattet und mit der schmalen Kante an einander geheftet. Die durch die Verbindung der beiden Knorpelstücke entstehende Platte besitzt am vorderen wie am hinteren Ende einen tiefen Ausschnitt, durch welchen die Verbindungsstelle beider verkürzt wird. Ein anderer kleinerer Ausschnitt findet sich am hinteren Knorpel unmittelbar an dem Verbindungsrande mit dem vorderen Knorpel, der den Ausschnitt zu einem Loche abschliesst. Bei zwei untersuchten Exemplaren boten diese Knorpel ziemliche Verschiedenheit, die sich besonders in der Ausdehnung der Verbindungslinie aussprach. Einen dritten, von dem Meckel *) spricht, und der dem Unterkiefer angehören müsste, kann ich nicht finden.

Sehr mächtig sind die drei Knorpel bei Squatina (Taf. XI, Fig. 2; Taf. XII, Fig. 4), bei welcher sie am genauesten bekannt und auch mehrfach abgebildet wurden, am besten in Cuvier's Règne Animal. Die beiden oberen Knorpel sind da, wo sie dem Gaumenfortsatze aufliegen, etwas verbreitert und an der Innenseite abgeflacht. Auch der untere ist an dem mit dem Unterkiefer angehefteten Ende ähnlich gestaltet. Die Verbindung des hinteren oberen mit dem unteren geschieht durch ein kurzes Ligament. Sie liegt ziemlich weit vor dem Kiefergelenke. Auch der vordere (*L*) ist dem unteren durch einen kurzen Bandstrang nahe an der Verbindung mit dem hinteren angeheftet. Am bedeutendsten ist die Ausbildung der drei Knorpel bei Scymnus (Taf. XI, Fig. 1) **).

*) System d. vergl. Anat. II, I, S. 321.

**) Vergl. auch die Abbildung von C. G. Carus.

Der vordere ist zwar kürzer als bei Squatina, aber an seinem oberen Theile stärker. Er besitzt dort eine flache Vertiefung, gegen welche das obere Ende des hinteren gerichtet ist, um welches sich der Knorpel bogenförmig herum legt. Die mit dem hinteren parallele Stellung ist dadurch gestört. Der hintere beginnt etwas verbreitert und ist gleichfalls bogenförmig gestaltet, aber mit nach vorn gerichteter Concavität. Er fügt sich mit einem verdickten Ende dem unteren minder gekrümmten Knorpel an, der mit verbreitertem unteren Ende dem Unterkiefer platt anlagert. Centrophorus und Acanthias besitzen die drei Knorpel in schlankerer Form, der hintere obere ist länger als der untere, mit dem er unmittelbar verbunden ist. Der vordere ist bei Centrophorus (Taf. XI, Fig. 2) gleichfalls von ziemlicher Länge und reicht fast bis zum unteren herab. Bei Acanthias hat er die halbe Länge des hinteren und ist oben plattenförmig verbreitert.

Wie schon Stannius angibt, sind bei Spinax (Sp. niger) zwei Labialknorpel vorhanden, ein oberer und ein unterer. Der obere besitzt eine auffallende Lage. Er ist am Oberkieferknorpel dicht hinter dem Palato-Basalfortsatze befestigt und richtet sich von da aufwärts und nach aussen und hinten. Sein Ende geht in ein in der Mundwinkelfalte gelagertes Band über, welches gerade abwärts zum oberen Ende des unteren Knorpels sich begibt. Ob jener obere Knorpel dem vorderen oder dem hinteren entspricht, ist zweifelhaft. Aus der Bandverbindung mit dem unteren könnte man schliessen, dass er den hinteren vorstelle, der regelmässig mit dem unteren zusammenschliesst. Das verbindende Ligament wäre dann sehr lang geworden. Dieser Deutung steht entgegen, dass auch vom vorderen ein Ligament zum unteren Knorpel sich erstrecken kann (z. B. bei Squatina). Es fehlt nie, wo der vordere Knorpel sehr lang ist. Somit ist aus der Verbindung durch das Ligament die Deutung des Knorpels nicht sicher zu stellen. Dagegen fällt durch zwei andere Thatsachen einiges Licht auf die aufgeworfene Frage. Die erste ist, dass bei einer Rückbildung eines der beiden oberen Knorpel dieselbe häufiger den hinteren trifft. Diess ist bei Galeus der Fall und bei Scyllium. Die zweite Thatsache findet sich bei Cestracion (Taf. XII, Fig. 3), der wieder drei nicht unansehnliche Lippenknorpel besitzt, und danach die Angabe Owen's *), wonach diese Knorpel bei Cestracion vollständig verschwunden (totally disappeared) wären, berichtigen lässt. Der vordere liegt fast horizontal in einer Furche zwischen der Nasenkapsel und dem Gaumenfortsatz des Palato-Quadratum. Er ist cylindrisch, schwach bogenförmig gekrümmt, mit oberer Concavität. Sein laterales Ende sieht gegen den hinteren bedeutend

*) Odontography, S. 50.

stärkeren Knorpel, mit dem er sich in einem fast rechten Winkel verbindet. Der hintere steht mit dem unteren mehr horizontal gelagerten durch ein kurzes straffes Band in Zusammenhang. Beide die Mundspalte seitlich begränzen helfende Stücke sind weit vom Kiefergelenk nach vorne zu gelagert, so dass nur der schmale schnabelförmig vortretende Theil von beiden Kiefern an der Mundöffnung zum Vorschein kommt (vergl. Taf. IX, Fig. 3). Der mit mächtigen Pflasterzähnen besetzte hintere und höhere Theil von Ober- und Unterkieferknorpel wird diesem Verhältniss der Labialknorpel entsprechend von der Mundspalte ausgeschlossen. Mit Bezug auf das Verhalten bei Spinax niger ist die Richtung des vorderen Knorpels bemerkenswerth. Sie entspricht jener des einzigen oberen bei Spinax und begründet die Aufstellung, dass jener Knorpel bei Spinax gleichfalls den vorderen vorstellt, während der hintere durch den Bandstreif vertreten ist, der zum unteren führt. In gleicher Weise kann auch die Stellung der Knorpel bei Scymnus hieher gezogen werden, so dass also bei einer ganzen Gruppe von Haien der vordere Labialknorpel durch seine von dem hinteren abweichende Richtung ausgezeichnet ist.

Der vordere Knorpel ist bei Galeus der bedeutendste; er reicht fast bis zum unteren hin und lagert sich dabei dicht an den wenig mehr als halb so langen hinteren Knorpel, der nahe vor dem Kiefergelenk mit dem unteren zusammentrifft. Scyllium (Sc. catulus) hat den vorderen etwas kürzer, aber breiter. Der hintere ist ein dünnes Knorpelchen, welches dem grösseren unteren inniger als dem vorderen oberen angefügt ist. Meckel und Joh. Müller scheinen diesen rudimentären Knorpel übersehen zu haben. In ähnlicher Weise besitzt ihn auch Pristiurus (Taf. XVI, Fig. 6), wo er dem vorderen so eng anliegt, dass man beide für ein einziges Stück halten könnte. Bei Mustelus (Taf. XII, Fig. 2) gelang es mir so wenig wie den vorgenannten Autoren, zwei obere Knorpel aufzufinden. Da der hintere bereits bei Scyllium und Pristiurus in hohem Grade rückgebildet ist, besteht wohl kaum ein Bedenken, den einzigen oberen von Mustelus als vorderen der übrigen Haie homolog zu betrachten. Auch unter den Carchariae kann ich das bisher nicht gekannte Bestehen von Labialknorpeln erweisen. Es sind bei Prionodon glaucus deren zwei, ein oberer und ein unterer vorhanden, die als sehr dünne Knorpelstäbchen erscheinen. Drei sehr kleine Knorpel kommen in der Mundwinkelfalte von Pr. melanopterus vor. Der untere ist der grösste. Bei Zygaena habe ich Lippenknorpel vermisst.

Bei dieser Verbreitung der Lippenknorpel unter den Haifischen *) muss

*) Bezüglich des Vorkommens der Labialknorpel erwähne ich noch Folgendes. Nach Cuvier kommen bei Centrina nur zwei Labialknorpel vor. Wenn J. Müller (Myxinoiden, I,

das fast allgemein angenommene Fehlen dieser Theile bei den Rochen im höchsten Grade auffallend erscheinen. Nach Meckel's und J. Müller's Untersuchungen fehlen die Labialknorpel in den Gattungen Raja, Trygon, Rhynchobatus, Cephaloptera, Myliobatis. Rhinoptera dagegen besitzt nach J. Müller zwei dünne, platte, weiche, rinnenförmige Mundwinkelknorpel, einen oberen und unteren, wovon der eine am äusseren Theil des Oberkiefers nahe am Zahnrande, der andere am äusseren Theil des Unterkiefers befestigt ist. Sie sind »in einem Winkel schief nach auswärts gegen einander gerichtet« und liegen in der Haut des Mundes. Die »eigentlichen Torpedines« entbehren sie. Dagegen sind sie von Henle bei Narcine aufgefunden worden, wo in der Haut der Mundwinkel ein oberer und ein unterer Labialknorpel vorkommt.

Aus dem Vorkommen von Lippenknorpeln bei Narcine folgerte J. Müller, dass die bei Raja in der membranösen Nasenklappe vorhandenen Knorpel, die bereits Cuvier den oberen Lippenknorpeln der Haie verglichen hatte, keine solchen sein könnten, denn es ist bei Narcine (wie bei Scyllium) ausser den Lippenknorpeln ein Nasenflügelknorpel vorhanden. Da dieser letztere in die Nasenklappe eingeht, so muss auch der bei anderen Rochen in der Nasenklappe befindliche Knorpel ein Nasenflügelknorpel sein. Ich glaube, dass J. Müller in seiner Bekämpfung der Cuvier'schen Deutung aus unrichtigen Prämissen folgerte. Er setzt offenbar eine Identität des bei den Rochen und des bei Scyllium und Narcine in der Nasenklappe liegenden Knorpels voraus und betrachtet dabei als »Nasenklappe« sehr verschiedene Bildungen. Es wird zugegeben, dass die Nasenklappe von Narcine und Scyllium homologe Knorpel umschliesst, aber anders ist das bei Raja und Myliobatis. Aus meiner Vergleichung der Nasenflügelknorpel (s. oben S. 97) der Selachier war hervorgegangen, dass dieselben in sehr verschiedenem Grade differenzirt sind, und dass darnach auch das Maass der Betheiligung an der Stütze der Nasenklappe ein sehr verschiedenes ist. Nehmen wir hiezu die schon längst gekannte Thatsache vom Vorkommen mehrfacher Knorpel in dem genannten Theile, so wird ein Auseinanderhalten derselben allein zum Ziele führen können; doch dazu bedarf es der Deutung jener Theile, welche die genaue Prüfung des anatomischen Befundes der fraglichen Gebilde erforderlich macht. Es handelt sich also zuvörderst um jene Knorpelstücke, welche nicht schon als ächte Nasenflügelknorpel erkannt sind.

Bei Raja besteht der von Cuvier den oberen Labialknorpeln der Hai-

---

S. 134) angibt, dass Carus drei solcher Knorpel bei Centrina fand, so bezieht sich das auf die von Carus und Otto (1827), später (1834) auch von Carus gegebene Darstellung eines Scymnus, der als »Squalus centrina« bezeichnet ist.

fische verglichene Knorpel aus zwei Stücken. Ein vorderes ist breit, an seinem vorderen Rande gerade (Taf. XVII, Fig. 1) oder mit einem Ausschnitt versehen (Fig. 1 *L'*). Seitlich läuft es ziemlich verdünnt aus. Es liegt mit seinem hinteren Rande dem Palato-Quadratknorpel an. Das zweite, schmale Stück (*L*) ist dem hinteren Rande des vorhergehenden verbunden. Es liegt näher dem Zahnrande des Oberkieferknorpels. Beide Stücke sind an ihrer dorsalen Fläche durch derbes Bindegewebe zusammengehalten, und werden von demselben Gewebe, das in einen ligamentösen Strang ausläuft, an das Cranium befestigt. Ziemlich verschieden ist das Verhältniss dieser Knorpel bei anderen Rochen. Bei Raja vomer (Taf. XVI, Fig. 7) wird der hintere Knorpel vom breiten Seitentheil des vorderen (*L*) überragt und geht hinter diesem ein eigenthümliches Lagerungsverhältniss ein. Der platte Knorpelstreif (L^*) biegt sich nämlich im scharfen Winkel um und lagert sich nunmehr senkrecht in die Vertiefung zwischen dem hinteren Rand der Nasenkapsel und dem Oberkiefer, verläuft so bis zum lateralen Rande des vorderen Knorpels, von dem er auf dieser ganzen Strecke vollkommen bedeckt wird. An dieser Stelle macht er eine zweite nach hinten gerichtete Biegung und gelangt dadurch mit seiner Fläche an die hintere resp. obere Fläche des vorderen Knorpels, den er mit seinem Endabschnitte seitlich überragt (L^{**}). An ihrem medialen Ende laufen beide Knorpel je in eine zarte Platte aus, welche in Bindegewebe sich fortsetzt, das an der ventralen Fläche des knorpeligen Rostrums sich befestigt (*l*). Der hintere Knorpel läuft lateral gleichfalls in Bindegewebe aus, das einen zum Unterkiefer verlaufenden Strang formirt. Was die Lagerung dieser Knorpel zur Nasenklappe betrifft, so ist dieselbe in Fig. 7 auf Taf. XVI ersichtlich, wo linkerseits die Umrisse der fraglichen Knorpel ebenso wie die der eigentlichen Nasenflügelknorpel in die unversehrte Nasenklappe eingezeichnet sind. Daraus kann auch das Verhalten der Knorpel von der anderen Raja auf Taf. XVII, Fig. 1 leicht verstanden werden.

In den beiden angeführten Fällen finden wir somit jederseits zwei die Nasenklappe theilweise stützende Knorpel, welche zugleich dem Vorderrande des Oberkiefers angelagert sind und keinerlei directen Zusammenhang mit der knorpeligen Nasenkapsel besitzen. Mit dem bei den Scyllien in die Nasenklappe sich verlängernden Knorpel haben sie nichts gemein, denn jener Knorpel ist nichts Anderes als der modificirte Nasenflügelknorpel der übrigen Haifische. Ich habe denselben auch bei Raja nachgewiesen, wo er im Wesentlichen übereinstimmende Verhältnisse darbot. Mit seinem in eine Knorpelplatte ausgezogenen medianen Schenkel geht er auch bei Raja in die Nasenklappe ein, und bildet für den oberen, die äussere Nasenöffnung median begränzenden Theil der Nasenklappe eine Stütze. Wenn nun die beiden in den unteren, resp hinteren

Abschnitt der Nasenklappe sich verlängernden Knorpel unmöglich den Nasenflügelknorpeln angehören, da diese ja schon vorhanden sind, und da jene jedes unmittelbaren Zusammenhanges mit dem Cranium entbehren, so ist es nothwendig, sie für andere Skelettheile zu erklären. Als solche können nur die Labialknorpel in Betracht kommen. Mit diesen stimmen die fraglichen Knorpel vor allem durch die Lagerung überein, indem sie vor dem Oberkiefer, zum Theil demselben angelagert, sich finden. Eine Modification der Lagerung besteht bei den Rajae darin, dass die Knorpel zum grösseren Theile vom Oberkieferstücke entfernt sind und dem Rostrum sowohl wie dem hinteren Rande der Nasenkapsel nahe lagern. Dieser Umstand ist aus mehreren Momenten erklärbar. Erstlich kann er bedingt sein durch die Verbreiterung der Knorpel, von denen besonders der vordere eine ansehnliche, aber dünne Platte bildet. Zweitens ist die Reduction des Volums des Oberkieferstückes, die geringe Entwickelung seiner Höhe, in Betracht zu nehmen, indem dadurch, dass ein Vorrücken gegen den zahntragenden Rand nicht möglich ist, ein Emporsteigen gegen das Cranium allein übrig bleibt. Endlich kommt als drittes Moment die dem Oberkiefer benachbarte Lagerung der Nasenkapseln hinzu. Das letztere Verhältniss ist namentlich höchst bemerkenswerth im Vergleiche mit Narcine, bei der zwar Lippenknorpel, allein ohne Beziehungen zur Nasenklappe vorkommen. Diese letztere Beziehung wird einfach durch die bedeutende Entfernung der Nasenkapseln vom Mundrande unmöglich gemacht. Was endlich die Gestalt der fraglichen Knorpel angeht, so ist dieselbe angesichts der bei den Haien bestehenden Verschiedenheit kein die Vergleichung störendes Moment, und besonders bei der Berücksichtigung der Gestalt der Labialknorpel bei Hexanchus wird man in den fraglichen Knorpeln der Rajae keine fremdartigen Bildungen finden. Denkt man sich an der Vorderfläche des Oberkiefers einen sich bedeutend verbreiternden Labialknorpel gelagert, so wird derselbe, da die Flächenvergrösserung nicht gegen den Mundrand zu stattfinden kann, nach vorn zu sich ausdehnen müssen und wird mit der Bildung einer von der Nasengrube zum Mundwinkel führenden Nasenfurche median von derselben zu liegen kommen. Indem der mediale Rand dieser Nasenfurche in eine die Furche deckende Membran, einen unteren Theil der sogenannten Nasenklappe, sich erhebt, wird der Labialknorpel in diesen eintreten und der untere resp. hintere freie Rand der bis zum Munde verlängerten Nasenklappe wird eine Art von Oberlippe bilden. Wir erhalten damit den bei Raja bestehenden Befund. Durch den Nachweis des Weges, auf dem die Labialknorpel bei den Rochen Modificationen in der Lage erleiden mussten, wird es ausreichend begründet sein, die in der Nasenklappe von Raja liegenden Knorpel als Labialknorpel zu deuten, und ihre

nicht sehr bedeutenden Verschiedenheiten von den Labialknorpeln der Haifische, von Anpassungen an die durch die Entstehung der Nasenfurche *) bedingten Veränderungen der bezüglichen Regionen abzuleiten. Von den drei Labialknorpeln der Haie bestehen also bei Raja noch die beiden oberen. Der vordere der Haie wird aber dem hinteren der Rochen entsprechen müssen und der hintere der Rochen dem vorderen der Haie, wie mit Berücksichtigung der geänderten Lagebeziehungen leicht verständlich sein wird.

Die Rajae bieten im Vergleiche mit anderen Rochen den Zustand, in welchem die Labialknorpel noch unschwer von jenen der Haifische abgeleitet werden können. Diess ist nicht mehr möglich bei jenen Rochen, deren Nasenklappe einen am hinteren oder labialen Rande frei herabhängenden Vorhang bildet, wie bei den Myliobatiden. Die laterale Hälfte dieses Vorhangs enthält bei Myliobatis eine in feine Zacken auslaufende Knorpelplatte, die aus einer Umbildung des medialen Stückes des Nasenflügelknorpels entstand (s. oben S. 102). Die mediale Hälfte der Klappe dagegen wird von einem besonderen Knorpel gestützt, der ähnlich wie die äussere Platte gestaltet ist, aber nicht zum Nasenflügelknorpel gehört. J. Müller hat das bereits nachgewiesen. Er erklärt diesen Knorpel, der an einem kleinen zwischen beiden Nasenkapseln vom Cranium abgehenden Knorpel befestigt ist, für verschiedem vom »gewöhnlichen Nasenflügelknorpel«. J. Müller fand denselben Knorpel auch bei Rhinoptera (s. dessen Abbildungen in der vergl. Anat. der Myxinoiden, I, Taf. IX, Figg. 12 u. 13), wo der Knorpel jedoch »bloss in den Vorhang« eingeht. Bei Myliobatis dagegen »geht er auch am oberen, unteren und inneren Theile der Nase her«.

Von diesen Gebilden aus ist eine Verknüpfung mit den Haien unmöglich, und es wird begreiflich, dass J. Müller den medialen Knorpel im Nasenvorhange von Rhinoptera und Myliobatis nicht mit den Labialknorpeln der Haie vergleichen durfte, da er den bei Raja bestehenden vermittelnden Zustand nicht gekannt oder berücksichtigt zu haben scheint. Durch Raja klären sich jene extremen Bildungen auf. Wir dürfen sie aber auch da nicht für sich, sondern nur in Beziehung zur Nasenfurche und der zum »Vorhange« sich differenzirenden

*) Auf die Nasenfurche lege ich hiebei grösseres Gewicht als auf die Nasenklappe, denn durch den Verlauf der ersteren zum Mundwinkel ist die Zutheilung der bezüglichen Knorpel zu dem zwischen beiden Nasenfurchen gelegenen zur Nasenklappe sich differenzirenden Abschnitte des Integumentes zu erklären. Auch wird damit der Einwand beseitigt, dass bei Scyllium eine Nasenklappe ohne Betheiligung der Labialknorpel besteht. Scyllium besitzt keine Nasenfurche. Die Nasenklappe ist ein anderes Gebilde als bei den Rochen, sie repräsentirt einen niederen Zustand, da sie nicht bis zum Mundwinkel reicht und auch median mit der anderseitigen nicht zusammenfliesst.

Nasenklappe betrachten. Wenn wir bei Raja erfahren, dass Labialknorpel in die mit der Bildung der Nasenfurche zusammenhängende Nasenklappe gelangen, in deren nicht bedeutende seitliche Zipfel sie einragen, so folgt daraus, dass bei einer medialen Verbreiterung des labialen Endes der Furche die Labialknorpel von ihrer Lagerung vor dem Oberkieferknorpel gelöst werden müssen. Indem die lateralen Zipfel der Klappe auf eine grössere Strecke hin von der Unterfläche des Kopfes sich trennen, kommen die Labialknorpel mehr oder minder vollständig in die Klappe zu liegen. Mit der Verlängerung der labialen Ränder der Klappe und ihrer so erfolgenden Umbildung zum Nasenvorhang wird die Beziehung der damit gleichfalls auswachsenden Knorpel zum Vorhang eine innigere werden. Diess kann aber nur auf Kosten der ursprünglichen Lagerungsverhältnisse geschehen. Je mehr die beiderseitigen Nasenklappen gegen die Medianlinie zu frei werden, um so mehr werden die Labialknorpel in sie eintreten. Es bleibt nun noch zu berücksichtigen, dass bei Raja zwei obere Labialknorpel in die Nasenklappe eingehen, während Myliobatis und Rhinoptera nur einen von einem Labialknorpel ableitbaren Knorpel im Nasenvorhange besitzen. Für die Vergleichung selbst erwächst hieraus keine Schwierigkeit, da auch bei manchen Haien nur Ein oberer Lippenknorpel vorkommt. Es ist aber sogar sicher bestimmbar, dass der in die Nasenklappe übergegangene Knorpel der vordere obere sein muss, denn Rhinoptera besitzt ausserdem noch zwei dem Kieferwinkel benachbart gelagerte Knorpelchen, die J. Müller entdeckt hat. Diese entsprechen den Theilen eines rudimentären Labialbogens. Da dieser nun aus dem oberen hinteren und dem unteren Knorpel besteht, wird der in die Klappe getretene Knorpel nur der obere vordere sein können. Bei Rhinoptera haben sich also die sonst nahe bei einander gelegenen Knorpel gelöst. Die vorderen oberen treten in die Nasenklappe ein, die hinteren oberen wie die unteren erlitten eine Rückbildung. Bei Myliobatis wurden solche Knorpel von J. Müller vermisst, dagegen finde ich ein Gebilde, welches mit dem oberen Mundwinkelknorpel von Rhinoptera übereinzustimmen scheint. Ein plattes Knorpelstäbchen stützt sich schräg gegen den Unterkieferknorpel dicht vor dem Kiefergelenk (*F* in Fig. 6, Taf. IX). Die Verbindung geschieht durch Articulation, und darin liegt ein für die Lippenknorpel neues Verhalten, welches eben dadurch die Vergleichung erschwert. Vom vorderen freien Ende dieses Knorpels geht ein straffes Ligament zur Seitenfläche des Unterkiefers schräg nach vorn herab. J. Müller stellt an derselben Stelle, wo ich den beweglichen Knorpel finde, eine Apophyse des Unterkiefers dar (Op. cit. Taf. IX, Fig. 13 *B F*). Auch dieser Umstand mahnt mich zur Vorsicht, so dass ich für jetzt mich einfach auf das Berichten der Thatsache beschränken muss, wie sie mir in dem einen

untersuchten Falle erschien. Was endlich die Verbindung des betreffenden Knorpels betrifft, so ist die Anheftung der medialen Vorhangsknorpel bei Myliobatis und Rhinoptera an ein vom Cranium entspringendes Knorpelchen wiederum von Raja ableitbar, da dort die Lippenknorpel dem Rostrum verbunden sind. Ob aber jenes Knorpelchen als ein Rudiment dieses Rostrums gedeutet werden darf (vergl. oben S. 96), erscheint mir zweifelhaft.

Zwischen die Rajae und die Myliobatiden lassen sich bezüglich des Skeletes der Nasenklappe die Trygones einreihen. Bei Trygon pastinaca vermisste ich zwar einen auf einen Labialknorpel beziehbaren Theil in der Nasenklappe ebenso wie im Mundwinkel, dagegen finde ich bei Tr. tuberculata median von der Nasenklappe ein besonderes Stück, welches ich hieher beziehen zu müssen glaube. Es stellt ein mit dem anderseitigen am schmalen Internasalknorpel befestigtes, schwach bogenförmig nach aussen gekrümmtes stäbchenförmiges Gebilde vor, welches mit seinem freien Ende gegen den medialen Rand des breiten Nasenflügelknorpels stösst (vergl. Taf. XI, Fig. 4 *L*). Obgleich sich dieses Stück nicht sehr schwer aus dem die Mitte der Nasenklappe ausfüllenden Bindegewebe herauspräpariren lässt, erweist es sich doch nicht als hyaliner Knorpel, sondern besitzt die Beschaffenheit von Faserknorpel, wodurch es sich von den homologen Gebilden verschieden zeigt. Ungeachtet dieses Verhaltens stehe ich nicht an, es für einen Lippenknorpel zu halten, da es in allen übrigen Beziehungen einem solchen von Raja gleichkommt. Die bestehende gewebliche Verschiedenheit ergibt sich dann als eine Rückbildung, welche zugleich mit dem Mangel dieses Stückes bei Trygon in Zusammenhang steht *). Denkt man sich dieses Gebilde in ein terminal verbreitertes Knorpelplättchen umgewandelt, so

*) In der geweblichen Veränderung eines Skelettheiles darf nichts der Deutung des Theiles geradezu Widersprechendes erkannt werden, wobei man sich einfach der zahlreichen Beispiele von jenen Fällen zu erinnern hat, in denen knorpelige Gebilde durch Ligamente, Aponeurosen oder blosse Bindegewebsstränge repräsentirt werden. Aus der grossen Zahl jener Fälle will ich hier nur auf die Umwandlung des interorbitalen Theiles des Craniums in eine sehnige Membran aufmerksam machen, eine Veränderung, die bekanntlich bei sehr vielen Teleostiern besteht. Und doch ist kein Zweifel, dass jene membranöse Stelle ursprünglich knorpelig war und erst durch allmähliche im Laufe von Generationen erlangte Veränderung der Bedingungen in Bindegewebe überging. Solche Modificationen sind für das Verständniss des allmählichen Verschwindens ganzer Skelettheile von grosser Wichtigkeit, indem sie ein Stadium dieses Vorganges repräsentiren, den wir uns leicht auf ein folgendes Stadium, das noch weitere bis zur Unkenntlichkeit der früheren Form führende Rückbildungen mit sich bringt, überleiten können. Man wird sich daraus vorstellen, wie die zum Verschwinden eines Theiles führende Rückbildung nicht immer den Weg der Volumsverminderung beschreitet, wie vielmehr die Gewebsveränderung auch hier eine mindestens ebenso bedeutende Rolle spielt.

würde daraus ein genau den Myliobatiden entsprechendes Verhalten hervorgehen, sowie andererseits eine lateral gerichtete Verlängerung den Befund des einen Lippenknorpels der Rajae wiedergeben würde.

Während sich so die Einrichtungen des Skeletes des Nasenvorhanges der Myliobatiden mit jenen der Nasenklappe der Rajae verknüpfen lassen, stellen sich die elektrischen Rochen ausserhalb dieser Reihe. Narcine zeigt in dem Bestehen eines oberen und unteren am Mundwinkel zusammenstossenden Labialknorpels*), dass ein bei den Haien allgemeines Verhalten sich fortvererbt hat, bei Torpedo dagegen sind diese Knorpel verschwunden. Dass in beiden Gattungen kein Labialknorpel in der Nasenklappe gefunden wird, wie ihr denn überhaupt kein anderer als der Nasenflügelknorpel zukommt, wird aus dem Befunde von Narcine begreiflich. Die Genese der Nasenklappe der elektrischen Rochen wird somit eine andere als die bei den nicht elektrischen Rochen sein müssen. Während bei den letzteren die Nasenklappe bis zu dem nahe vor dem Kiefergelenk liegenden Mundwinkel herabgreift und dadurch noch die oberen Labialknorpel mit erfasst, besitzt sie bei Narcine und Torpedo eine geringere basale Ausdehnung, so dass die Labialknorpel der ersteren nicht in Beziehung zu ihr gerathen können. Das Verhalten stimmt mehr mit dem bei den Scyllien überein. Scheinbar besteht auch einige Aehnlichkeit mit dem Nasenvorhang der Myliobatiden. Diese Aehnlichkeit vermindert sich jedoch bedeutend, sobald wir die Nothwendigkeit einsehen, das Nasenvelum der Myliobatiden von jenem der Rajae oder vielmehr von einem diesem ähnlichen Zustande abzuleiten, wie es durch die oben dargelegten Verhältnisse des Velumskeletes bedingt wird. Denn bei den Myliobatiden muss ein Uebergreifen der Nasenklappe über den Rand des oberen Labialknorpels vorausgesetzt werden, wie es bei Raja gewissermassen in einem niederen Stadium sich erhält, während bei den elektrischen Rochen die Klappe dieser lateralen Ausdehnung ihrer Basis schon bei ihrem ersten Erscheinen entbehrt haben muss und als ein internasal näher der Medianlinie wurzelnder Hautfortsatz sich ausbildete. Zwei sehr verschiedene Wege führen somit hier zu einer Einrichtung, die bei bloss äusserlicher Beurtheilung zur Annahme einer Uebereinstimmung verleiten kann.

Der bei den Haien im Ganzen ziemlich gleichförmige Apparat der Lippenknorpel bietet also bei den Rochen eine viel grössere Mannichfaltigkeit und erleidet Umgestaltungen bedeutender Art.

*) Eigenthümlich ist die Spaltung des oberen Knorpels durch einen Einschnitt am oberen Ende in zwei Lappen. Man wird dadurch auf die Vorstellung einer Entstehung dieses Knorpels aus zweien geleitet, als ob die beiden oberen der Haie hier vorlägen. Eine bestimmtere Aeusserung ohne Vornahme einer genaueren Untersuchung muss unterbleiben.

Ueber die Deutung dieser Skelettheile hat seit ihrer ersten Beachtung eine ausserordentliche Verschiedenheit der Meinungen obgewaltet. Cuvier erklärte sie für typische Theile des Skeletes und fasst den vorderen der beiden oberen als Praemaxillare auf, den hinteren oberen als Maxillare. J. Müller dagegen betrachtete die Labialknorpel als »nicht zum allgemeinen Plan gehörende Skelettheile«. Er leitete diess aus ihrem Variiren ab und stellte sie »in eine Kategorie mit den Rüsselknochen der Säugethiere, den Penisknochen, den Kiemendeckelknochen der Fische«, »den Beutelknochen, den Zwerchfellknochen und den Herzknochen u. s. w.«, also mit grösstentheils accessorischen Bildungen. Von den Neueren schliesst sich Huxley*) der Müller'schen Auffassung soweit an, als er die Knorpel, wenn auch nur als sehr wahrscheinlich, bloss labialen Gebilden entsprechend ansieht.

Dass die Variabilität dieser Theile nicht gegen ihre Deutung als typische Gebilde aufgeführt werden kann, steht ohne Bedenken sicher, vielmehr setzt gerade die Variation ein hohes Maass von typischem Verhalten, d. h. eine auf frühzeitige Vererbung gegründete Beständigkeit des Vorkommens, voraus, und diesem entsprechen auch die von mir für die Verbreitung der Labialknorpel innerhalb der Selachier gelieferten Nachweise. Einem bei Haien wie bei Rochen bestehenden, bei den letzteren sich unter sehr verschiedenartigen Verhältnissen erhaltenden, somit sehr anpassungsfähigen Organe wird man die Fortsetzung in höhere Abtheilungen nicht ohne die triftigsten Gründe absprechen dürfen. Wenn sich nun bei den Teleostiern, wie bereits Cuvier erkannte, zwei Skelettheile in fast allen wesentlichen Punkten mit den beiden oberen Labialknorpeln in Uebereinstimmung finden, so wird es vielmehr Aufgabe sein müssen, für die bestehenden Differenzpunkte eine Erklärung zu suchen, als ohne diese auf Grund jener Differenz die Zusammengehörigkeit der fraglichen Gebilde einfach zu läugnen. Die wesentlichste Differenz der beiden oberen Labialknorpel der Selachier vom Praemaxillare und Maxillare der Teleostier liegt in den Geweben: Knochen und Knorpel. Wenn es unmöglich wäre, anzunehmen, dass ein auch in seiner ersten Anlage sofort knöchern erscheinender Skelettheil aus einem ursprünglich knorpeligen hervorgegangen sei, so würde auch ich den Gedanken einer entfernten Homologie zwischen dem ersten Labialknorpel und dem Praemaxillare, und dem zweiten Labialknorpel und dem Maxillare für einen grossen Irrthum ansehen. Nun besteht aber nicht nur jene Unmöglichkeit nicht, vielmehr ist sogar durch das Vorkommen einer knorpeligen Grundlage wenigstens an einem jener Knochen der vorerwähnte bedeutendste Differenzpunkt hinweggeräumt. Aber auch im

*) Elements of comparative Anatomy, S. 201.

anderen Falle ist seine Bedeutung hier von geringem Werthe, da die Fälle vom Entstehen eines knöchernen Skelettheiles auf knorpeliger Unterlage und der Vererbung des Productes der Ossification unter Rückbildung und Schwinden des Knorpels nicht zu den ganz seltenen gehören.

Auf Grund dieser Thatsachen habe ich die Bedeutung der beiden oberen Labialknorpel der Selachier für das Praemaxillare und Maxillare der Teleostier, und insofern es sich hier um das Entstehen eines knöchernen Skeletelementes handelt, auch der höheren Wirbelthiere, schon früher*) gewürdigt, und behalte mir die nähere Darlegung meiner hierauf bezüglichen Untersuchungen für einen anderen Anlass vor. Dagegen ist hier der Ort für die Erwägung eines scheinbar ferner liegenden Verhältnisses, welches dennoch nicht bloss mit der beregten Frage im Allgemeinen, sondern auch mit den Labialknorpeln der Selachier in engem Zusammenhange steht. Es betrifft die Nasenrinne der Selachier und ihre Beziehungen zu Einrichtungen der höheren Wirbelthiere.

Bei einer grossen, die Mehrzahl der Haie umfassenden Abtheilung finden sich die Nasenöffnungen ohne alle Beziehungen zur Mundöffnung, vor der sie mehr oder minder weit gelagert sind. An der medialen Seite werden sie von einem verschieden gestalteten vorhangartigen Fortsatze bedeckt (der Nasenklappe), dessen Beziehungen zum Nasenflügelknorpel oben (S. 97) erörtert sind. Hieher gehören, soweit ich es ermitteln konnte, die Notidaniden, die Dornhaie, die Scymni, ferner die Carchariae und Musteli. Verschieden von dieser Gruppe verhält sich die Familie der Scyllien. Bei einigen derselben besteht nur eine geringe Verschiedenheit von denen der anderen Gruppe, z. B. bei Pristiurus, dessen beiderseitige Nasenklappen durch eine breite platte Fläche von einander getrennt sind (Taf. XVI, Fig. 6). Aehnlich verhalten sich, wie ich aus den von Müller und Henle gegebenen Abbildungen ersehe, noch einige Arten der Gattung Scyllium (z. B. Scyllium Bürgeri und Scyllium africanum). Scyllium catulus besitzt das oberflächliche Internasalspatium zwar noch bis zum Lippenrand intact, aber die beiderseitigen Nasenklappen sind so tief medianwärts eingeschnitten, dass ihr medialer Winkel dem der anderen Seite bedeutend genähert ist. Zugleich ragen die Klappen weit gegen den Lippenrand vor, und die von ihnen bedeckte, gegen die Nasengrube sich einsenkende Fläche ist nur durch eine ganz schmale Strecke vom Rand der Oberlippe geschieden. Scyllium canicula bietet diese Verhältnisse in weiter entwickeltem Zustande dar, insofern die beiden Nasenklappen nur durch eine ganz schmale Strecke von einander geschieden sind (Taf. XVI, Fig. 5). Mit der Durchbrechung dieser trennenden Strecke fliessen

*) Grundzüge der vergl. Anatomie, 2. Auflage. S. 635, 645 Anm.

beide Nasenklappen in einen einzigen continuirlichen Hinterrand zusammen und bilden je nach der Ausdehnung des freien vorspringenden Randes einen verschiedengradig entwickelten gemeinsamen Nasenvorhang, der bis zur Mundspalte herabreichen kann. Ein wenig ausgebildetes Velum besitzen Scyllium Edwardsii und maculatum. Bedeutender ist es bei manchen anderen Scyllien entwickelt.

Durch den geschilderten Vorgang der Velumbildung werden nicht bloss die Nasenklappen dem Munde genähert, sondern die von der Klappe bedeckte Räumlichkeit dehnt sich dabei von der Nasengrube her gegen den Mundrand zu aus und bildet eine flache oder tiefere Rinne, die von der anderseitigen durch ein verschieden breites Frenulum getrennt ist, oder auch bei bedeutender Kürze jenes Frenulums mit derselben zusammenfliesst. Eine solche Einrichtung kann als eine Weiterbildung des bei den zuletzt aufgeführten Scyllien bestehenden Verhaltens gelten. Sie findet sich bei Chiloscyllium, ähnlich auch bei Stegostoma, bei denen die ziemlich tiefe Rinne zum Mundwinkel herabführt. Entfernter vom Mundwinkel führt sie bei Crossorhinus zum Munde, indem sie den Rand der Oberlippe durchbricht.

Diese Nasenrinne oder Nasenfurche erscheint unter den Rochen allgemein verbreitet. Sehr ausgeprägt ist sie bei den Rajae, meist gerade zum Mundwinkel herabziehend. Durch eine mediale Verbreiterung erfährt die Rinne eine Abflachung, und beiderseitige Rinnen können vor der Mundöffnung zusammenfliessen, was bei einer geringeren Ausbildung des Velums, wie z. B. bei manchen Rhinobatiden, fast zu einem Verschwinden der ganzen Einrichtung führt. Aus demselben Grunde ist auch bei Trygon die Rinnenbildung schwer zu erkennen und ebenso bei Myliobatis. Die ganze Erscheinung erlangt bei diesen den höchsten Grad ihrer Ausbildung und zwar in einem das Verhältniss bei den Rajae weit überschreitenden und es damit unkenntlich machenden Maasse.

Diese mit der Differenzirung einer Nasenklappe beginnende, zum Zusammenfliessen der beiderseitigen Nasengruben mit dem Oberlippenrande führende Erscheinung hat in der allmählich sich ausbildenden Vereinigung jener Theile ihre hauptsächlichste Bedeutung. Besonders bei den Haien ist die Fortsetzung der schleimhautartigen Auskleidung der Nasenrinne auf die Oberlippe deutlich, da sie schärfer als bei den Rochen gegen das übrige, knöcherne Schüppchen tragende Integument contrastirt.

Die Nasenrinne ist bei ihrer innerhalb der Classe der Selachier bestehenden stufenweisen Entfaltung als eine sich hier erst bildende Einrichtung anzusehen. Indem sie einer Anzahl von Familien gar nicht zukommt, wird sie kaum als ein von einem noch niederen Zustande überkommenes Erbstück gelten können.

es müsste denn sein, dass sie bei den sie entbehrenden Formen im Laufe der embryonalen Entwickelung wenigstens vorübergehend bestände. Dieser Punkt ist noch nicht hinreichend festgestellt, daher können jene Familien in Bezug auf die Nasenrinne noch nicht unbedingt als niedere Formen gelten.

Bei der Untersuchung der Nasenknorpel habe ich die bezüglichen Befunde als Differenzirungen vorgeführt, durch welche die ursprünglich einfache zur Nasengrube führende Oeffnung sich in zwei Abschnitte sondert und zwei mehr oder minder von einander getrennte Oeffnungen, welche wahrscheinlich in die Ein- und Ausleitung des Wassers sich theilen, hervorgehen lässt. Dabei stellt sich die letztere Function für die mediale Oeffnung dar. Ist dieses richtig, so ist die von dieser Oeffnung sich fortsetzende Nasenrinne gleichfalls an der Ausleitung des Wassers betheiligt, welches dann zum Mundwinkel strömen wird. Wie unbekannt auch die speciellen physiologischen Beziehungen dieser Einrichtung uns sind, so werden solche Beziehungen doch im Allgemeinen gewiss angenommen werden dürfen.

Diese Nasenrinne empfängt eine besondere morphologische Bedeutung durch ihr Bestehen während eines Embryonalstadiums der höheren Wirbelthiere, wo sie in demselben Verhältniss, in dem sie bei vielen Selachiern bleibend sich findet, als vorübergehende Einrichtung seit langer Zeit bekannt ist. Um Bekanntes nicht zu wiederholen, verweise ich auf die embryologischen Monographieen, besonders jene von Rathke, ferner auf Dursy's, die Darstellungen Rathke's bezüglich der Nasengrube modificirende Angaben *), und bemerke nur, dass die Verschiedenheiten bezüglich des oralen Endes der Rinne, namentlich die Betheiligung des sogenannten Maxillarfortsatzes an der unteren Begränzung durch die bei den höheren Wirbelthieren um so viel weiter greifende Differenzirung des Gesichtstheiles des Kopfes bedingt sind. Es ist nur ein verhältnissmässig kurzes Stadium, welches die Vergleichung mit den Selachiern vollständig zulässt, aber mit dem Auftreten des Maxillarfortsatzes endet. Wichtig genug scheint mir, dass ein solches Stadium besteht, welches in seiner Wiederkehr bei den höheren Wirbelthieren, schon von den Amphibien an, als ein vererbter Zustand erklärt werden muss. Dadurch gestaltet sich die Auffassung der embryonalen Nasenrinne anders, als es ohne die Kenntniss der Beziehung zu niederen Zuständen der Fall war, denn eben die Erkenntniss des Vererbungsmomentes benimmt dem Organ seine grob teleologische Bedeutung, mit der man es mit Hinsicht auf die aus ihm hervorgehende Bildung umzog **).

*) Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes, Tübingen 1869.

**) Die teleologische Auffassungsweise der embryonalen Organisation hatte eine gewisse Berechtigung, so lange diese Organisation nur für sich bekannt war und ohne alle Beziehungen zu

Aus der erkannten Homologie der Nasenfurche der Selachier mit der gleichnamigen den höheren Wirbelthieren zukommenden Einrichtung ergibt sich für die Nasenknorpel eine wichtige Beziehung, welche mich zum näheren Eingehen auf jenes Organ veranlasst hat. Die Nasenrinne begränzt bei den höheren Wirbelthieren den sogenannten Stirnfortsatz (Fronto-Nasalfortsatz), von dem ein lateraler Schenkel über der Nasengrube hinweg zu ihrem Seitenrande tritt, den seitlichen oder äusseren Nasenfortsatz bildend, indess der medial die Nasengrube begränzende Theil sich auf den medialen Rand der Nasenrinne verlängert und den medialen oder inneren Nasenfortsatz vorstellt. Diese Gebilde sind auch bei Selachiern unterscheidbar. Dem Fronto-Nasalfortsatz entspricht das bei den Scyllien aus den Nasenklappen sich bildende breite Nasenvelum. Den äusseren Nasenfortsatz stellt der den lateralen Theil der Nasenöffnung umziehende, von einem Halbringe des Nasenflügelknorpels gestützte Wulst vor, und als innerer Nasenfortsatz wird der freie Eckzipfel des Nasenvelums zu deuten sein (vergl. hiezu Taf. XVI, Fig. 7).

Während das Nasenvelum der Haie (Scyllien) nichts von den Labialknorpeln mit umschliesst, ebenso wenig wie die Nasenklappen, aus denen es sich entwickelt, so zeigen sich bei den Rochen, wie oben (S. 217) ausgeführt, bestimmte Beziehungen zu den Labialknorpeln. Die beiden oberen Labialknorpel kommen ins Velum zu liegen (Taf. XVI, Fig. 7; Taf. XVIII, Fig. 1). Der zweite obere Labialknorpel wird aber nicht immer vollständig vom Velum umschlossen. Ein Theil davon tritt manchmal lateral über das Velum hinaus in den Boden der Nasenrinne, die er dann noch lateral mit begränzen hilft (Taf. XVI, Fig. 7 L^{**}). Dem Nasenvelum gehört somit streng genommen nur der eine vordere, obere Lippenknorpel an. Er liegt auch bei anderen Gattungen im Velum, so bei Myliobatis und Rhinoptera, rudimentär bei Trygon (Tr. tuberculata).

Wir sehen so einen Lippenknorpel Beziehungen zum Nasenvelum gewinnen, die einen gewissen Grad von Beständigkeit zeigen, wenn sie auch nicht in allen Fällen bestehen, z. B. bei Narcine. Die Erwägung, dass die Bildung

---

definitiven Organisationsverhältnissen anderer Organismen erschien. Mit der sich aus der vergleichenden Anatomie erschliessenden Erkenntniss letzterer lassen sich die embryonalen Zustände höherer Formen von den bleibenden niederer ableiten und auf Grund der Vererbung erklären. Indem sich dadurch das Auftreten solch' niederer Zustände bei Embryonen höherer Formen verstehen lässt, muss die ihnen zugelegte engere teleologische Bedeutung fallen, und es wird Aufgabe der Embryologie, die von ihr zu Tage geförderten Thatsachen auch in wissenschaftlichen Zusammenhang zu bringen. Diess ist freilich so lange unmöglich, als entwickelungsgeschichtliche Arbeiten, wie es gegenwärtig fast die Regel ist, ohne jede Spur vergleichend-anatomischer Kenntnisse unternommen werden!

des Velums eben nicht von den Lippenknorpeln, sondern nur von den Nasenklappen ausgeht, wird jenen Mangel des Durchgreifens der Beziehung ausreichend erklären. Das Velum konnte mit dem Stirnfortsatze der Embryonen höherer Wirbelthiere verglichen werden, und seine Entstehung unter den Haien lehrt die erste Bildung jenes Fortsatzes in der Wirbelthierreihe kennen. Wenn wir nun beachten, dass in dem hinteren, unteren, den Mund mit begränzenden Theile des Stirnfortsatzes der höheren Wirbelthiere ein Knochen auftritt, das Praemaxillare, welches schon bei den Ganoïden und Teleostiern ganz bestimmte Beziehungen zum vorderen oberen Labialknorpel der Selachier besitzt, so gewinnt dadurch die gegebene Deutung der Labialknorpel *) eine neue Begründung.

Wie bei einer Abtheilung der Selachier ein Labialknorpel (Praemaxillar-Knorpel) in's Nasenvelum gelangt, so entwickelt sich in dem dem Velum homologen Theile des Stirnfortsatzes der höheren Wirbelthiere ein knöchernes Skeletstück, welches bei den Fischen mit knöchernem Skelete ein dem ersten oberen Labialknorpel homologes Verhältniss besitzt.

Als Ergebniss dieser Vergleichung tritt in phylogenetischer Beziehung für die höheren Wirbelthiere die Nothwendigkeit der Annahme verwandtschaftlichen Zusammenhanges mit solchen Formen hervor, die bereits einen den Nasenvorhang vorstellenden Stirnfortsatz und zugleich den vorderen oberen Lippenknorpel in demselben wahrnehmen lassen, Befunde, wie sie unter den Fischen eben nur in der Abtheilung der Selachier anzutreffen sind.

Durch das Vorgeführte ward die Verknüpfung der Labialknorpel mit höheren Differenzirungen versucht, im Verfolge einer in aufsteigende Reihe leitenden Bildung. Es bleibt nun noch die Frage übrig, in wie weit die genannten Skelettheile mit einem tiefer stehenden Organisationszustande sich verbinden lassen, insofern sie von einem solchen ableitbar sind. Es handelt sich also um die Entscheidung, ob sie einem System von Skelettheilen angehören,

*) Anmerk. Um dem Vorwurfe zu entgehen, dass ich hier knorpelige Skelettheile (Labialknorpel) mit knöchernen, die bekanntermassen gar keine knorpelige Grundlage besitzen (Praemaxillare) zusammenbringe, muss ich bemerken, dass ich mir die paläontologische Entwickelung des Praemaxillare nicht aus einer knorpeligen Unterlage vorstelle, sondern vielmehr auf einer solchen, wobei die Knochenbildung allmählich sich fortvererbt hat, indess die knorpelige Unterlage — homolog mit dem vorderen oberen Labialknorpel der Selachier — sich rückbildete und endlich gar nicht mehr zur Vererbung gelangt. Die Begründung dieser Auffassungsweise durch Thatsachen mir für eine später zur Publication gelangende Arbeit vorbehaltend, will ich hier nur auf analoge Fälle verweisen, und nenne aus der grossen Zahl derselben die Deckknochen des Schädeldaches, die ursprünglich eine knorpelige Unterlage im Dache des Primordial-Craniums besitzen und mit der Rückbildung dieses Knorpeldaches doch noch fortbestehen.

welches in homodynamen Bildungen schon im Skelete der Selachier vertreten ist, oder ob sie Theile sui generis seien. Suchen wir nun aus dem Befunde der fraglichen Theile selbst ihre Bedeutung und Natur zu erkennen.

Ich gehe dabei von den Haien aus, deren Labialknorpel am vollständigsten entfaltet sind. Für das allgemeine Verhalten dieser Knorpel ist die Verbindung des oberen hinteren (oder Maxillar-Knorpels) mit dem unteren (Praemandibular-Knorpel) von grosser Wichtigkeit. Bei einiger Ausbildung stellen beide zusammen einen Bogen vor, der vor dem Kieferbogen lagert. Auch bei Rückbildung des oberen ist das Rudiment sehr häufig noch mit dem unteren Labialknorpel in Zusammenhang. Die Verbindungsstelle liegt genau in gleicher Ebene mit der Kieferarticulation. Wir begegnen also hier, ähnlich wie beim Kiefer- oder beim Zungenbeinbogen, einer Bogenbildung, die sich ausser dem um vieles geringeren Umfang durch den Mangel einer ventralen Verbindung auszeichnet, aber wie der Kieferbogen zur Begränzung des Einganges in die Visceralhöhle dient. In der Bogenbildung erkenne ich einen wichtigen Anhaltepunkt für die Beurtheilung. Diese wird in jenen Knorpeln nicht Theile sui generis finden dürfen, denn der Labialbogen erscheint in Uebereinstimmung mit anderen Bogen des Visceralskeletes, und es ist fast nur der bedeutende Contrast gegen die mächtigen Theile des Kieferbogens, woraus eine andere Meinung entspringen konnte.

Da am Visceralskelete der Selachier zwei Bogensysteme unterschieden worden sind, nämlich äussere und innere Kiemenbogen, so entsteht die Frage, welchem dieser Bogen wir den Bogen der Lippenknorpel zuzählen dürfen.

Für's Erste ergibt sich aus mehreren Thatsachen eine Deutung der Labialknorpel als äusserer Bogen. Für die Kiemenbogen sind äussere Bogen bei den Haien als allgemein bestehende Einrichtungen nachgewiesen worden, auch dem Zungenbeinbogen kommen äussere Bogenstücke, wenn auch sehr häufig als Knorpelrudimente zu. Da nun für den Kieferbogen eine ursprüngliche Function als Kiemenbogen aufgedeckt ward (S. 205), so erscheint es zunächst nicht unwahrscheinlich, dass auch für ihn äussere Bogenstücke bestanden haben werden. Solche Theile könnten nun im Labialbogen vorliegen, dessen Beziehungen zum Kieferbogen überaus klar erscheinen. Als ein bemerkenswerther Umstand für diese Auffassung könnte ferner der mangelnde ventrale Abschluss des Labialbogens angesehen werden. So sehr derselbe gegen die Deutung des Labialbogens als das Homologon eines inneren Kiemenbogens spricht, ebenso sehr ist er der anderen Meinung günstig, da die äusseren Bogen bis jetzt niemals in ventraler Verbindung getroffen worden sind.

Ungeachtet dieser den Labialknorpeln den Rang äusserer Bogenstücke

zutheilenden Thatsachen trage ich dennoch Bedenken, jene Deutung ohne Weiteres bestimmt auszusprechen, vielmehr möchte ich die andere Auffassung aufrecht erhalten. Ich begründe sie in folgender Weise: Wenn der Labialbogen aus den Stücken eines äusseren Kiemenbogens sich zusammensetzt, so kann er nur dem Kieferbogen angehören. Die äusseren Kiemenbogen sind stets so gelagert, dass sie die Radien der inneren Bogen umziehen. Die Radien liegen stets zwischen äusseren und inneren Bogen. Die Radien des Kieferbogens sind in den Spritzloch-Knorpeln und in Knorpelstücken, die am Hinterrande des Unterkiefers vorkommen, in rudimentärer Form repräsentirt (s. oben S. 197). Ein dem Kieferbogen angehöriger äusserer Bogen müsste also so liegen, dass jene Radienrudimente zwischen ihm und dem Kieferbogen sich fänden, er müsste folglich hinter dem Kieferbogen angebracht sein. Die Lage des Labialbogens ist aber gerade die entgegengesetzte. Somit dürfte eine Instanz gegen die Deutung des Labialbogens als eines äusseren Bogens gewonnen sein.

Wie die Lagerung, so spricht auch die Verbindung beider Stücke des Labialbogens gegen die oben als möglich aufgestellte Deutung. Die Stücke eines solchen äusseren Kiemenbogens articuliren nie da, wo sie gegen einander treffen, sondern laufen mit ihren Enden stets an einander vorbei, was für die Labialknorpel niemals vorkommt. Endlich ist noch im Vorhandensein eines vorderen oberen Knorpels ein Gegengrund zu finden. Wenn er das obere Stück eines äusseren Bogens vorstellte, so würde diesem der innere Bogen fehlen, und es wäre nicht einzusehen, warum gerade von dem wichtigeren für das Fortbestehen günstiger als der äussere Bogen gelagerten Theile nicht einmal ein Rudiment sich erhalten hätte.

Alle diese gegen die Bedeutung als äussere Bogen sprechenden Thatsachen müssen als ebenso viele positive Argumente für die Bedeutung der Labialknorpel als Homologa innerer Bogen gelten. Nur noch ein Punkt steht im Wege, nämlich der Mangel einer medianen Verbindung der unteren Stücke des Labialbogens. Dieses Verhalten findet seine Erklärung in der voluminösen Ausbildung des Kieferbogens, beziehungsweise der Unterkieferstücke. Wenn wir den Labialbogen als einen ursprünglich dem primitiven Kieferbogen gleichartig sich verhaltenden Bogen uns vorstellen, der wie der letzte seine ventralen Stücke median verbunden hatte, so wird die Ausbildung der Stücke des Kieferbogens nicht ohne Einfluss auf den davor gelegenen Bogen bleiben. Durch die Entstehung des Gaumenfortsatzes am Palato-Quadratum muss der Labialbogen vom Cranium abgedrängt werden, und die mit der Bildung jenes Fortsatzes zusammenhängende Aenderung der Richtung der beiden Unterkieferstücke: der Uebergang aus der Querstellung in die Winkelstellung, wird die unteren Stücke des Labialbogens

dem Unterkiefer sich anlagern lassen. Die Beziehung der oberen Lippenknorpel zum Gaumenfortsatze des Oberkieferknorpels hebt sich z. B. bei Squatina (vergl. Taf. XI, Fig. 2; Taf. XII, Fig. 4) sehr deutlich hervor. Bei allmählichem Vorwalten des Unterkiefers geht die Anlagerung in eine engere Verbindung über, und im Verlaufe fernerer Ausbildung des Unterkiefers wird der mediane Zusammenhang der beiderseitigen Labialbogen gelöst, und das untere Stück eines jeden bleibt nur mit dem Unterkieferknorpel seiner Seite in ligamentöser Verbindung. Der zwischen den beiderseitigen Verbindungsstellen liegende Abschnitt der Mandibularknorpel entspricht demnach dem Abschnitte des Kieferbogens, der mit seiner voluminösen Entwickelung und dem Auswachsen nach vorn zu die beiden unteren Labialknorpel aus einander drängte. Somit findet das abweichende Verhalten des Labialbogens eine mechanische Erklärung aus den für den nächstfolgenden Bogen nothwendig vorauszusetzenden Veränderungen. Der Labialbogen stellt sich damit in die Reihe der übrigen Bogen des inneren Visceralskeletes, und lässt uns nur noch die Frage offen, ob er, wie die anderen, gleichfalls als ursprünglich respiratorischer Bogen aufzufassen sei. Diese Frage kann für jetzt nicht entschieden werden. Wir können zwar schliessen, dass aus dem Nachweise der Homodynamie mit dem Kiefer-, Zungenbein- und den inneren Kiemenbogen auch die Wahrscheinlichkeit einer ursprünglich gleichen functionellen Bedeutung hervorgeht, allein die anatomischen Zeugnisse, wie sie für die ursprüngliche Kiemenbogennatur des Kieferbogens in den Radienrudimenten wie in der Pseudobranchie des Spritzloches sich forterhalten haben, fehlen für den Labialbogen gänzlich. Es ist daher jene Frage als nicht entschieden anzusehen. Man könnte meinen, dass durch das Zugestehen der Möglichkeit einer anderen als respiratorischen Bedeutung die Auffassung des Labialbogens als Theil des Visceralskeletes beeinträchtigt würde, ich glaube nicht mit Recht, denn aus der Verbreitung der respiratorischen Function über eine grosse Anzahl von Visceralbogen erwächst noch kein zwingender Grund zur Annahme, dass allen Bogen des Visceralskeletes eine ursprüngliche Verbindung mit Kiemen zukam.

Aus der Deutung des Labialbogens ergibt sich jene für den vorderen oberen Labialknorpel. Er wird das obere Glied eines unvollständigen vordersten Bogens vorstellen, von dem das untere Glied entweder im Laufe der paläontologischen Entwickelung verloren ging, oder auch gar niemals zur Ausbildung gelangt war.

7. *Ergebnisse der vergleichenden Untersuchung des Visceralskeletes.*

Das gesammte Visceralskelet der Selachier hat eine Reihe von Einrichtungen erkennen lassen, welche eine ursprüngliche Gleichartigkeit der es con-

stituirenden Theile beurkundeten. Mit Ausnahme der beiden vordersten Bogen besitzen alle folgenden Beziehungen zu theils mehr, theils minder vollständig erhaltenen Kiemen.

Kiemenlose Visceralbogen sind die Lippenknorpel; der Praemaxillar-Knorpel nur den oberen Abschnitt eines Bogens bildend, der Maxillar-Knorpel dagegen mit dem Praemandibular-Knorpel zu einem Bogen verbunden. Der mangelnde Zusammenhang dieser Bogen mit dem Cranium erklärt sich aus der Differenzirung des Kieferbogens.

Die Ausbildung dieser Bogenstücke ist bei den Haien zwar mannichfach verschieden, und in manchen Fällen sind sie auf unansehnliche Knorpelstäbchen reducirt, aber die Beziehungen zu der Umgränzung des Mundes, besonders zu den Mundwinkeln bleiben allgemein dieselben. Sie ändern sich bei den Rochen, bei denen die Knorpel nur selten vollzählig sind (Rhinoptera) und ebenso selten die ursprüngliche Lagerung behalten. Die oberen gewinnen Beziehungen zur Nasenklappe, die sie theilweise stützen (Raja), oder in die der vordere vollständig eintritt und dabei eine der Modification des sich gleich verhaltenden Theiles des Nasenflügelknorpels ähnliche Umgestaltung erfährt (Myliobatiden).

Von den kiementragenden Visceralbogen sind die beiden vorderen am meisten different geworden, und von diesen wieder der erste, der Kieferbogen, in eminenter Weise. Weniger aus der Gestaltung seiner Theile als aus den ihm zugehörigen Resten von Kiemenstrahlen und der Anlagerung einer auch functionell rückgebildeten Kieme — Pseudobranchie des Spritzloches — konnte die ursprüngliche branchiale Bedeutung dieses Bogens erschlossen werden. Wenn aber der Kieferbogen aus einem Kiemenbogen entstand, so müssen die ihn in seiner zweiten Function auszeichnenden, mit dieser erworbenen Eigenschaften secundärer Art sein. Die Kieferstücke werden Differenzirungen von Gliedern eines den anderen Kiemenbogen primitiv gleichartigen Bogens sein. Dieser Zustand der Indifferenz ist mit einer Anfügung des Bogens an das Cranium verbunden gewesen, da bei einigen Haien (Notidaniden) eine solche Verbindung besteht. Mit der Ablösung des Craniums bildete sich eine neue Articulation aus, die, am Gaumenfortsatz des Palato-Quadratum gelegen, sich als später gebildet documentirt, da der Gaumenfortsatz selbst eine Differenzirung des Oberkieferstückes ist.

Mindere Verschiedenheiten von den Kiemenbogen bieten die niedersten bekannten Zustände des Zungenbeinbogens, der gleichfalls seine Verbindung mit dem Cranium beibehält. Durch die Ausdehnung der Stücke des Kieferbogens nach hinten wird der Zungenbeinbogen ihnen angelagert, und daraus entwickeln sich engere Beziehungen beider Bogen zu einander, sowie Sonderungen

des Zungenbeinbogens. Das obere Gliedstück desselben verbindet sich enger mit dem Unterkiefer, woraus allmählich ein Gelenk entsteht. Der vom Cranium abgelöste Kieferbogen wird so mittels des oberen Gliedes des Hyoïdbogens am Cranium befestigt. Jenes Glied wird zum Kieferstiel — Hyomandibulare. Das untere Hyoïdbogenstück mit der Copula wird damit vom oberen gesondert, es verbindet sich bei den Rochen mit dem hinteren Rande des Hyomandibulare (z. B. Torpedo), oder löst sich von demselben und tritt in die Reihe der Kiemenbogen. Aus den zwei Gliedern des Hyoïdbogens entstehen also bei den Rochen zwei ganz differente Skeletgebilde. Eine Arbeitstheilung äussert sich am Zungenbeinbogen, der die Kiefer trug und zugleich eine Kieme stützte, sie überlässt erstere Leistung ausschliesslich dem oberen Glied (Hyomandibulare), die andere Leistung ausschliesslich dem unteren, beide zu Umgestaltungen hinführend.

Auch die Kiemenbogen bieten unter sich keine vollkommene Gleichartigkeit, insofern sie von vorn nach hinten an Grösse abnehmen. Am letzten, nur durch Radienrudimente seine ursprüngliche branchiale Function erkennen lassenden Bogen sind zudem durch Anpassungen an benachbarte Organe bedeutende Veränderungen entstanden.

Die Gliederung dieser Kiemenbogen ist eine reichere, da oberes und unteres Glied wieder je ein neues Stück von sich gesondert haben. An die Stelle der zwei Glieder von Kiefer- und Hyoïdbogen treten vier Glieder an jedem Bogen auf. Nur der letzte besitzt eine geringere Zahl. Das einzige ventrale Glied desselben empfängt bei vielen Haien Verbindungen mit dem Herzbeutel und erreicht mit seinem hinteren Ende den Schultergürtel. Bei den Rochen bildet sich das letztere Verhältniss vorwiegend aus, so dass dadurch der gesammte Kiemenapparat am Schultergürtel sich befestigt.

Unpaare Verbindungsstücke (Copulae) kommen nur dem Hyoïdbogen und den Kiemenbogen zu. Das erstere ist bei den Haien constant, erscheint bei den Rochen schwächer oder verschwindet gänzlich (Torpedo). Von den Copulae der Kiemenbogen gewinnt die hinterste allmählich die Gestalt einer breiten Platte, die vorderen erleiden bei den Haien bedeutende Reductionen, sind bei manchen (z. B. Scyllium) ganz verschwunden, so dass die letzte Copula die Copularglieder der meisten Kiemenbogen (3) aufnimmt und ausserdem das ventrale Glied des letzten Bogens trägt. Die dadurch wachsende Bedeutung der letzten Copula prägt sich an dem Volum wie an der Gestalt dieses Skelettheiles aus. Die Copularien verbinden sich inniger mit der Copulaplatte (Rhynchobatus) und bilden für die auf ihnen verlaufenden Kiemenarterien gefurchte Wege. Diese wandeln sich unter Verschmelzung der Copularia mit der Copulaplatte theilweise in Canäle um (Pristis), oder bleiben als seichte Furchen auf dem durch jene Verschmelzung

entstandenen grossen Verbindungsstücke der sämmtlichen Kiemenbogen unterscheidbar (Trygon, Myliobatis). Somit persistirt allgemein eine Copula, die nach dem allmählichen Schwinden der übrigen auch noch Theile der Bogen in sich aufnimmt und dadurch einen neuen Skelettheil vorstellt. Diese Modificationen des Copularsystems stellen sich als Anpassungen an die Circulationsorgane, vorzüglich an Herz und die Kiemenarterien heraus.

Für die Auffassung des Kieferbogens als eines mit den Kiemenbogen homodynamen Gebildes bleibt in Beziehung auf das Verhalten zum System der Copulae eine Lücke bestehen, die auch für die Labialbogen nicht zu verkennen ist. Diese Bogen zeigen keinerlei Verbindungen mit unpaaren Copulae. Für

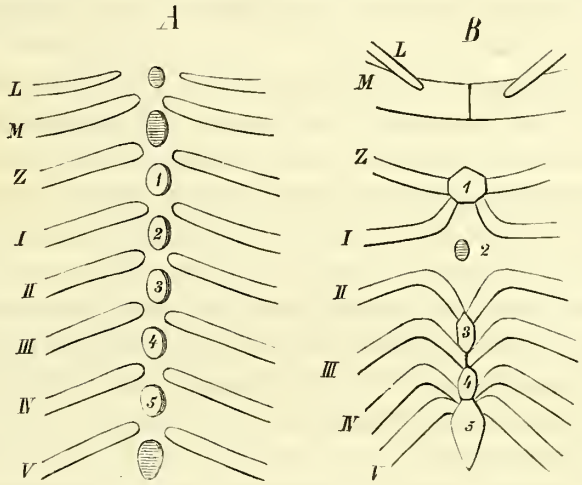


Fig. 2.

die bleibenden Branchialbogen waren Copulae immer zwischen je zweien derselben vorhanden, und wie sie auch modificirt waren oder sich mit der Ausbildung der letzten an Zahl reducirten, so konnten sie doch bei einem Theile der Haie nachgewiesen werden und liessen in ihrer Vollständigkeit den primitiven Zustand erkennen. Die Copula des Zungenbeinbogens bildet dabei die erste der Reihe. Dass sie dem Zungenbeinbogen und dem ersten Kiemenbogen zugleich zukommt und nicht etwa dem Zungenbeinbogen und dem Kieferbogen, wie man aus dem Bestehen eines nach vorn zu, also gegen den Kieferbogen gerichteten Fortsatzes der Copula folgern könnte, ist oben zur Genüge dargethan. Wenn wir also den ursprünglichen gleichartigen Zustand der sämmtlichen Bogen uns wie in obenstehender Figur *A* vorstellen und ihn mit dem differenzirten in Fig. *B* vergleichen, so fehlt die Copula zwischen Zungenbeinbogen (*Z*) und Kieferbogen (*M*), sowie eine solche auch zwischen dem letzteren und dem Labialbogen (*L*) mangelt.

Dass Copulae einer vollständigen Rückbildung erliegen können, hat die Vergleichung gezeigt, sie hat das ganz deutlich im Falle von Cestracion erkennen lassen, wo ein allen übrigen Haien fehlendes Rudiment einer Copula sich vorfand (S. 141). Wir werden also das erweisbare Verhältniss auch für andere Copulae postuliren dürfen, deren Voraussetzung durch den aus der Vergleichung ersichtbaren Charakter der bezüglichen Bogen nöthig ist. Diese Vermuthung gewinnt an Sicherheit, sobald der Mangel aus einer erklärbaren Rückbildung ableitbar ist. Erklärbar ist aber die Rückbildung der gedachten Copula aus der Differenzirung des Kieferbogens zu einem von den übrigen Bogen functionell selbständig entfalteten Gebilde, dessen Actionen einen durch eine Copula vermittelten Zusammenhang mit dem Hyoïdbogen ausschliessen. Aehnliches gilt auch für den Labialbogen.

Die Kiemen tragenden Visceralbogen sind durch den Besitz von knorpeligen Strahlen ausgezeichnet. Sie finden sich rudimentär als Spritzlochknorpel am Kieferbogen, in Beziehung zum oberen Stücke, dem Palato-Quadratum. Dass auch auf das untere Stück dieses Bogens die Kieme sich fortsetzte, lehren Radienrudimente, die, wenn auch selten, dem hinteren Rande des Unterkiefers angefügt sind (Scyllium, Pristiurus). Die Radien der Spritzlochkieme bestehen bei einigen Haien in mehrfacher Zahl, bei den meisten ist nur einer vorhanden, der dann in eine breite Platte umgewandelt ist. Dieselbe gewinnt bei den Rochen an Ausdehnung. Die Beziehungen zum Palato-Quadratum treten in den Hintergrund, und der Spritzlochknorpel kann sogar mit dem Hyomandibulare sich verbinden (Zitterrochen).

An den persistirende Kiemen tragenden Bogen bleiben die Radien vollständiger. Die des Zungenbeinbogens sind bei den Haien differenzirter als die der Kiemenbogen. Sie bilden häufig Platten, welche in einzelne strahlenartige Fortsätze auslaufen. Die mächtigere Entwickelung der Hyoïd-Radien entspricht der erhöhten Leistung, welche vom Deckel der ersten Kiemenspalte gefordert wird. Bei den Rochen sind die Radien am Hyomandibulare des Hyoïdbogens verschwunden, da das untere Bogenstück an dem sonst Radien tragenden Rande emporgerückt ist.

Die Radien der Kiemenbogen sind an allen ziemlich gleichartig, nur am letzten erscheinen sie rudimentär und deuten darauf hin, dass hier eine Kieme verloren ging. Sie stellen mehrere kleine Knorpel vor (Scyllium), von denen einer in ein längliches grösseres Stück umgebildet eine allgemeinere Verbreitung besitzt. Den Rochen fehlen auch diese Reste. Dagegen sind bei manchen Rochen die Radien der fungirenden Kiemenbogen terminal in Platten verbreitert, durch welche die Kiementasche in grösserer Ausdehnung gestützt wird.

Diese Bildung erscheint als eine Compensation des verlorenen äusseren Kiemenskeletes.

Das äussere Kiemenskelet ist ohne unmittelbaren Zusammenhang mit dem inneren, obgleich die oberen Enden der oberen und die unteren der unteren Stücke den bezüglichen Theilen der inneren Kiemenbogen nahe gelagert sind. Es besteht aus oberen und unteren Knorpelspangen, die bei bedeutenderer Ausbildung einander erreichen und mit den Enden an einander vorbei laufen. Diese Bildungen kommen allen persistirende Kiemen tragenden Bogen zu, also dem Hyoïdbogen und den Kiemenbogen mit Ausnahme des letzten. Im Ausbildungsgrade dieser äusseren Bogen bestehen viele bis zur gänzlichen Rückbildung führende Stufen. Rudimente kommen unter den Rochen nur Rhynobatus zu, den übrigen fehlen auch diese. Der Mangel dieses äusseren Bogensystems leitet sich bei den Rochen von der Rückbildung der äusseren Kiemenspalten ab, welche nur ventral sich öffnen.

Die mannichfaltigen Bogen des ausgebildeten Visceralskeletes der Selachier verweisen in ihren Einrichtungen auf eine allen zu Grunde liegende gemeinsame Grundform. Die verschiedenartigen Zustände sind Differenzirungen dieser Grundform. Diese Differenzirungen sind am bedeutendsten am Vordertheile des Visceralskeletes, jenem, der durch äussere Bedingungen hervorgerufenen, auf Anpassungen beruhenden Umänderungen am meisten ausgesetzt sein musste. Auch am hinteren Ende des Visceralskeletes trifft man wieder auf bedeutendere Modificationen; sie erklären sich wieder aus Anpassungen, die der hier beginnende Rumpftheil des Körpers durch Anfügungen von Muskelmassen etc. einleitete.

Eine Uebersicht der sämmtlichen Bogen mit ihren hauptsächlichsten Differenzirungen drückt deutlich jenes Verhältniss aus.

Ursprüngliche Form.	Umgewandelte Form.	Oberes Glied	Unteres Glied
1. **Visceralbogen**	1. **Labialbogen**	Praemaxillarknorpel	fehlt
2. - -	2. - -	Maxillarknorpel	Praemandibular-Knorpel
3. - -	**Kieferbogen**	Palatoquadratum od. Oberkieferknorpel	Unterkiefer oder Mandibularknorpel
4. - -	**Zungenbeinbogen**	Hyomandibulare	Erster Kiemenbogen der Rochen
5. - -	1. **Kiemenbogen**	In je zwei Stücke gesondert, davon nur die mittleren Radien tragen.	
6. - -	2. - -		
7. - -	3. - -		
8. - -	4. - -		
9. - -	5. - -	rudimentär	Cartilago subpharyngea.

Das gesammte Bogensystem des secundären Visceralskeletes erscheint als ein Sonderungsproduct aus einem ursprünglich gleichartigen Zustande seiner Folgestücke. Entweder alle Bogen, was jedoch nicht erweisbar ist, oder doch die meisten, was bewiesen werden kann, trugen Kiemen. Die Gleichartigkeit der Function lässt auf gleichartiges morphologisches Verhalten schliessen.

Der erste der kiementragenden Bogen trat sehr frühzeitig aus dieser Thätigkeit, seine beiden Glieder bildeten sich zu den Kieferstücken um, auf deren Rändern der Integumentüberzug seine Hartgebilde zu voluminöseren, aber die ursprüngliche Textur im Wesentlichen beibehaltenden Bildungen, den Zähnen, umgestaltete *). Diese Umwandlung eines Visceralbogens in den Kieferbogen kann nicht ohne entsprechende Veränderungen der bezüglichen Weichtheile, vorzüglich der Muskulatur, gedacht werden. Dadurch vergrössert sich das Gesammtvolum des Bogens und wirkt hemmend auf das Fortbestehen der hinter ihm gelegenen Kiemenspalte, deren unterer Abschnitt sich schliesst. Nur der obere Abschnitt jener ersten Kiemenspalte erhält sich und wird als Spritzloch-Canal vererbt, dessen respiratorische Bedeutung verloren geht. Das Kiemenrudiment geht in die Pseudobranchie über. Da bei Embryonen nur das allerdings sehr grosse Spritzloch und nicht eine längs des ganzen Hinterrandes des Unterkiefers sich erstreckende Kiemenspalte angelegt wird, muss geschlossen werden, dass die Obliteration des unteren Abschnittes der Spalte sich sehr frühzeitig einleitete. Dass die Ausdehnung bestand, beweisen die Radienrudimente am Unterkiefer.

Wie die phylogenetische Entwickelung des Kieferbogens auf die erste Kiemenspalte Einfluss übte, so äussert sich ein solcher auch auf die vorderen

---

*) Die erste Entstehung der Zähne der Selachier aus dem die Kiefer überkleidenden Integumente ist als ein Vorgang aufzufassen, bei dem bereits schon vorhandene und allgemein verbreitete Bildungen, die knöchernen Schüppchen nämlich, in eine neue, durch die Differenzirung der Kiefer selbst bedingte Function treten und alsdann selbständig sich weiter bilden. Dass die knöchernen Schüppchen nicht bloss in ihrer Textur, sondern auch ihrer Gestalt nach mit den Zähnen übereinstimmen, ist längst bekannt. Dazu kann ich noch fügen, dass sie ganz auf dieselbe Weise sich entwickeln. Bei den meisten Selachierzähnen ist es auch nur das Volum, welches als Differenz von beiderlei Gebilden auftritt. Darauf stütze ich aber nur zum Theil meine Auffassung von der ersten Genese. Anderentheils fusst sie auf der Thatsache, dass die die Mundhöhle auskleidende Membran bei nicht wenigen Haien dieselben Zähnchen trägt wie das äussere Integument, dass sie also formell eine Fortsetzung desselben darstellt. Die Ausdehnung einer Zähnchen tragenden Membran von der Oberfläche des Körpers in die Mundhöhle ist also etwas Gegebenes. Daraus entsteht die Folgerung, dass die über die Kieferränder sich erstreckenden Zahngebilde sich in Anpassung an die neue Function weiter entwickelten als die anderen, und dadurch die Verschiedenheit von Schüppchen und Zähnen hervorriefen (vergl. S. 11).

Bogen. Sie ordnen sich dem mächtigen Kieferbogen unter, gestalten sich zu blossen Anhängen desselben, den Lippenknorpeln.

Der vierte primitive Visceralbogen verliert zwar seine Beziehung zu den Kiemen nicht ganz, aber sein oberes Stück gewinnt Verbindungen mit dem Kieferbogen, wie auch das untere Glied durch mächtigere Ausbildung der Copula in geänderte Verhältnisse tritt. Die übernommenen Leistungen sind mannichfache, da aber die Copula die Stütze der Zunge abgibt, wird der Bogen als Hyoïdbogen unterschieden.

Mehr gleichartig differenziren sich die vier folgenden Visceralbogen, welche Stützen der Kiemen bleiben und mit diesen ihrer Bedeutung gemässe Ausbildungen erfahren. Es sind die ausschliesslich als Kiemenbogen fortbestehenden Theile des Visceralskeletes, indess der letzte, neunte Visceralbogen in andere Verwendung tritt.

Ob die Zahl der Visceralbogen sich auch ursprünglich hiemit beschränkte, oder ob sie allgemein eine grössere war, wie sie es noch bei den Notidaniden ist, oder vielleicht diese noch übertraf, kann nicht sicher erwiesen werden.

Dritter Abschnitt.

Bemerkungen über das Gewebe des Kopfskeletes.

Von den auf die Textur des Kopfskeletes bezüglichen Verhältnissen will ich einige der Punkte hervorheben, welche von allgemeinerer Bedeutung sind und besonders auf jene Fragen sich beziehen, welche ich mir in dieser Arbeit als Ziel steckte. Dass ich dabei nicht Alles berührte, was Diesem oder Jenem wichtig scheinen könnte, ist zwar selbstverständlich, sei aber hier ausdrücklich erwähnt. In der Consistenz des das Kopfskelet zusammensetzenden Knorpelgewebes finde ich bei Hexanchus die Eigenthümlichkeit, dass dieselbe viel weicher ist als bei anderen Haien. Das Cranium theilt dieses Verhalten mit dem Visceralskelet und an ersterem ist es der Ethmoidalabschnitt, an welchem die weiche Beschaffenheit einen hohen Grad erreicht. Diese Erscheinung trifft nicht etwa auf Rechnung der geringeren perichondralen Verkalkung, von der später gehandelt werden soll, sondern findet sich am eigentlichen hyalinen Knorpel. In gemindertem Maasse besteht sie auch noch bei Heptanchus, besonders am Visceralskelet, doch ist die Consistenz hier mehr im Anschlusse an die anderen Haie.

Wie bereits Leydig, der mit den Geweben der Selachier vertrauteste Forscher, gefunden hat, ist der Knorpel »fast durchweg hyaliner oder ächter Knorpel«, in welchem die Formelemente in verschiedenem Maasse vertheilt sind. Die Form und Anordnung der Zellen ist sehr verschiedenartig. Einmal bestehen rundliche oder längliche Knorpelzellen in regelmässigen Abständen, die bekannten Theilungszustände darbietend. Das Protoplasma der Zellen findet man meist auf ein Klümpchen zusammengezogen, welches auch den Kern umschliesst, und ausserdem noch einige Körnchen. Seltener finden sich grössere Körner, am seltensten Fetttröpfchen, welche Leydig nur einmal (bei einem sehr grossen Galeus) sah. Die Wandungen der Knorpelhöhlen sind in der Regel sehr schwach markirt, so dass es oft schwer ist, den ursprünglichen Contour der Zelle zu bestimmen. In vielen Fällen finde ich die runden Knorpelzellen in kleine Häufchen gruppirt, die durch reichere Intercellularsubstanz von einander getrennt sind. Die Gruppen zählen 4—12 Knorpelzellen. Zuweilen sind sie ganz regelmässig angeordnet, z. B. im Knorpel der Schädelbasis von Galeus. Eine andere Form sind langgestreckte Zellen, bald kürzer, bald länger, bald an einem Ende etwas verbreitert, bald mehr in der Mitte, da, wo der Kern liegt, spindelförmig verdickt. Sie besitzen nicht selten eine entschiedene Bandform, was bei etwas spiralig gedrehten Zellen leicht zu erkennen ist. Am verbreitetsten ist diese Zellenform bei den Notidaniden, wobei jedoch auch noch die anderen Formen vorkommen, sowie auch andere Haie wieder an verschiedenen Stellen dieselben Formen besitzen, z. B. Scymnus, Centrophorus, Cestracion. Bei bedeutender Länge dieser Zellen gehen daraus Formen hervor, welche Leydig*) beschrieb und abbildete, und die zuweilen in weiten Abständen mehrere Kerne enthalten. Die Lagerung der gestreckten Zellformen findet sich in den verschiedensten Richtungen, so dass sie sich mannichfach zu durchkreuzen scheinen. Ein wirkliches Netz bilden sie jedoch nicht, so dass ich die von dem genannten Autor ausgesprochene Meinung, dass durch diese »Knorpelcanäle« das »eingesickerte Plasma sanguinis nach allen Seiten hin sich bequem verbreiten könne«, nicht unbedingt theilen möchte. Da die Zellen die bezüglichen Räume im Knorpel genau ausfüllen, kann auch nicht gut von »Knorpelcanälen« die Rede sein. Wahrscheinlich bezieht sich die Angabe von Valenciennes**), dass im Kopfknorpel von Cestracion eine eigenthümliche der Kerne entbehrende Zellenform vorkomme, auf jene langen Zellen, doch ist auch eine Verwechselung mit anderen

*) Beiträge zur mikroskop. Anatomie der Rochen und Haie, Leipzig 1852.

**) Archives du Muséum, T. V, Paris 1851. Recherches sur la structure du tissu élémentaire de cartilages des poissons et des mollusques.

Gebilden möglich. Solche Knorpelzellen, wie sie der genannte Autor beschrieb, finden sich auf keinen Fall bei Cestracion vor. Das von mindestens acht verschiedenen Stellen des Craniums untersuchte Knorpelgewebe bot zwar nach den Regionen verschiedene Gestalten der Zellen, aber nirgends eine mit jener Angabe übereinstimmende Form.

Endlich besteht noch eine dritte gleichfalls schon von Leydig beschriebene Form von Knorpelzellen, jene, welche sich durch den Besitz mehrfacher Ausläufer auszeichnet. Zellen mit drei oder mehr Fortsätzen finden sich seltener mit den rundlichen oder ovalen Formen zusammen, wie ich es z. B. im Rostrum von Scymnus treffe, häufiger kommen sie an solchen Partieen vor, welche langgestreckte Zellen aufweisen, und da können sie in sehr mannichfaltiger Gestaltung auftreten.

Von diesen Formen finde ich bei den einzelnen Arten der Selachier keine einzige ausschliesslich vor. Die Notidaniden und Dornhaie, welche mit Scymnus die langgestreckten und ramificirten Zellen noch am verbreitetsten besitzen, lassen wieder zahlreiche Stellen auffinden, wo die einfachere Zellenform herrscht, und andererseits finden sich bei den übrigen Haien zwischen den rundlichen Zellformen langgestreckte und verästelte.

In der Gruppirung der Knorpelzellen bieten sich ausser der bereits erwähnten Bildung von Häufchen noch mancherlei andere Modificationen, die sich gleichfalls von der Art der Vermehrung ableiten lassen. Eine solche Form der Anordnung wird durch das engere Beieinanderstehen von Gruppen von Knorpelzellen gebildet. Jede Einzelgruppe begreift gegen 15—20 Knorpelzellen, die durch spärlichere Intercellularsubstanz von einander getrennt sind. Eine Anzahl solcher Knorpelzellenhaufen bildet dann wieder einen Haufen, der von den benachbarten durch Intercellularsubstanz geschieden ist, welche reichlicher ist als die, welche die kleinsten Häufchen sondert. Bei schwacher Vergrösserung eines dieses Verhalten darbietenden Knorpelschnittes ergibt sich ein zierliches helles Netz, dessen dunklere Maschenräume je durch zahlreiche (15—25) Haufen von Knorpelzellen eingenommen sind. Ich finde solche Anordnung im Labialknorpel von Raja, ähnlich auch bei Torpedo marmorata (im Hyomandibulare). Die Entstehung dieser Gruppirung kann man gegen die Oberflächen der bezüglichen Skelettheile nicht unschwer verfolgen. Die Zellen der kleineren Häufchen nehmen an Zahl ab, und endlich findet man solche Häufchengruppen, in denen nur 2—3 Zellen beisammen stehen, oder wo auch nur eine einzelne Zelle an der Stelle eines Häufchens sich findet. Im letzteren Falle ist die Häufchengruppe zu einer einfachen Zellengruppe geworden. Auch diese kann man noch auf einfachere Zustände verfolgen, indem man dieselbe Erscheinung, welche die Häuf-

chengruppen reducirt, an den Häufchen wahrnimmt, bis man endlich an der Oberfläche nur einzelne ziemlich gleichmässig vertheilte Zellen vorfindet. Auf diese Anordnung möchte ich auch die von Valenciennes bei Raja clavata (l. c. S. 14, Pl. XXI, Fig. I) dargestellten Befunde beziehen. Die buchtig abgegränzten grossen Zellen, welche von der Oberfläche des Innern des Craniumknorpels weiter entfernt sind, kann ich nur als Knorpelzellenhaufen verstehen, die in Gruppen angeordnet sind. Die Verschiedenheit der von mir beschriebenen Form liegt dann vorzüglich in der bei R. clavata viel geringeren Zahl der primären Haufen. Von Leydig werden ähnliche Zellenhaufen bei R. clavata beschrieben, aber mit der Eigenthümlichkeit, dass die Gruppen von Knorpelzellen in netzartig verbundene Linien gereiht erschienen, »so dass das Gesammtbild einem Vorläufer von den den Knorpel durchziehenden Canälen verglichen werden konnte«.

Während die Entstehung dieser Häufchen- und Gruppenbildung durch eine nach verschiedenen Richtungen stattfindende Theilung der Knorpelzellen nachzuweisen ist, so dass jedes Häufchen aus einer einzigen Zelle hervorging, die wiederum mit den Stammzellen der übrigen zu einer Gruppe vereinigten Häufchen eine gemeinsame Mutter besass, findet sich eine andere Art der Gruppirung, durch die nur nach einer constanten Richtung erfolgende Zelltheilung dargestellt. Ich finde dieses Verhalten bei Raja (im Rostrum). Ovale oder langgestreckte Zellen sind in Linien angeordnet, der Art, dass die Längsaxen der an einander gereihten Zellen zusammenfallen. Die so dargestellten Reihen zählen 2—8 einzelne Zellen, manchmal auch eine grössere Zahl. Bei einigen derselben bemerkt man immer eine beginnende Theilung, andere derselben Reihe zeigen sie weiter vorgeschritten, kurz man gewinnt sehr bald die Belege für die Auffassung der Entstehung sämmtlicher einer Reihe angehöriger Zellen aus einer einzigen. Die Reihen durchkreuzen sich in verschiedener Richtung und geben bei schwacher Vergrösserung das Bild eines Netzes. Bei Anwendung stärkerer Objective überzeugt man sich dagegen von dem mangelnden Zusammenhang der Enden der Zellenreihen unter einander. Gegen die Mitte der Rostrumlänge nehmen die Reihen eine regelmässigere Anordnung ein, sie sind deutlich senkrecht gerichtet. An jeder Reihe sind oft wieder engere Gruppen unterscheidbar. Aehnliche Zellenreihen finden sich bei Torpedo und zwar in den Kiemenbogen. Die Zellenzüge sind jedoch aus einer geringeren Zellenzahl zusammengesetzt und erscheinen schwach gekrümmt.

Die im Allgemeinen hyaline Intercellularsubstanz des Knorpels zeigt sowohl bezüglich ihrer Mächtigkeit, wie auch durch mannichfache Differenzirungen eine grosse Mannichfaltigkeit. Sehr spärlich finde ich sie in den

Radien von Torpedo *), wo sie auch noch andere Eigenthümlichkeiten besitzt. Allgemein ist sie gegen die Oberfläche der Skelettheile zu weniger mächtig als im Innern, so dass die Knorpelzellen dadurch peripherisch dichter gelagert erscheinen, während sie im Innern, eben im Zusammenhang mit der reicheren Intercellularsubstanz weiter von einander entfernt sind. In letzterer Beziehung finde ich das Extrem bei Squatina vor, deren Schädelbasis bei stärkerer Vergrösserung nur einige Knorpelzellen im Sehfelde erscheinen lässt.

Von den Veränderungen der Intercellularsubstanz erwähne ich zunächst das Auftreten von feinen, wie aus Körnchen zusammengesetzten Streifen, durch welche die bezüglichen Stellen dem blossen Auge matt und getrübt erscheinen. Solche Stellen fand ich vereinzelt auf Schnitten der Schädelbasis von Scymnus, seltener bei anderen Haien. In den durch weiss-gelbliche Färbung ausgezeichneten Kiemenstrahlen von Torpedo ist die ganze Intercellularsubstanz in dieser Veränderung begriffen, aber die feinen Punkte stehen nicht reihenweise, sondern sind gleichmässig vertheilt.

Andere Veränderungen bestehen in der Sonderung einzelner den Knorpel auf grösseren oder kleineren Strecken durchsetzender lamellenartiger Gebilde, ähnlich den Spaltungsflächen von Krystallen. Sie verlaufen, bald durch grössere Helle, bald durch etwas dunklere Beschaffenheit je nach ihrer Stellung, von der übrigen Intercellularsubstanz verschieden, meist in schwachen Biegungen und halten mehrentheils eine ziemlich parallele Richtung ein. Ob sie wirkliche Lamellen einer anders zusammengesetzten Substanz oder blosse Zerklüftungsflächen sind, darüber bin ich nicht völlig ins Reine gekommen. Für die Lamellennatur, d. h. für die räumlich gesonderte Existenz dieser Gebilde, spricht das Vorkommen anderer wie Faltungen oder Faserzüge sich ausnehmender Differenzirungen, welche in jene breiteren lamellenartigen Gebilde übergehen, aber durch die controlirende Prüfung auf Querschnitten sich körperlich nachweisen lassen. Wo diese Faserzüge vorkommen, durchsetzen sie die Dicke des betreffenden Theiles; am Cranium trifft man sie häufiger (z. B. bei Hexanchus in der Labyrinth-Region), seltener am Visceralskelet. Sie sind bald in Büscheln, bald mehr vereinzelt zu finden. Manchmal löst sich ein Faserbündel auf, einzelne Fasern treten wieder zusammen, andere theilen sich, verlaufen gerade oder geschlängelt. Dazwischen liegen Knorpelzellen, von denen manchmal der Anschein erzeugt wird, als ob die Faserbänder ihnen angehörten, was bei genauerer Untersuchung

*) Der gesammte Schädelknorpel sowie der des grössten Theiles des Visceralskeletes zeigt in der von mir näher untersuchten T. marmorata eine blassviolette Färbung, die sowohl der Intercellularsubstanz als den Zellen zukommt.

nicht der Fall ist. Einzelne der Fasern lösen sich zuweilen in feinere auf, die nach und nach wieder in feinste Fibrillen sich spalten, so dass dadurch das Bild einer reichen Verästelung entsteht. Die Verzweigung richtet sich nach der Oberfläche des Knorpels. Eine Modification ergibt sich durch die Ausprägung der Netzform, und daran lässt sich dann eine fernere Differenzirung der Intercellularsubstanz anschliessen, deren Product aus sehr blassen Fasern besteht. Dieselben theilen sich unter sehr verschiedenen Winkeln, und bilden, sich wieder unter einander verbindend, ein ziemlich dichtes Netzwerk, welches den elastischen Fasernetzen ähnlich ist, von welchen es sich jedoch gleich beim ersten Blicke durch viel geringere Lichtbrechung unterscheidet. In den von hyaliner Intercellularsubstanz angefüllten Maschenräumen liegen rundliche oder ovale Zellen. Das Rostrum von Acanthias bietet diese Form am deutlichsten dar.

Knorpelcanäle, als von der Oberfläche her ins Innere des Knorpels einführende Höhlungen, habe ich nur in ganz wenigen Fällen angetroffen, und muss auch die bezüglichen Befunde wieder sehr verschiedenen Organisationszuständen zutheilen. Einmal können von einem verzweigten Canalsystem durchzogene Strecken des ethmoïdalen Knorpels der Notidaniden (vorzüglich bei Hexanchus) hieher bezogen werden. Diese durch ihre weissliche Färbung sich leicht sichtbar machenden Canäle besitzen eine ziemlich regelmässige Anordnung; sie sind stets von Nerven durchzogen, welche vom ersten Aste des Trigeminus abgezweigt sind und zur Oberfläche der Schnauzenspitze verlaufen. Die Canäle dienen den Nerven somit nur zum Durchtritt, und wenn sie auch von Blutgefässen mit durchsetzt werden, was ich für sehr wahrscheinlich halte, so bieten diese ein gleiches Verhalten wie die Nerven dar und besitzen ebenso wenig wie diese nähere Beziehung zum Gewebe des Knorpels. Auch die in der Praesphenoïd-Region der Basis des Craniums von Heptanchus nachweisbaren Canäle scheinen der directen Beziehung zum Knorpelgewebe zu entbehren und vielmehr nur Communicationen intra- und extracranialer Bahnen des Blutes oder der Lymphe vorzustellen. In beiden Fällen erscheint das die Canalwände bildende Knorpelgewebe jenem entfernter liegender Strecken gleich und gibt durch nichts zu erkennen, dass es an der Canalbildung activ betheiligt wäre.

Eine andere Abtheilung von Canälen fand ich gleichfalls nur in einzelnen Fällen und zwar an der Basis cranii bei Cestracion und den beiden untersuchten Prionodonarten *). Es sind von aussen senkrecht eindringende, bald etwas gebogen,

*) Auch bei Raja habe ich Canäle gefunden, die vielleicht hieher gehören. Es sind verzweigte, von der Seite her ins Rostrum eindringende Gebilde, welche Blutgefässe zu führen schienen. Da sie keine blossen Durchlässe vorstellen, wie die Canäle im Rostrum von Hexanchus, glaubte ich sie von diesen trennen zu müssen, bin aber über sie nicht ganz klar geworden.

bald gerade verlaufende Canäle, die an einzelnen Stellen unregelmässig erweitert sind und stets blind endigen. Bei Prionodon sind 3—4 solcher Canäle vorhanden, einige davon sind verzweigt, und auch die Zweige endigen blind, da und dort mit einer rundlichen Erweiterung. Die Knorpelwand dieser Canäle ist immer vom übrigen Knorpel verschieden, indem die Zellen viel dichter beisammen stehen und fast durchweg rundliche Formen darbieten, die erst entfernter vom Canal in gestreckte übergehen. Aus der Häufung der Zellen und ihren zahlreichen Theilungszuständen ist auf eine Zellwucherung im Umkreise des Canals zu schliessen, so dass diese Bildung darin mit jenen Canälen im Skeletknorpel höherer Wirbelthiere übereinstimmt, welche die Vascularisation des Knorpels einleiten. Auch bezüglich des Inhaltes der fraglichen Knorpelcanäle des Selachierschädels fand ich wenigstens in einem der untersuchten Fälle ein entsprechendes Verhältniss, indem sich die Verzweigung eines Blutgefässes erkennen liess. Ich glaube daher diese Canäle als Blutgefässcanäle deuten zu dürfen, deren Entstehung durch eine partielle Wucherung der Knorpelzellen sich einleitet und durch eine damit verbundene Auflösung der Intercellularsubstanz vollzieht, indess die den entstandenen Raum ausfüllenden Zellmassen theilweise mit den von aussen her einwachsenden Gefässen in Verbindung treten und zu deren Verbreitung im Knorpelcanal verwendet werden.

Eine auch über das Kopfskelet verbreitete Eigenthümlichkeit des gesammten Skeletes der Selachier bildet die grösstentheils oberflächliche Verkalkung des Knorpels. J. Müller war der Erste, der dieser Erscheinung ein sorgfältigeres Studium zuwendete und nachwies, dass dieselbe ihren Sitz im Knorpel hat, wo sie scharf abgegränzte Plättchen bildet, die wie Mosaikplättchen an einander gelagert, einen zusammenhängenden, pflasterartigen Ueberzug herstellen. Später wurden diese Verhältnisse durch Williamson*) und besonders durch Leydig untersucht.

Für diese früher als »Verknöcherungen« aufgefassten Bildungen ergeben sich theils in ihrer Verbreitung, theils in ihrer Beschaffenheit einige bemerkenswerthe Verhältnisse. Was die Verbreitung über das Kopfskelet betrifft, so ist bereits durch Leydig eine Verschiedenheit des Verhaltens der Haie bekannt geworden, indem demselben »an einzelnen Theilen« des Kopfes von Hexanchus griseus »keine verknöcherte Stelle« begegnet ist. Wahrscheinlich beschränkte sich die Untersuchung auf die Ethmoïdal-Region oder den praeorbitalen Abschnitt

*) Philosophical Transactions, 1851, S. 669. — Aus dieser Abhandlung ersehe ich, dass die Bedeckung des Craniums der Rochen und Haie auch von Millar (Footprints of the Creator) genauer beschrieben worden.

des Craniums, denn an dem ganzen hinteren Theile sind die erwähnten Kalkplättchen vorhanden. Sie finden sich an der Occipital-Region am reichlichsten, auch noch an der Labyrinth-Region und auf den entsprechenden Theilen des Schädeldaches, werden spärlicher gegen die Orbital-Region und sind an der Basalecke nur vereinzelt zu treffen. Weiter nach vorn zu fehlen sie gänzlich. Auch an den Stellen, wo die Plättchen zusammenhängen, sind ansehnliche Lücken dazwischen, so dass durch die Plättchen mehr ein Netzwerk als ein continuirliches Pflaster gebildet wird. Vollständiger ist das Pflaster bei Heptanchus, bei dem die Verkalkung noch die vordere Orbitalwand bedeckt, so dass nur die Nasenkapseln und das Rostrum davon frei bleiben. Bei Acanthias und Centrophorus bleibt nur das Rostrum frei, die Nasenkapseln bieten oben wenigstens eine stellenweise Kalkkruste. Unverkalkt erscheinen die Nasenkapseln bei Galeus, welcher auch den Rand der Basalplatte auf grossen Strecken hyalin zeigt. Dagegen besitzt das dreischenkelige Rostrum eine bedeutende Kalkschicht, die auch an den gleichgestalteten Rostris der Scyllien und der Carchariae nicht fehlt. Cestracion zeigt nur die Nasenkapseln frei.

Bezüglich des Cavum cranii besteht eine ähnliche Verschiedenheit. Bei den Notidaniden ist das Kalkpflaster an der Innenfläche sehr unvollkommen und fehlt dem vorderen Abschnitte gänzlich. Auch bei Scymnus und Acanthias ist es vorn minder vollständig, continuirlicher bei Cestracion, welcher jedoch die Labyrinthhöhlung davon frei zeigt, indess dieselbe schon bei den Notidaniden einen partiellen Kalkplattenbeleg besitzt. Dieser besteht bei den übrigen Haien in bedeutender Entwickelung, am meisten bei Squatina, welche auch in Bezug auf den äusseren Kalkplattenbeleg des Craniums die am weitesten vorgeschrittene Bildung repräsentirt. In dieser Beziehung lassen sich die Rochen hier anreihen, bei denen die bei den Haien angeführten Verschiedenheiten der Intensität und Ausdehnung der Verkalkung minder deutlich sind. Alle Theile des Craniums sind ziemlich gleichmässig verkalkt, mit Ausnahme gewisser Strecken an den Nasenkapseln. Bei den Torpedines beharren auch noch die Rostralgebilde im unverkalkten Zustande.

Für das Visceralskelet ist der Beginn der Verkalkung gleichfalls bei den Notidaniden zu finden. Die Plättchen bilden am Oberkieferknorpel und am Unterkiefer eine ziemlich starke Schicht, welche jene des Craniums übertrifft. Schwächer sind sie nur am Gaumenfortsatz des Oberkieferknorpels. An den Kiemenbogen dagegen ist die Schicht wieder beträchtlich dünn und (bei Hexanchus) an den oberen Gliedern nur durch einzelne unregelmässige Krümeln vorgestellt. An den Labialknorpeln von Hexanchus vermisse ich Verkalkung. Auch bei anderen Haien erscheinen die Labialknorpel meist ohne Kalkplatten,

oder doch als die am mindest verkalkten Theile des gesammten Visceralskeletes, und darin kommen sie mit den äusseren Kiemenbogen überein. Centrophorus, Scymnus, noch mehr Squatina, besitzen auch an den Lippenknorpeln bedeutende Entwickelung der Kalkplatten. Bei den Rochen sind besonders die Radien der Kiemenbogen durch spärliche Verkalkung ausgezeichnet. Bei Torpedo vermisse ich sie gänzlich an diesen auch sonst geweblich etwas verschiedenen Stücken, und auch an den Kiemenbogen ist die Verkalkung nur eine theilweise und lässt den Rand derselben gänzlich frei.

Bedeutender sind die Verschiedenheiten, welche die verkalkten Platten selbst in ihren einzelnen Verhältnissen darbieten, und hier ist besonders die grosse Unregelmässigkeit hervorzuheben, welche die Plattenstücke in Grösse und Anordnung bei den Notidaniden besitzen, selbst an jenen Stellen, wo die »Kalkkruste« am vollständigsten ist. Ebenso ist die Gestalt der Platten ausserordentlich mannichfaltig, wenn sie auch nur in wenigen Grundformen sich bewegt. Irreguläre Drei-, Vier-, Fünf- und Sechsecke sind in allen möglichen Zuständen der Ausführung vorhanden. Zwischen den Platten befinden sich Lücken hyalinen Knorpels von der Grösse einzelner Platten, und meist von einer grösseren Anzahl (4—7) derselben mit verschieden langen Strecken ihres Randes begränzt, so dass die Lücken die unregelmässige Gestalt der Platten wiederholen. An Stellen mit spärlicher Verkalkung, wie an der Orbital-Region und an der Frontalfläche sind die Platten durch viel kleinere verkalkte Knorpelpartieen repräsentirt, und hin und wieder finden sich auch einzelne Kalkkrümel, so dass aus der Zusammenstellung dieser Befunde für die Plattenentwickelung eine continuirliche Reihe gefunden wird. Die in die Kalkplatten eingeschlossenen Knorpelzellen bieten von denen des benachbarten hyalinen Knorpels keine wesentliche Differenz, sie finden sich in den gleichen Distanzen und erscheinen in ihrer Anordnung ohne bestimmte Beziehung zur Gestalt der Platte. Besonders bemerkenswerth ist die Lagerung der Platten in einer unter dem Oberflächenniveau befindlichen Knorpelschicht, so dass eine die Dicke der Platten etwas übertreffende Schicht vollkommen hyalinen Knorpels sie überlagert und vielleicht die Ursache war, dass sie von Leydig vermisst wurden.

Minder bedeutend ist die Unregelmässigkeit der Plättchen bei Heptanchus, bei welchem zugleich die Interstitien an Umfang und an Zahl beschränkt sind. Sie bilden kleine von drei, vier, höchstens von fünf Platten begränzte Lücken, welche kaum den vierten Theil der Oberfläche der kleineren Platten besitzen. Die Kalkplättchen beider Notidaniden lassen eine mit den Seitenrändern parallele Streifung erkennen, so dass es den Anschein hat, als ob die Vergrösserung durch ein schichtenweises Anwachsen erfolgt sei. Auch an den Kalkplättchen anderer

Selachier habe ich diese Streifung wahrgenommen, aber um vieles feiner und schwächer und meist von einer prädominirenden Radiärstreifung gedeckt.

Der Plattenbeleg der übrigen Selachier ist durch die ziemlich regulären Formen der Plättchen von dem der Notidaniden unterschieden, und darin zeichnen sich wieder die Rochen vor den Haien aus, von denen manche, z. B. Cestracion, durch die Unregelmässigkeit der Plättchenform mehr an die Notidaniden erinnern. Meist stossen die Plättchen mit 5, 6 oder 7 Seiten mit benachbarten Plättchen zusammen und dazwischen finden sich einzelne kleine hyaline Lücken von verschiedener Gestalt. Diese Lücken sind besonders bei den Rochen (Torpedo, Raja) ziemlich regelmässig angeordnet und besitzen gewöhnlich drei Plättchen zur Begränzung, woraus wieder ein Moment für eine reguläre sternförmige Gestaltung der Plättchen entspringt. Williamson und Leydig haben dieses Verhalten dargestellt. Die gegen einander gerichteten Ränder der Plättchen berühren sich theils unmittelbar, theils liegt noch eine schmale hyaline Schicht dazwischen, die bei grösserer Breite auch noch einzelne Knorpelzellen enthält. Die von der verkalkten Intercellularsubstanz umschlossenen Knorpelzellen bieten nach der Peripherie der Platte zu eine strahlige Anordnung, die besonders bei den Rochen sehr deutlich ist und den Ausläufern der Platte entspricht, die mit jenen benachbarter Platten zusammenstossen. An den Stellen der radiären Anordnung der Knorpelzellen waltet die radiäre Streifung der Intercellularsubstanz vor. Sie gibt sich als Ausdruck einer Wachsthumserscheinung zu erkennen, da man die Streifen sehr häufig über den Plattenrand hinaus in den hyalinen Knorpel verfolgen kann, in den sie als feine, fast krystallinische Nadeln oder Spitzen einragen. An einzelnen Stellen beobachtet man, wie ganze Büschel solcher Kalknadeln in die Intercellularsubstanz eindringen und so die zum Anschluss an die Kalkplatte vorbereitete Strecke bezeichnen. Bei den Haien habe ich dieses Verhältniss viel weniger ausgesprochen gefunden, und bei den Notidaniden traf ich am Rande meist nur kleine Kalkkörnchen oder einzelne grössere Krümeln. Daraus wie aus der schon beregten Verschiedenheit in der Anordnung der Knorpelzellen ergibt sich eine ziemliche Verschiedenheit des Werthes der Kalkplättchen, welche bei den Rochen viel bedeutender individualisirt sind als bei den Haien, unter denen wieder die Notidaniden die tiefste Stufe aufweisen. Mit der grösseren Selbständigkeit dieser Plättchen zeigt sich auch das benachbart unterliegende Knorpelgewebe in einer auf erstere hinweisenden Veränderung. Schon in grösserer Tiefe und damit in ziemlicher Entfernung von der Oberfläche lösen sich (z. B. bei Torpedo) die Gruppen von Knorpelzellen auf, und näher den Plättchen gehen daraus nach

diesen verlaufende Reihen von Zellen hervor. Williamson *) beobachtete dieses Verhalten auch an den Plättchen anderer Skelettheile bei Raja. An solchen Stellen zeigt die Intercellularsubstanz eine gleichfalls nach den Plättchen zu verlaufende und dabei an Deutlichkeit zunehmende Streifung. Sowohl diese Streifen als die Zellenreihen sind nicht parallel unter einander, sondern richten sich vielmehr convergirend gegen den Mittelpunkt des bezüglichen Plättchens, so dass sie von letzterem auszustrahlen scheinen. Aus der Anordnung der entfernter von den Plättchen befindlichen Knorpelzellen, wie aus der vorerwähnten Streifung der Intercellularsubstanz, welch' beide Erscheinungen stets auf die benachbarten Plättchen engen Bezug haben, geht das Bestehen einer Einwirkung der bereits zu Plättchen verkalkten Stellen des Knorpels auf das benachbarte, noch nicht verkalkte Knorpelgewebe hervor. Das verkalkte Plättchen tritt dabei als ein Actionscentrum auf, welches ein ausserhalb seines Umkreises gelegenes Territorium des noch unverkalkten Knorpels beeinflusst, aus dessen Bereiche es seine Vergrösserung gewinnt. Es kann nicht verkannt werden, dass hierin eine bedeutende Steigerung des individuellen Werthes der einzelnen Plättchen liegt, eine höhere Entwickelung des Zustandes, der bei manchen Haien noch nicht diesen Grad erreicht hat und bei den Notidaniden sich erst im Beginn zeigt. Der bei diesen letzteren in Umfang und Gestalt der Plättchen gegebene Zustand der Indifferenz tritt mit der Gewinnung gleichmässiger Grösse und ebenso gleicher Gestalt allmählich auf eine höhere Stufe und lässt an den einzelnen Formen einen gewissen Typus entstehen.

In ihrem vollkommneren Zustande bieten die Plättchen der Selachier vielfache Uebereinstimmungen mit Knochen (ich meine hier nicht Knochengewebe), und in ihrem strahligen Wachsthume kommen sie jenen Ossificationen nahe, die z. B. im Integumente der Störe eine niedere Form des Hautskeletes vorstellen. Die Verschiedenheit beider scheint zunächst wesentlich in dem Gewebe gegeben zu sein, welches in dem einen Falle Bindegewebe, in dem anderen Knorpel ist. In dieser Verschiedenheit bilden sie einheitliche an der Peripherie wachsende Elemente eines Skeletcomplexes, wie wahre Knochenplatten. Der ganze Bildungsvorgang ist ebenso ein einfacher, als die gesammte Bildung durch die grosse Zahl der Platten auf einer niederen Stufe sich zeigt.

Die Ueberlagerung der die Kalkplättchen einschliessenden Schicht von einer hyalinen Knorpelschicht ist zwar bei den Notidaniden, besonders bei Hexanchus am meisten ausgebildet, fehlt aber auch bei anderen Selachiern nicht ganz. Bei mehreren Haien (z. B. Acanthias, Galeus) ist sie ebenfalls wahrzunehmen,

*) l. cit. S. 671.

aber von geringerer Dicke und mehr oder minder mit einer faserigen Differenzirung eines Theiles der Intercellularsubstanz. In anderen Fällen erscheint faseriges Bindegewebe mit einzelnen knorpeligen Partieen, oder mit einer ganz dünnen Knorpellage. Das bindegewebige Perichondrium gelangt damit in immer engere Beziehung zu der Kalkplattenschicht, bis es dieselbe unmittelbar überkleidet und dann die verkalkten Plättchen die Oberfläche des Knorpelcraniums bilden lässt. Auf die Verschiedenheit dieser Lage der Plättchen gründet sich eine Verschiedenheit im Dicke-Wachsthum derselben, indem bei dem Vorhandensein einer äusseren Knorpelschicht auch diese an der Volumszunahme der Plättchen sich betheiligt.

Die Vergleichung dieses verschiedenen Verhaltens des Kalkpflasters zur Oberfläche des Craniums lässt eine continuirliche Reihe erkennen, an der man den einen Endpunkt als den Anfang, als den einem niederen Zustande entsprechenden Ausgangspunkt der Erscheinung zu beurtheilen haben wird, welcher zum anderen daraus sich ableitenden hinführt. Da die Plättchenbildung in ihrem Gesammtverhalten bei den Notidaniden unzweifelhaft auf der im Vergleiche mit den übrigen Selachiern niedersten Stufe steht, so möchte diese Auffassung auch bezüglich der tieferen Lage der Plättchen gelten können. Dann wäre der zum anderen Endpunkte führende Process als eine allmähliche Rückbildung der äusseren Knorpelschicht anzusehen, wie sie am vollkommensten bei den Rochen Platz gegriffen hat. Das primitive Verhalten wiese demnach der verkalkenden Schicht eine tiefere Stelle zu, woraus für das Verständniss der Gesammterscheinung die Schwierigkeit entstände, sie mit anderen an der Oberfläche des primären Skeletes auftretenden Solidificationen in Zusammenhang zu bringen. Andererseits jedoch ergibt sich aus der Annahme einer ursprünglich im Innern des Knorpels stattfindenden Verkalkung eine Uebereinstimmung mit der Wirbelsäule, bei der gleichfalls verkalkte Schichten im Innern der Wirbelkörper seit langem bekannt sind, und wenn diese nicht aus denselben zierlichen Plättchen bestehen wie das Kalkpflaster der Oberfläche, so ist eben in der Bildung der einzelnen auf der niedersten Stufe sehr unregelmässigen Plättchen ein Differenzirungsvorgang zu erkennen, der den am Cranium modificirten Wachsthumsverhältnissen angepasst ist.

Aus dem Vorstehenden fasse ich die Ergebnisse in folgende Punkte zusammen:

1) Das Knorpelgewebe des Craniums bietet eine bedeutende Mannichfaltigkeit sowohl im Verhalten seiner Formelemente als seiner Intercellularsubstanz. An beiden sind Differenzirungsvorgänge wahrzunehmen, welche an dem Primordialcranium der höheren Wirbelthiere nicht bestehen und sich aus

der Persistenz des Knorpelcraniums erklären. Der Zustand der Differenz des Gewebes ist aber keineswegs bei allen Selachiern ein gleichartiger, vielmehr ergibt sich erstlich eine graduelle Verschiedenheit derart, dass in den einzelnen geweblichen Formen bei den Notidaniden die geringste Mannichfaltigkeit besteht, indess dieselbe bei den übrigen Haien zunimmt und am meisten bei den Rochen waltet. Auch durch die Vergleichung der Gewebe ergibt sich somit für die einen eine grössere, für die anderen eine geringere Entfernung von einem ursprünglichen, indifferenten Zustande. Zweitens spricht sich in den einzelnen Differenzirungen eine Divergenz des Charakters aus, insofern einzelne Verhältnisse sich innerhalb engerer Gränzen halten und sogar auf Gattungen oder Arten beschränkt erscheinen.

2) Die bedeutendste Differenzirung bildet die Verkalkung einer Knorpelschicht. Die Verkalkung erscheint auf der niedersten Stufe bei den Notidaniden, wo sie theils durch einzelne Krümeln, theils durch unregelmässige Plättchen repräsentirt wird. Die letzteren werden zu constanten Gebilden und gewinnen schon bei den anderen Haien eine reguläre Form, die bei den Rochen noch weiter ausgebildet erscheint. Mit der Indifferenz dieser Plättchen bei den Notidaniden ist die geringe Mächtigkeit und eine grössere Beschränkung der Ausdehnung an den Theilen des Kopfskeletes verbunden, so dass auch darin jene Selachierfamilie sich tiefer stellt.

Auch aus der vergleichenden Beurtheilung des im Kopfskelete der Selachier erscheinenden Gewebes geht somit eine Bestätigung eines Theiles der Thatsachen hervor, zu deren Erkenntniss die anatomische Vergleichung geführt hatte.

Zweite Abtheilung.

Zusammenstellung der Resultate und Folgerungen aus denselben.

Die in den einzelnen Abschnitten der vorhergehenden Abtheilung behandelten Theile des Kopfskeletes der Selachier ergaben bei ihrer vergleichenden Betrachtung ausser den die einzelnen Formzustände als Modificationen einer gemeinsamen Grundform aufdeckenden Nachweisen noch manche andere Verhältnisse, die sich bei genauerer Erwägung für das Verständniss des Kopfskeletes der Wirbelthiere als überaus fruchtbar herausstellen können.

Für diese letzteren Beziehungen bedarf es einer besonderen Behandlung, während die bereits durchgeführte Vergleichung der einzelnen Theile unter sich nur soweit in Betracht zu kommen braucht, als sich von daher auf allgemeinere Fragen ein Bezug herstellen lässt. Diese allgemeinen Fragen gipfeln in der Beziehung des Kopfskeletes zum übrigen Skelete, speciell zu dem durch die Wirbelsäule vorgestellten Axenskelete, und da ist es wieder die alte halbverklungene Hypothese von der Zusammensetzung des Craniums aus einzelnen Segmenten (Wirbeln), welche sich einem unwillkürlich entgegendrängt.

Durch alle neueren Methoden der Forschung, durch strenge Vergleichung, wie durch das Zurückgehen auf die frühesten Bildungszustände Widerlegtes und als unhaltbar Befundenes von Neuem einzuführen, kann mir nicht in den Sinn kommen, und wenn ich vorhin von der Wirbelhypothese sprach als von etwas bei denkender Betrachtung des Kopfskeletes kaum Vermeidlichem, so wollte ich damit nicht jene Form derselben verstanden wissen, in der sie Göthe vorgeschwebt und von Oken aufgerichtet, von vielen Anderen vertheidigt ward, sondern vielmehr den Kern und das Wesen jener Hypothese, welches im Schädel nichts Fremdes, Neugebildetes, nichts von der Wirbelsäule gleichsam nur Heraus-

gewachsenes und ihr doch nicht Angehöriges erkennen will. Wie das von mir gewählte Untersuchungsobject ausserordentlich von jenem anderen der alten Form der Wirbelhypothese als Unterlage dienenden entfernt ist, so liegen auch die Ergebnisse der Prüfung weit von jenen früheren ab.

Treten wir der Sache näher, so lässt sich die Lösung der Aufgabe von zwei verschiedenen Seiten her in Angriff nehmen. Durch eine Reihe vergleichender Operationen an den Skelettheilen selbst ist für diese ein Verständniss des Zusammenhanges des Kopfskeletes mit anderen Skelettheilen zu gewinnen, aber ebenso ist auch auf die mit dem Kopfskelete verbundenen Weichtheile einzugehen, von denen die Nerven als die am mindesten wandelbaren Organe erscheinen, und zugleich als die wichtigsten, da sie durch ihre Beziehungen zur Muskulatur diese gleichsam mit einschliessen.

Ich theile daher meine Aufgabe in folgende Abschnitte:

I. Vergleichung der Skelettheile des Kopfes,
II. Vergleichung der Kopfnerven mit Beziehung auf das Kopfskelet,
III. Allgemeine Ergebnisse und Reflexionen.

Erster Abschnitt.

Vergleichung der Skelettheile des Kopfes.

Am Kopfskelete der Selachier finden wir zwei von einander getrennte Abschnitte, das Cranium und das Visceralskelet, deren Beziehungen zu einander vor allem festgestellt werden müssen, bevor auf eine Vergleichung mit anderen Skelettheilen eingegangen werden kann.

A. Das Visceralskelet bildet ein System von knorpeligen Bogen, die ventral unter einander vereinigt sind und verschiedenartige Differenzirungen in Anpassung an mannichfaltige Verrichtungen erkennen liessen. Drei vordere Bogen schlossen sich der Begränzung der Mundöffnung an, an der einer, der dritte, jederseits in zwei Abschnitte gegliedert, das Uebergewicht gewann und am freien Rande einen Besatz von Knochenschüppchen in Zahnreihen umbildend, den Kieferbogen vorstellt.

Die Ausbildung dieses Bogens lässt die Rückbildung der beiden vor ihm liegenden Bogen erklären, die sich in den Mundwinkelfalten als Rudimente erhalten und als Lippenknorpel bezeichnet werden. Die hinter dem Kieferbogen folgenden bestehen mehr gleichmässig als Kiemenbogen fort, doch zeigt sich der erste von ihnen, der Zungenbeinbogen, durch nur theilweise Beziehungen zu

Kiemen in Modificationen begriffen, sowie auch der hinterste Kiemenbogen mancherlei Rückbildungen erfahren hat. Da nun nachweislich der Kieferbogen ursprünglich ein Kiemenbogen war und die hinter ihm liegenden mehr oder minder in dieser Beziehung verbleiben, so kann man den bei weitem grössten Theil des Visceralskeletes auf Kiemenbogen zurückführen, nämlich alle Bogen mit Ausnahme der beiden bedeutender rückgebildeten ersten, oder Lippenknorpel. Der Nachweis von Differenzirungen jener Bogen innerhalb der Abtheilung der Selachier leitete zur Voraussetzung einer ursprünglichen Gleichartigkeit, so dass in dem Zustande, der alle Visceralbogen (etwa mit Ausschluss der Lippenbogen) als Kiemenbogen traf, alle jene, Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen auszeichnende Eigenthümlichkeiten noch nicht ausgebildet waren. Diese durch die Vergleichung erschliessbare, auf Indifferenz beruhende primitive Gleichartigkeit der Bogen des Visceralskeletes begründet deren völlige Homodynamie.

Wenn wir so im Visceralskelet einen aus homodynamen ventralen Bogen zusammengesetzten Apparat sehen, so entsteht die Frage, ob derselbe für sich bestehe, oder auch einen ihm zugehörigen Axentheil mit einem entsprechenden dorsalen Abschnitte besitze. In dieser Beziehung kann sowohl das Cranium, als auch die Wirbelsäule in Betracht genommen werden, und es erhebt sich die Alternative, ob das Visceralskelet der Selachier einem von beiden Theilen für sich oder beiden zusammen angehöre. Letztere Frage rechtfertigt sich dadurch, dass nur ein Theil der Bogen am Cranium lagert, indess ein anderer, alle Kiemenbogen umfassender Theil weiter nach hinten, nämlich unter dem vorderen Abschnitt der Wirbelsäule liegt. Man kann somit bei der wenigstens noch bei den Notidaniden bestehenden Verbindung des Kieferbogens mit dem Schädel und bei der bei allen Selachiern eben daran vorhandenen Articulation des Zungenbeinbogens diese beiden dem Cranium zugehörig, dagegen die Kiemenbogen dem vorderen Abschnitte der Wirbelsäule zufallend ansehen. Diese Auffassungsweise findet jedoch in anderen Thatsachen eine sehr entschiedene Entgegnung. Erstlich zeigt die Vergleichung mit Ganoïden und Teleostiern, dass bei denselben die sämmtlichen Kiemenbogen nur mit dem Schädel verbunden sind, dass also bei einer Abtheilung der Fische ein anderes Verhältniss als bei den Selachiern besteht. Zweitens zeigt eine Vergleichung embryonaler Zustände der Selachier mit den ausgebildeten, dass anfänglich mehr Kiemenspalten auf die craniale Strecke fallen als später, denn ausser dem Spritzlochcanal und der ersten Kiemenspalte liegt auch noch die zweite in gleicher Höhe mit dem Cranium und die dritte findet sich ziemlich an der Gränze, während diese beiden beim erwachsenen Thiere jenseits des Craniums am vertebralen Abschnitte des Axen-

skeletes sich vorfinden. An den Figg. 3 und 4 auf Taf. XXI erkennt man diese bei Embryonen von Acanthias bestehende, im Vergleiche mit dem erwachsenen Zustand geringere Ausdehnung der Kiemenhöhle nach hinten zu aus der Beziehung zu dem Nachhirn (*N*), dessen grössere Länge auf eine entsprechende Ausdehnung des Craniums schliessen lässt. Endlich ist als dritter Grund die Beziehung sämmtlicher Kiemenbogen zu Kopfnerven anzuführen, und dieses Verhältniss halte ich bei der beregten Frage für Ausschlag gebend. Man kann zwar einwenden, dass der Ramus lateralis des Vagus an Theilen sich verbreitet, die unmöglich dem Kopfe angehört haben können, dass auch der Ramus intestinalis zu weiter abliegenden Organen gehe. Mit diesem Einwande kann jedoch nur die grössere über die Kopfregion sich hinaus erstreckende Ausdehnung einzelner Zweige des Vagus bewiesen werden, nicht aber, dass die Rami branchiales des Vagus, deren jeder einzelne sich dem Glossopharyngeus oder dem Facialis homodynam verhält, ihre Endgebiete gleichfalls nicht an ursprünglich zum Kopfe gehörigen Theilen finden. Wenn der Zungenbeinbogen und der erste Kiemenbogen, vom Facialis und Glossopharyngeus versorgt, dem Cranium angehören müssen, selbst wenn sie, wie der erste Kiemenbogen, keine unmittelbare, bestimmte Verbindung mit ihm eingehen, so werden auch die übrigen vom Vagus versorgten Bogen eben dahin zu rechnen sein, auch wenn sie dem Cranium entfernter liegen. Wie die vom Cranium abgerückten Kiemenbogen doch ihre Nerven vom Cranium her empfangen, so treten die den vordersten Abschnitt der Wirbelsäule durchsetzenden vom Rückenmark stammenden Nerven mit ihren ventralen Ramis zu solchen Theilen, die hinter dem Kiemenapparate lagern, und keiner davon begibt sich auch nur mit einem Zweige zum Kiemenapparate selbst. Somit gibt sich auch an diesem Abschnitte eine Verschiebung kund, welche mit der von Seite der Kiemenbogen angetretenen Lageveränderung aufs Genaueste correspondirt.

Lässt sich endlich noch ein die Entfernung der Kiemenbogen vom Cranium erklärender Grund finden, so wird die Zugehörigkeit jener Bogen zum Cranium keinerlei Bedenken mehr haben. Ein solcher Grund ergibt sich zunächst in der Ausbildung der Kiementaschen, sowie in der mächtigeren Entfaltung des Kieferbogens. Durch die dem letzteren zukommende neue Function wird erstlich ein bedeutender Umfang der beiden ihn jederseits zusammensetzenden Stücke erzeugt, und gleichzeitig eine andere Stellung der beiderseitigen Bogenhälften, die sich, wie am meisten bei den Notidaniden ersichtlich, nicht bloss nach hinten zu ausdehnen, die seitliche Bogenwölbung in eine hintere Convexität übergehen lassend, sondern auch dem Zungenbeinbogen eine dem

entsprechende Richtung geben, und dadurch alle weiter nach hinten folgenden Kiemenbogen beeinträchtigen.

Was die Kiementaschen betrifft, so liegt in der Ausdehnung der Kiemenlamellen auf die Wand der Taschen ein Moment für die Vergrösserung des Umfanges des gesammten Kiemenapparates, und da jene Ausdehnung der Kiemenblätter von der Fortsetzung des je auf einen Bogen treffenden Kiemenseptums auf die Körperoberfläche begleitet wird, wo jedes Septum für die nächst hintere Kiementasche eine Art von Operculum bildet, so ergibt sich daraus eine neue auf das Volum wirkende Complication, die eine Lageveränderung des Kiemenapparates hervorrufen muss. Die Vergleichung dieser Verhältnisse mit Ganoïden und Teleostiern kann sehr zum Verständniss des Werthes dienen, den der Umfang des Kiemenapparates auf die Lagerung der Kiemenbogen hat. Andererseits gibt sich wieder zu erkennen, wie die bei Teleostiern bestehende Raumersparniss eine andere Beziehung wenigstens der Mehrzahl der Kiemenbogen, nämlich die Anlagerung an das Cranium gestatten muss. Diese Raumersparniss drückt sich in der Lage der Kiemenblätter zum Kiemenbogen aus. Das interbranchiale Septum mit allen seinen Contentis an Muskeln, stützenden Knorpeln (Radien der Kiemenbogen) und Blutgefässen ist im Vergleich zu den Selachiern rückgebildet, die Kiemenblättchen sitzen direct der Aussenfläche der Bogen an, so dass der dadurch eingenommene Raum in seiner Längsausdehnung von vorn nach hinten auf die Breite der Kiemenbogen reducirt wird. Damit fällt der Umstand zusammen, dass der bei den Selachiern für jede einzelne Kiemenspalte aus dem vorhergehenden Interbranchialseptum gebildete Deckel bei den meisten Ganoïden und den Teleostiern von einem einzigen Kiemenbogen, dem Zungenbeinbogen und seinen umgewandelten Radien geliefert wird. Der Opercular-Apparat mit der Membrana branchiostega ersetzt die Summe der Kiemendeckel der Selachier.

So ist also in dem Verhalten der Kiemen ein Causalmoment für die Lagerungsbeziehung der Kiemenbogen zum Cranium zu erkennen, wodurch verständlich wird, dass der voluminösere Apparat seine Lage unter dem Cranium aufgibt, indess der compendiösere sie behält. Wenn nun bei den Selachiern durch das grössere Volum der Kiemen eine Entfernung der Kiemenbogen aus ihrer ursprünglichen Verbindung hervorgerufen wird, so kann die Veränderung in einer Entfernung nach vorn oder nach hinten oder nach beiden Richtungen stattfinden. Sie hat jedoch offenbar nur nach hinten stattgefunden, was wiederum aus dem Verhalten anderer Theile erklärt werden kann. Eine Verschiebung nach vorn wird ausgeschlossen durch die bestehen bleibende Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Cranium, sowie durch die Umwandlung des Kieferbogens, dessen Volumsentfaltung schon vorhin mit jener Lageveränderung in

Zusammenhang gebracht wurde, und dessen bei den Notidaniden noch bestehende Articulation mit dem Cranium schon in der Art, wie sie sich an der hinteren Fläche des Postorbitalfortsatzes ausbildete, keine Vorwärtslagerung der Kiemenbogen gestatten konnte.

Da also die Kiemenbogen wie die anderen Bogen des Visceralskeletes ihre Nerven aus dem Cranium empfangen, da bei Embryonen mehr Bogen mit dem Cranium correspondiren als bei Erwachsenen, da bei anderen Abtheilungen der Fische die Kiemenbogen an das Cranium angelagert sind und diese Anlagerung einerseits, sowie andererseits die bei den Selachiern eingetretene Entfernung aus dem sonstigen Verhalten der Bogen des Visceralskeletes, namentlich aus den Beziehungen zu den Kiemen erklärt werden kann: so wird das gesammte Visceralskelet ein zum Cranium gehöriger Apparat sein, der sich erst secundär zum Theil unter die Wirbelsäule lagert.

B. Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, dass das Visceralskelet als ein mit dem Cranium ursprünglich zusammenhängendes Bogensystem anzusehen ist, welches bei der früher schon nachgewiesenen Gleichwerthigkeit der Bogen (vgl. oben S. 230) ebenso viel Metameren oder Abschnitte aufweist, als Bogen bestehen. Es ist nun fraglich, in welcher Art die Verbindung dieser Bogen mit dem Cranium bestanden hat. Durch die Thatsachen wird nur eine bewegliche Verbindung beurkundet, denn sowohl Zungenbeinbogen als Kieferbogen besitzen diese letztere noch dazu an einer veränderten Localität. Ungewiss ist, ob in dieser beweglichen Verbindung, die ebenso für die gänzlich abgelösten und nach hinten gelagerten Kiemenbogen Geltung haben muss, ein primärer oder ein secundärer Zustand zu sehen ist, ob sie eine ursprüngliche oder eine erworbene ist. Diese Fragen können durch das Object selbst nicht entschieden werden, sondern nur durch die Vergleichung, welche sich zunächst an andere ventrale Bogenbildungen zu wenden haben wird. Solche bestehen am hinteren Theile des Axenskeletes in den Rippen. Diese besitzen zwar bei den Selachiern niemals eine bedeutende, zu ventralem Abschluss führende Ausbildung, aber dieser Zustand wird als ein bereits veränderter gelten dürfen, da er am caudalen Abschnitte nicht besteht *). Die homodynamen Theile der Rippen sind hier in vollständigem ventralem Abschlusse und verweisen durch die durchgreifende Ausführung dieses Verhaltens mindestens auf die ursprünglich gleiche ventrale Ausdehnung dieser Gebilde am Rumpftheile des Leibes. Wir werden es also an letzterem Abschnitte mit rückgebildeten Rippen zu thun haben und werden auch

*) Vergl. Jenaische Zeitschrift, Bd. III, S. 406, wo ich den Nachweis für die Homodynamie der unteren Bogen und Rippen geliefert habe.

die Rippen der Selachier als ventralwärts ausgedehnte Skeletspangen voraussetzen dürfen, wie sie es bei vielen Fischen wirklich sind.

Vermag man in den Rippen untere Bogenbildungen zu erkennen, welche sich mit den im Visceralskelet vorliegenden unteren Bogenbildungen ähnlich verhalten, so könnte man zur Aufstellung einer Homodynamie beider Gebilde schreiten, wenn nachzuweisen wäre, dass auch im übrigen Verhalten gleiche Beziehungen vorlägen. Darunter verstehe ich das Verhältniss zur Leibeswand, welches für Rippen und Visceralbogen kein ganz gleiches ist. Während die Wandung der primitiven Schlundhöhle dem Visceralskelete unmittelbar anlagert und von den branchialen Spalten (Kiemenspalten) durchbrochen ist, erscheinen Rippen an einem undurchbrochenen Abschnitte der Leibeswand, welche nicht die in den Darmcanal fortgesetzte Schlundhöhle umlagert, sondern die den Darmcanal frei umgebende Leibeshöhle, und darin liegt also eine sehr bemerkenswerthe Verschiedenheit für beiderlei Gebilde. Sie würden sicher vollständig homodynam sein, wenn die Rippen einmal Visceralskeletbogen oder die letzteren einmal Rippen wären, d. h. wenn anzunehmen wäre, dass an der Rumpfwand die gleichen Verhältnisse wie an der Schlundwand bestanden hätten oder umgekehrt. Für eine solche Annahme besteht keine Thatsache, die sie zur Hypothese erheben könnte, daher darf ihr kein Recht eingeräumt werden. Demzufolge vermag ich keine vollständige Homodynamie zwischen den ventralen Bogen des hinter dem Kopfskelete liegenden übrigen Körpers anzuerkennen, und sehe in beiden nur Bildungen, die an beiden Abschnitten selbständig, aber durch eine gleiche Erscheinung, nämlich die dem Wirbelthiertypus eigene Art der Metamerenformation, hervorgegangen sind. Ist nun zwar keine vollständige Homodynamie unzweifelhaft nachweisbar, so ist doch im Allgemeinen eine Homologie nicht zu verkennen, und man wird bei jener Beschränkung das für die Rippen bestehende Verhalten auch für die Visceralbogen wenigstens als wahrscheinlich annehmen dürfen. Wie der Zungenbeinbogen es noch erkennen lässt, werden auch die übrigen Visceralbogen mit dem Cranium in Verbindung gestanden haben. Wie aber an den Rippen die Sonderung von der Wirbelsäule als ein secundärer Vorgang anzusehen ist, der in Folge von Anpassung an den Volumswechsel der Leibeshöhle sich einleitet, so wird Aehnliches auch bei den Visceralbogen vorausgesetzt werden müssen. Die Gliederung der letzteren in mehrfache Abschnitte entspricht der Anpassung an bestimmte Actionen der Bogen und ist bekanntlich auch an Rippenbildungen keine fremde Erscheinung.

Dass die Annahme einer nur einen Theil dieser Bogenzahl treffenden Cranialverbindung unzulässig ist, wird aus der oben dargelegten Homodynamie

der Bogen klar, und damit beseitigt sich auch die von Owen *) vertretene Auffassung, die nur Kiefer- und Zungenbeinbogen, nicht aber die Kiemenbogen mit dem Schädel in Verbindung bringt und durch den unmittelbar daran gereihten Schultergürtel einen sehr bedeutenden Theil des Visceralskeletes von einem ihm sicher zukommenden Platze verdrängt.

C. In der Bogenreihe des Visceralskeletes äussert sich eine Metamerenbildung, die in allem Wesentlichen mit der am Rumpftheile des Leibes bestehenden Segmentirung übereinstimmt. Die Bogen treten nicht als von einander differente, sondern ursprünglich gleichartige Gebilde auf, die, in vielen Fällen Schritt für Schritt, die Differenzirung als eine Anpassung an die verschiedenen von ihnen übernommenen Functionen erkennen lassen.

Diese Anzahl gleichartiger dem Cranium angefügter Bogen lässt dem Metamerencharakter entsprechend jedem Bogen auch vom Cranium einen bestimmten Abschnitt zutheilen. Aus der Erkenntniss der Metamerenbedeutung der Visceralbogen entspringt die Nothwendigkeit der Forschung nach oberen dorsalen Bogen, denn die Visceralbogen sind nur untere, ventrale. Da am ganzen Rumpftheile den unteren Bogen stets obere Bogen (seien es nun einzelne oder Paare) entsprechen und darin eine regelmässig durchgeführte Gliederung erkennen lassen, so steht zu erwarten, dass auch am Kopfe dasselbe Gesetz der Gliederung waltet, und dass nicht einseitig ventral eine ursprüngliche Gliederung auftrat, die den dorsalen Abschnitt nicht in Mitleidenschaft gezogen hätte. Am hinteren Ende des Skeletes macht sich zwar bei Fischen scheinbar eine solche einseitige, ventrale Bogenbildung geltend, die zur heterocerken Skeletform **) des Endes der Wirbelsäule führt, allein es ist nachweisbar, wie hier die mächtige terminale Entfaltung der unteren Bogen von einer Rückbildung der oberen Bogen begleitet ist, daher es keinem Zweifel unterliegt, dass der Mangel discreter oberer Bogen kein ursprünglicher, sondern ein allmählich erworbener ist. Es wird also darauf ankommen, am Cranium selbst nach Spuren zu suchen, welche auf das Bestehen einer auch da vorkommenden, der Gliederung des Visceralskeletes entsprechenden Metamerenbildung schliessen lassen und eben dadurch auch das Verhältniss des Craniums zur Wirbelsäule erläutern.

D. Das Cranium ist in seinen Formverhältnissen als das Product der Anpassung an eine Anzahl mit ihm verbundener Einrichtungen erkannt worden. Von diesen wirkt am mächtigsten umgestaltend das Labyrinth, von dem oben

*) On the Archetype of the vertebrate Skeleton, London 1848.

**) Die Bezeichnung Heterocerkie beziehe ich dabei nur auf das Skelet, in der Weise sie auffassend, wie ich mich in meinen »Grundzügen, 2. Aufl.« geäussert habe.

gezeigt wurde, wie es nicht nur zur Sonderung grösserer Abschnitte am Cranium beiträgt und eine bedeutend voluminöse Region am Cranium bestimmt, sondern wie es an dieser Region seine einzelnen Theile zum Ausdruck kommen lässt und damit wieder für das Detail der Labyrinth-Region gestaltgebend einwirkt (S. 51). In ähnlicher Weise konnte die Beziehung des Craniums zum Bulbus oculi (S. 79) und endlich am vordersten Theile zu den Nasengruben als von daher Gestalt empfangend beurtheilt werden.

Dazu kommt eine neue Reihe von umgestaltenden Einflüssen aus der Verbindung mit Theilen des Visceralskeletes, vorzüglich des Kiefer- und Zungenbeinbogens, deren craniale Articulationen mannichfache Modificationen der äusseren Form hervorrufen (S. 40, 56).

Es ist gezeigt worden, dass diese eine bestimmte Gestalt des Craniums bedingenden Factoren bei gewissen Abtheilungen der Selachier, und zwar bei den Haien in der Familie der Notidaniden am deutlichsten hervortraten, und daran reihten sich Scymnus und die Dornhaie, während die anderen zur Untersuchung gekommenen Abtheilungen sowie alle Rochen sich weiter entfernten. Sie gaben nur noch hie und da jene Anpassungen zu erkennen, welche zum grossen Theil durch neue, wiederum von anderen nachweisbaren Einflüssen erworbene Beziehungen verwischt waren. Diese Anpassungen, welcherlei Art sie auch waren, will ich als secundäre den älteren oder primären gegenüber stellen. Letztere müssen als die bei weitem wichtigeren gelten, da sie, durch Vererbung typisch geworden, von allgemeiner Bedeutung sind und für die Ausprägung der secundären Umwandlungen das Substrat abliefern. Wenn also die Aeusserungen jener primären Anpassungen nicht überall gleichmässig deutlich sind, sondern sich vielfach modificirt und umgestaltet zeigen, so wird dadurch ihr Werth nicht verringert, er muss vielmehr um so höher angeschlagen werden, als sie noch unter veränderten Verhältnissen in Rudimenten erkennbar fortbestehen.

Zu diesem hohen Werthe jener Anpassungen als umgestaltender Factoren muss ihr Product am Cranium für die Beurtheilung von dessen Differenzirung an bevorzugter Stelle in Rechnung gebracht werden. Wenn man die Ueberzeugung gewonnen hat, dass die Labyrinth-Region in Anpassung an das in sie von aussen her eingetretene Gehörorgan sich entfaltete, und dadurch im Gegensatz zu der Occipital-Region sich nicht nur im Allgemeinen voluminöser, sondern auch in ganz bestimmter Form differenzirte, so ist es eine nothwendige Consequenz dieser Auffassung, dass der fragliche Abschnitt des Craniums vor der Einlagerung und Umschliessung des Labyrinthes von dem hinter ihm angeschlossenen occipitalen Abschnitt nicht different, sondern mit ihm gleichartig gewesen sein musste. Diese

Gleichartigkeit muss um so bedeutender gewesen sein, je weniger die von Seite anderer Einwirkungen gesetzten Aenderungen zur Geltung kamen, so dass sie vor Differenzirung des Kiefer- und Zungenbeinbogens zu den bei den Haien ihnen zukommenden Form- und Volumszuständen bestanden haben muss. Wir brauchen also auch hier nur das, was wir oben als durch die Differenzirung der Gelenkverbindungen und damit in Zusammenhang stehender Fortsätze u. s. w. entstanden beurtheilen mussten, in Abrechnung zu bringen, um an einem Abschnitte des Craniums einem einfacheren, im Vergleiche mit dem occipitalen Abschnitte von diesem als nicht verschieden sich ergebenden Befunde zu begegnen.

Da aber ganz unzweifelhaft weder Labyrinth, noch Kiefer- und Zungenbeinbogen in ihrer differenzirten Form von jeher den Wirbelthieren zukamen, nachdem die Ontogenie auch diese Theile als allmählich sich ausbildende aufweist und zuvor das Stadium zeigt, in welchem sie noch nicht different waren, so ist es wieder nur ein vollkommen berechtigter Schluss, dass auch dem durch jene Theile beherrschten Abschnitte des Craniums ursprünglich eine einfachere, gleichartigere Gestalt zukommen musste.

Für die Orbital-Region gilt dasselbe, was eben für die Labyrinth-Region ausgeführt ward. Sie zeigt im gleichen Maasse ihre Anpassungen an den Bulbus des Auges und seine Hilfsorgane, sowohl in der allgemeinen Configuration, wie in der speciellen Gestaltung einzelner Theile. Vor allem ist es das Orbitaldach, welches sich als Schutzapparat über den Bulbus legt und vorn zum Praeorbitalfortsatz ausbildet, der auch, wie bei Squatina und Zygaena, selbständiger die Orbita bedecken kann. Wo es verschwindet, wie bei den meisten Rochen, sind in anderen Einrichtungen deutliche Compensationen erkennbar. Wenn die Ausbildung des Auges, besonders durch die Volumsentwickelung des Bulbus, die Differenzirung der Orbitalregion bedingt, so muss letztere vor dem Auftreten jenes Zustandes wiederum mit dem dahinter liegenden Theile des Craniums gleichartiger gewesen sein, und diess um so mehr, als auch dem Labyrinthabschnitte durch die von ihm gelieferte hintere Abgränzung der Orbita ein bedeutender Einfluss auf die Sonderung der letzteren zugestanden werden muss. Da aber mindestens die voluminöse Entwickelung des Bulbus, wie sie sich bei den Selachiern findet, zuverlässig keine primitive Erscheinung ist, so muss für den vorhergehenden Zustand des Craniums, in welchem nach dem oben Ausgeführten ebenso noch keine Labyrinthbildung stattfand, auch die Sonderung der Orbital-Region in Abzug kommen.

Der ethmoïdale Schädelabschnitt endlich erscheint uns in gleichem Verhältnisse wie die bereits besprochenen Theile des Craniums. Da wir für die Entwickelung des Riechorganes ein Stadium kennen, in welchem dasselbe durch

eine seichte Einsenkung des Integumentes vorgestellt wird, also noch nicht von einer knorpeligen Nasenkapsel umschlossen werden kann, so wird der jenem Stadium entsprechende Zustand des Craniums ohne Verbindung mit dem Riechorgane gewesen sein. Der Ethmoïdalabschnitt des Craniums findet sich aber stets in genauer Anpassung an das Verhalten der Riechgruben und zeigt, am eclatantesten z. B. bei Zygaena, wie er durch Verbreiterung der Riechgrube nicht bloss für sich bedeutende Formveränderungen eingeht, sondern eben dadurch auch umgestaltend auf die Orbitalgegend des Craniums einwirkt (S. 89). Versetzen wir somit die Riechgrube auf das früheste Stadium, das sie bei allen cranioten Wirbelthieren durchläuft, so wird der ethmoïdale Theil des Craniums auf einer gleichfalls niederen Stufe stehen und aller der Eigenthümlichkeiten entbehren, die er durch sein Verhältniss zur Riechgrube erlangt hat.

Zur Darlegung des Einflusses, den die Ausbildung der höheren Sinneswerkzeuge, sowie die Verbindung des Schädels mit Bogen des Visceralskeletes auf die Gestaltung des Craniums äussern, ist noch die Beziehung des Craniums zu seinem Inhalte als mindestens gleich bedeutender Factor in Erwägung zu ziehen. Dabei gibt sich nach der schon oben (S. 112) gewürdigten Congruenz des Binnenraums mit den Formverhältnissen und dem Umfange des Gehirns und seiner Theile leicht zu verstehen, dass eine geringere Differenzirung des Gehirns auch den Schädelraum minder umfänglich ausprägt, was auch am Gesammtvolum des Craniums nicht ohne mindernde Einwirkung bleiben kann.

Ich betrachte demzufolge die Gestalt des Craniums als das Product von aussen wie von innen her wirkender Einflüsse, denen das ursprünglich einfache und gleichartige Cranium sich angepasst hat. Die Verschiedenartigkeit dieser Einwirkung, die anders in der Labyrinth-Region war als in der Orbital- oder Ethmoïdal-Region, und ebenso wieder am Zungenbeinbogen anders als am Kieferbogen — entsprechend der Differenzirung dieser Theile — bedingte nothwendig auch eine Verschiedenheit der durch die Anpassung betroffenen Strecken und wirkte somit sondernd, differenzirend auf das gesammte Cranium, welches dadurch in einzelne einander ungleichwerthige Abschnitte unterscheidbar ward.

E. Durch die in vorstehendem Abschnitte vorgeführten, den Einfluss der Anpassung betreffenden Reflexionen bin ich zur Rückführung des Craniums auf einen einfachen Zustand gelangt, der aber nicht erst gesucht zu werden braucht, da er bereits an einem Abschnitte des Craniums besteht. Er findet sich an dem occipitalen Abschnitte, wie dieser allerdings bei nur wenigen Selachiern (z. B. den Notidaniden) sich darstellt (S. 30). Indem dieser mindest veränderte Theil des Craniums nicht bloss in directem Anschlusse, sondern auch in einem die formale Uebereinstimmung zu höherem Werthe bringenden unmit-

telbaren Zusammenhange (S. 30) mit der Wirbelsäule steht, erhebt sich die Frage nach ferneren Aehnlichkeiten. Solche sind aus dem Verhältniss der Chorda dorsalis dargelegt worden. Dieselbe erstreckt sich nicht nur in den Knorpel des Craniums hinein, sondern bietet dort dieselbe Differenzirung einer bei manchen Selachiern persistirenden, bei anderen mehr oder minder vollständig zu Grunde gehenden Scheide.

Von grösserer Wichtigkeit als die Ausdehnung der Chorda ins Cranium ist das Verhalten der Schädelanlage zur Chorda. Wie an der Wirbelsäule sondert sich von dem in Differenzirung begriffenen, die Chorda seitlich umlagernden Knorpel eine Schicht ab, die zur skeletogenen Chordascheide sich entwickelt (S. 134). Derselbe Process, der an den Bogenanlagen der Wirbelsäule stattfindet, greift somit auch am Knorpel des embryonalen Craniums Platz und lässt darin Wirbelsäule und Schädel übereinstimmen.

Bringt man diese Thatsache mit den die Anpassungsverhältnisse betreffenden Folgerungen in Verbindung, so wird für die Uebereinstimmung des Craniums mit der Wirbelsäule eine neue Instanz gewonnen. Diese Uebereinstimmung wird nur durch zwei, aber ausserordentlich wichtige Thatsachen modificirt und beschränkt. Die erste ist die anscheinend fehlende Gliederung des Craniums, die zweite beruht in der Beschränkung der cranialen Chorda auf einen Abschnitt des Craniums, indem nur die Basis bis zur Sattellehne durchzogen wird. Das letztere Verhalten soll später in seiner Bedeutung besprochen werden.

F. Bei der Frage nach einer auf Wirbel beziehbaren Segmentirung oder Gliederung des Craniums wird man sich zunächst die Art der Gliederung vorzulegen haben, in welcher die Erscheinung an der Wirbelsäule auftritt. Hier werden nicht sowohl die hoch differenzirten, sondern vielmehr niedere Formen in Betracht kommen dürfen.

Bei solchen findet sich nun die Chorda allgemein ohne Beziehung zur Metamerenbildung. Sie durchsetzt bei Cyclostomen, den Dipnoï und Chimären und ganz ähnlich auch bei manchen Selachiern die Axe des Rückgrates. Bei den Embryonen aller höheren Wirbelthiere trifft sich ein diesem Verhalten entsprechender Zustand, wenn auch nur in vergänglicher Form. Die Wirbel darstellende Gliederung betrifft dann nur die perichordalen Theile, welche in der einfachsten Form obere und untere Bogenstücke vorstellen.

Nicht immer jedoch sind diese Bogen und die ihnen zugehörigen Theile discret. Es sind nicht wenige Fälle bekannt, bei denen ganze Strecken der Wirbelsäule (Complexe von Wirbeln) aus continuirlichem Knorpel bestehen und ausser wenigen Eigenthümlichkeiten der Oberflächensculptur nur aus dem Ver-

halten der die Wand des Rückgratcanals durchsetzenden Spinalnerven zu erkennen geben, dass sie nicht etwa ein einziger ausserordentlich verlängerter Wirbel sind, sondern Summen von Wirbeln vorstellen. Solche Verhältnisse bietet der vorderste Abschnitt der Wirbelsäule der Chimären. Wir finden sie in noch grösserer Ausdehnung bei den Rochen. Endlich treffen sie sich bei den Stören, aber mit der bemerkenswerthen Eigenthümlichkeit, dass der betreffende Wirbelcomplex mit dem Cranium continuirlich zusammenhängt, eine Art Fortsetzung dieses Zustandes auf das Cranium darbietend.

Obgleich noch keineswegs feststeht, ob diese Abschnitte der Wirbelsäule ontogenetisch aus discreten Wirbeln entstehen, oder ob sie sofort continuirlich angelegt werden, so sieht man sie doch nicht als etwas der Wirbelsäule Fremdes an und hält sie gewiss mit Recht für Wirbelcomplexe. Das für diese Auffassung Maassgebende kann nicht eine hier gar nicht vorhandene Sonderung in beweglich verbundene Abschnitte sein, sondern nur der Umstand, dass die formale Beschaffenheit im Wesentlichen mit der Wirbelsäule übereinstimmt, dass diese Abschnitte ähnliche Fortsätze tragen wie die discreten Wirbel und gleich diesen auch Spinalnerven austreten lassen.

Die Bedeutung, welche ich dem Vorkommen solcher Wirbelcomplexe für die Beurtheilung des Craniums zuschreibe, verlangt von mir mehr als ihre blosse Erwähnung. Alle drei aufgeführten Gebilde stimmen darin überein, dass bei ihnen die einzelnen »verschmolzenen Wirbel« Eigenthümlichkeiten ausgebildet haben, die ihnen sonst an anderen Abschnitten der Wirbelsäule nicht zukommen, und solche Eigenschaften verloren, welche sie sonst besassen. Einige sehr bemerkenswerthe Verhältnisse hebe ich hervor.

Bei den Stören erstreckt sich das Parasphenoïd auf die dem Cranium verschmolzenen Wirbel und die Austrittsstellen der betreffenden Spinalnerven sind für jeden Wirbelabschnitt vermehrt (ich finde jederseits deren drei über einander gelagert), wobei ich unentschieden lassen muss, in welchem Verhältnisse hiezu die Wurzeln der Spinalnerven stehen. Die Chimären besitzen die vordersten 10—12 Wirbel zu einem Complex verbunden, der durch die mächtige Entfaltung eines aus den verschmolzenen Dornfortsätzen gebildeten Gerüstes für die Einlenkung des Stachelstrahles der Dorsalflosse als eine Anpassung an jenen Strahl erscheint. Die Chorda ist in diesem ganzen Abschnitte auffallend dünner als in dem dahinter gelegenen und ist zugleich auch seitlich vom Bogenknorpel umwachsen. Am bedeutendsten sind die Veränderungen bei den Rochen*), wo der

*) Die Zahl der auch mit den Körpern meist spurlos verschmolzenen Wirbel beträgt bei Rhynchobatus 17, der vorderste ist von bedeutender Länge. Bei einer Raja zähle ich 35, bei

Gegensatz zur übrigen Wirbelsäule durch die an letzterer vorhandene Ausbildung der an dem grössten Theile des verschmolzenen Abschnittes nicht einmal angedeuteten Wirbelkörper am prägnantesten hervortritt. Das fragliche Stück der Wirbelsäule bietet hinten äusserlich schon völlige Verschmelzung, während innerlich noch eine Reihe von Wirbelkörpern unterscheidbar ist, die nach vorn zu mit Abnahme des Volums der intervertebralen Chorda kleiner werden. Darauf folgt der grössere Theil des Complexes, an welchem gar keine Wirbelkörper unterscheidbar sind, nachdem schon am hinteren Theile die Bogen zusammenflossen. Rhynchobatus besitzt den vorderen Theil des Complexes von der Chorda gleichmässig durchzogen, sie ist als ein weisser Faden dem blossen Auge leicht unterscheidbar. Raja dagegen und Torpedo lassen hier auch diesen Chordarest nicht wahrnehmen, und der ganze den Wirbelkörpern entsprechende Basaltheil des fraglichen Rückgratabschnittes erscheint, abgesehen von der corticalen Verkalkung, gleichmässig knorpelig. Ausser durch die Verschmelzung der Bogen und der Körper ist also auch durch das Verhalten der Chorda dorsalis jede Spur einer Gliederung, soweit sie nicht durch die austretenden Nerven erkannt werden kann, getilgt, und diess Verhalten ist um so bedeutungsvoller, als es an einer verhältnissmässig sehr spät erworbenen, weil erst innerhalb der Abtheilung der Selachier aufgetretenen Einrichtung sich kundgibt. Wir sehen also, wie an ganzen Abschnitten der Wirbelsäule die Spuren der Wirbel sich verwischen.

Durch solche Bildungen wird das Kriterium des Wirbels nicht sowohl in einer vollständigen Sonderung und der daraus hervorgehenden beweglichen Verbindung mit vorhergehenden und nachfolgenden homodynamen Theilen zu suchen sein, sondern in der Beziehung zu einem ihm entsprechenden Körperabschnitte (Metamer), den die Bogen des Wirbels stützen und für den der Wirbel einen Spinalnerven austreten lässt.

Ich löse damit den Schwerpunkt des Wirbelbegriffs von dem discreten Verhalten der Bogen ab, wie man ihn bei persistirender Chorda schon längst von der Sonderung knorpeliger Wirbelkörper unabhängig stellte, und lege ihn auf die Beziehungen, die ein fraglicher Abschnitt des Rückgrates zu anderen Theilen besitzt, die sich als ihm und damit auch einem und demselben Metamer zugehörig kundgeben. Eine Berechtigung zu diesem Verfahren bietet

Torpedo 15. Bei anderen Rochen scheint die Concrescenz eine minder vollständige zu sein, und auch am vorderen Abschnitte des fraglichen Stückes kommen Andeutungen von Wirbelkörpern vor. Dieser gedenkt Stannius (Zootomie der Fische, S. 17, Anmerkung) bei Trygon, Aëtobatis, Rhinobatus. Wenn er auch Torpedo diesen beizählt, so stimmt meine Wahrnehmung damit nicht überein.

ausser den schon berührten Verhältnissen besonders die Wirbelsäule der Haie dar, wo die Bogenbildungen ausserordentlich variiren und schon durch die Vermischung mit anderen Stücken, den Intercalarknorpeln, wechselnde Zustände besitzen. Um Vieles beständiger ist dagegen das Verhalten der Spinalnerven.

In Anwendung dieser Erwägungen auf das Cranium kann man sich die Frage vorlegen, ob nicht auch an diesem Theile des Axenskeletes eine primitive Concrescenz von Wirbeln vorhanden sei, deren Product (das Cranium) durch die vielfachen Anpassungen einzelner Abschnitte an äussere Einwirkungen derart sich modificirt habe, dass die einzelnen Wirbelsegmente bis zur Unkenntlichkeit zurückgetreten seien.

Der Versuch einer Beantwortung dieser Frage wird vor Allem zu einer Prüfung der Nerven führen, welche das Cranium verlassen, und dabei werden vorzüglich deren Austrittsverhalten aus dem Cranium und ihre Endbezirke ins Auge zu fassen sein.

Zweiter Abschnitt.

Vergleichung der Kopfnerven mit Beziehung auf das Kopfskelet.

A. Bezüglich des Verhaltens der Kopfnerven hat zunächst der N. vagus in Betracht zu kommen. Dieser bietet bei den Selachiern einige von den Knochenfischen und noch mehr von den höheren Wirbelthieren abweichende Befunde dar, welche ich früher schon einmal hervorgehoben und auch erklärt habe *). Sie boten im Vergleich mit jenen einen Zustand der Indifferenz, denn sowohl die Verhältnisse der bezüglichen Nerven bei Teleostiern als auch bei den höheren Vertebraten konnten davon abgeleitet werden, nicht aber war umgekehrt der Selachierbefund von jenen anderen Zuständen ableitbar.

Der Vagus der Selachier setzt sich in seinem Haupttheile aus einer grossen Anzahl von einzelnen Nervenwurzeln zusammen, die in einer continuirlichen Reihe aus der Seite der Medulla oblongata hervortreten, und zwar von den oberen oder dorsalen Strängen. Diese Wurzeln convergiren gegen das weite Vagusloch und vereinigen sich dort zu einem einzigen, die Schädelwand durchsetzenden Stamme.

*) Jenaische Zeitschrift, Bd. VI, S. 497.

Sowohl im Austritte aus der Medulla oblongata als im Verlaufe durch die Schädelhöhle zum Vagusloch bieten sich manche bemerkenswerthe Einzelheiten. Bei einem Theile der Selachier sind nämlich die Wurzeln enger an einander geschlossen und erscheinen, soweit sie in discreten Strängen unterscheidbar sind, in minderer Zahl. Bei anderen ist die Zahl der einzelnen Wurzeln grösser, die einzelnen Stränge sind vollständiger von einander gesondert. Wenn man nicht annehmen will, dass im Verhalten der Anzahl dieser Wurzeln eine ganz bedeutende Schwankung waltet, so wird man beide Befunde dadurch verknüpfen müssen, dass man die verminderte Zahl der Wurzeln durch Verschmelzung aus einer grösseren entstanden sich vorstellt. In der That findet man auch nicht wenig Belege hiefür, indem sich einzelne benachbarte Wurzeln nur stellenweise mit einander enger verbunden zeigen, während die Trennungsspuren bei anderen schon verschmolzenen durch oberflächlich verlaufende Furchen verschieden deutlich ausgedrückt sind. Am bedeutendsten besteht die Sonderung der einzelnen Wurzeln bei den Notidaniden, dann bei Scymnus. Hier sind vorzüglich die hintersten Wurzelfäden vollständig discret. Die letzten davon nehmen zugleich, wie ich bei Hexanchus fand, einen eigenthümlichen Verlauf. Sie entspringen an dem an die Medulla oblongata angeschlossenen, aber noch in der Schädelhöhle liegenden Theil des Rückenmarkes. Die hintersten verlaufen vorwärts und verbinden sich allmählich mit den vorhergehenden, so dass ein von hinten nach vorn verlaufendes Fädchen entsteht, welches in lateraler Wendung sich den übrigen schräg nach hinten und aussen verlaufenden beischliesst. Die in diesem Verhalten betroffenen Wurzeln sind nicht auf beiden Seiten gleich, sind auch nicht etwa von den vor ihnen verlaufenden gesondert und machen in gar keiner Weise den Eindruck irgend einer sie von den übrigen auszeichnenden Selbständigkeit. Das ganze Verhalten erscheint dadurch bedingt, dass ein Theil der Vaguswurzeln noch hinter der Durchtrittsstelle durch das Cranium entspringt und auf dem Wege zu dieser Stelle mit den vorhergehenden Wurzeln zusammentrifft. Es ist also weniger eine in den Wurzeln liegende, als eine nur an ihnen sich äussernde Besonderheit, die in den Beziehungen zur Durchtrittsstelle durch das Cranium ihre Ursache hat.

Was den Unterschied der vorderen und der hinteren Wurzelfäden bezüglich des discreten Verhaltens angeht, so fällt er vollständig mit der Verschiedenheit in der Stärke der einzelnen Wurzeln zusammen; die Verschmelzung der Wurzelstränge ist um so bedeutender und vollständiger, je mächtiger letztere sind, und andererseits verhalten sich die Wurzeln wieder um so vollständiger discret, je feiner sie sind. Es ist leicht begreiflich, dass der eine Zustand in den anderen übergehen muss, wenn die bezügliche Veränderung stattfindet, dass

die feinen discreten verschmelzen und die starken verschmolzenen discret werden müssen, wenn in der sich ändernden Mächtigkeit die Bedingung dazu entsteht (vergl. »die Kopfnerven von Hexanchus«, Jen. Zeitschr. VI, Taf. XIII, Figg. I und III). Diese Verhältnisse werden also von der grösseren oder geringeren Ausbildung der Wurzeln abgeleitet werden müssen.

Mit den reihenweise austretenden Wurzeln des Vagus darf ein Verhalten der Medulla oblongata in Zusammenhang gebracht werden, nämlich die »perlschnurförmig an einander gereihten Erhabenheiten«, welche den Haien allgemein zukommen, aber den Rochen fehlen. Busch*) hat sie gut beschrieben, und von Scymnus und Hexanchus, auch vom Stör abgebildet. Sie liegen nicht, wie Stannius**) für einige Selachier angibt, am Boden der Rautengrube, sondern genau an der Seitenwand. Diese Erhabenheiten, deren bei Hexanchus sechs bestehen (vergl. meine oben citirte Abhandlung Fig. II *g*), gehören einem vom Calamus scriptorius aus die Rautengrube oben und hinten begrenzenden Längsstrange an, der in die hinteren Rückenmarkstränge übergeht. Der Strang (*s*) verdoppelt sich nach vorn zu durch Spaltung in einen oberen (*s'*) und unteren. Letzterer trägt die Anschwellungen (*g*), von denen die erste und die letzte weniger deutlich entwickelt ist als die dazwischen befindlichen. Die vorderste ist aber bei alledem die stärkste. Aus ihr setzt sich der Strang, viel dicker als hinten, in parallelem Verlaufe mit den am Boden der Rautengrube vorspringenden Vordersträngen (Fig. II *p*) des Rückenmarks (vorderen Pyramiden) nach vorn zu fort, um dann etwas seitwärts auszubiegen. Er vereinigt sich da mit dem oberen Strange in der als Lobus nervi trigemini (Fig. III *lt*) bekannten Anschwellung der Umgrenzung des vorderen Abschnittes der Rautengrube. Der obere Strang beginnt als eine schmale, die fraglichen Erhabenheiten von oben und von der Seite her etwas bedeckende Lamelle, die nach vorn zu stärker wird. Dabei entfernt sie sich vom unteren Strange, und tritt vorn, einen median gerichteten Winkel bildend, in die genannten Lobi ein. Sie grenzt unmittelbar an das Dach der Rautengrube. Die eben beschriebenen Anschwellungen entsprechen genau der Austrittsstelle der stärkeren Vaguswurzeln, so dass es nahe liegt, in ihnen die Ursprungsganglien des Vagus zu sehen. Betrachten wir das vorläufig als eine gewiss zu rechtfertigende Annahme, so ist mit dem Auftreten dieser »Ganglien« die Stärke der betreffenden Vaguswurzeln in Einklang zu bringen, und die nach hinten zu erfolgende Abnahme harmonirt mit dem Schwächerwerden derselben, bis die feineren Wurzeln endlich keine ihnen entsprechende Anschwel-

*) De Selachiorum et Ganoideorum encephalo Diss. Berolini 1848.

**) Zootomie der Fische, S. 138.

lungen an der Wand der Rautengrube besitzen, sondern von dem indifferenten leistenförmigen Vorsprunge abgehen.

In der Beziehung der voluminöseren und dadurch differenteren Vaguswurzeln zu Anschwellungen der Medulla oblongata ist somit dasselbe Causalverhältniss zu erkennen, welches oben zwischen der Stärke der Wurzeln und den Beziehungen der Wurzeln zu einander statuirt wurde. Da aber aus dem letzteren Verhältnisse mit der Volumszunahme der Wurzeln eine Concrescenz derselben abgeleitet wurde, ist es von Wichtigkeit, gerade für diese nach dem Austritte aus der Medulla minder discreten Theile des Vagus in den einzelnen Ganglienanschwellungen an den Ursprungsstellen discrete Gebilde anzutreffen. Dadurch wird der peripherisch verschmolzenen Partie der Vaguswurzeln eine centrale Sonderung zu Theil, die am peripherisch gesonderten Abschnitte nicht unterscheidbar ist, wie oben bemerkt, im Zusammenhange mit der geringeren Volumsentfaltung der bezüglichen Wurzeln *).

Indem wir die mehrfachen Vaguswurzeln mit diesen in den Sinus rhomboidalis vorragenden Anschwellungen eines Stranges der Wand des genannten Sinus in Zusammenhang bringen. und in Erwägung ziehen, dass solch' centrale Anschwellungen eher den Ursprungsstellen eines mit einem Spinalnerven vergleichbaren Nerven entsprechen möchten als den einzelnen Wurzelfäden eines solchen, so wird sich daraus eine neue Frage bilden. Diese wird dahin zu formuliren sein, ob der so aus einer Reihe einzelner hinter einander liegender Wurzeln entstandene Stamm des Vagus einem einzigen Spinalnerven entspricht, oder ob er nicht vielmehr eine Summe von solchen vorstelle, folglich aus einer Summe von einzelnen mit Spinalnerven homodynamen Nerven entstanden angenommen werden dürfe.

Zur näheren Prüfung dieser Frage haben wir vor Allem noch zwei That-

*) Bei der Erwägung des Umstandes, dass den stärkeren Nervenwurzeln einzelne Anschwellungen des Centralorganes entsprechen, wird an das Verhalten, welches das Rückenmark, z. B. bei Trigla, an den Ursprüngen stärkerer Nerven auch äusserlich aufweist, erinnert werden dürfen. Man kann hier einwenden, dass in diesem Falle doch etwas Anderes vorliege, da die Anschwellungen zunächst nur als äusserliche bekannt seien, während sie bei Hexanchus wie überhaupt bei den Haien in die Höhlung eines Sinus vorsprängen. Darauf wäre zu entgegnen, dass die Anschwellung selbst die Hauptsache ist, und der Ort des Vorragens Nebensache, die durch andere Verhältnisse bestimmt wird. Wo ein engerer Binnenraum das Vorragen nach innen verbietet, wird die Vermehrung der Elementartheile einer Strecke eine Vorragung nach aussen bedingen, während eine geräumige Höhle, wie die Rautengrube, einer Vermehrung der Formelemente ihrer Wände in Gestalt nach innen ragender Anschwellungen aufzutreten gestatten wird.

sachen herbeizuziehen. Die erste betrifft eine schon von Stannius *) gewürdigte »Eigenthümlichkeit«. Er sagt: »In die Bahn des Vagus treten hier (bei Spinax und Carcharias) ein Paar vordere Wurzeln ein, welche rücksichtlich ihrer Ursprungsverhältnisse ganz ebenso sich verhalten wie die vorderen Wurzeln der Spinalnerven. Die vorderste dieser Wurzeln entsteht mit einem einfachen, die zweite mit einem doppelten Wurzelstrange. Jede tritt durch einen eigenen abgesonderten Knorpelcanal auswärts, um in die die Schädelhöhle verlassende Nervenmasse des Vagus überzugehen. Höchst wahrscheinlich sind diese Wurzeln dem eigentlichen Vagus fremd und ihm nur temporär juxtaponirt.«

Von diesen Nervenfädchen bestehen bei Hexanchus mindestens drei bis vier Paare, die von vorn nach hinten an Stärke zunehmen. Sie treten in Canäle, welche die Occipital-Region des Craniums durchsetzen und dort in einer continuirlichen Linie unterhalb der Austrittsstelle des Vagus zu finden sind. Sie liegen mit den unteren resp. vorderen Wurzeln der Spinalnerven in gleicher Reihe (S. 34). An dem Taf. IV, Fig. 2 abgebildeten Schädel von Hexanchus fand ich die Austrittsstelle dieser Nerven durch fünf feine in einer Reihe liegende Oeffnungen dargestellt, kann aber nicht entscheiden, ob hier die Zahl der Nerven eine entsprechende war. Dass nicht allgemein übereinstimmende Verhältnisse bestehen, ergibt sich daraus, dass diese Nerven in einem Falle zu drei Paaren, in einem anderen zu vier Paaren vorkamen.

Auch der Befund am Cranium verweist dem entsprechend auf eine Vermehrung. Jedenfalls sind diese Canälchen sämmtlich in gleicher Lagerung und auch in gleichem Abstande anzutreffen. Sie bieten bei den anderen Selachiern eine Minderung (S. 34), entsprechend der Reduction, welche die sie durchsetzenden Nerven erleiden.

Diese sämmtlichen Nervenfäden verlaufen in die Bahn des Vagus oder verbinden sich ausserhalb des Schädels mit dem Stamme dieses Nerven (Stannius), und bilden so einen Bestandtheil des Vagus. Sie als »dem eigentlichen Vagus fremd« anzusehen, liegt also nicht nur kein Grund vor, sondern wir werden sie hier dem Vagus zuzuschreiben haben, wenn sie auch bei den höheren Wirbelthieren die Elemente des Hypoglossus vorstellen. Stannius glaubt, dass diese fraglichen Nerven vom Vagus ab zu Muskeln treten, welche, »über dem äusseren Kiemenkorbe gelegen«, »die Schulter vorwärts ziehen«. Darnach würde der Vagus sich hier als ein gemischter Nerv herausstellen, der seine unteren (vorderen) Wurzeln von einer Reihe selbständig entspringender und selbständig austretender Nervenfädchen empfängt. Sehen wir nun jene getrennt den

*) Das peripherische Nervensystem der Fische, p. 83.

Schädel durchsetzenden Fädchen als untere (vordere) Wurzeln des Vagus an, so werden wir diesen Wurzeln nach ihrem ganzen Verhalten bezüglich Ursprung und Verlauf bei der Vergleichung mit unteren (vorderen) Wurzeln von Spinalnerven dieselbe Bedeutung zuschreiben müssen. Wir werden aber nicht einfach alle zusammen, sondern jedes von ihnen der unteren (vorderen) Wurzel eines Spinalnerven für homodynam erachten, wie denn auch ein Blick auf die Austrittsstellen der fraglichen Fädchen sie mit jenen der unteren (vorderen) Wurzeln der Spinalnerven völlig in Uebereinstimmung zeigt (vergl. Taf. IV. Fig. 2 *vg*). Dadurch gelangen wir zu dem Schlusse, dass bei Hexanchus eine Summe von unteren Wurzeln zum Vagusstamme tritt, dass also der Vagus bezüglich seiner unteren Wurzeln einer Summe von Spinalnerven entspricht. Zur Vergleichung dieser Nerven mit den Wurzeln einzelner Spinalnerven berechtigen uns nicht bloss die ziemlich weit von einander entfernten Austrittsstellen, sondern auch der selbständige Durchtritt der einzelnen Nerven durch die Schädelwand, in einer mit den unteren Wurzeln von Spinalnerven ganz übereinstimmenden Weise.

Aus der Vergleichung der unteren Wurzeln des Vagus mit einer Mehrzahl von unteren Wurzeln von Spinalnerven ergibt sich mit Nothwendigkeit eine damit im Einklang stehende Auffassung des sogenannten »eigentlichen Vagusstammes«, d. h. jenes in continuirlicher Reihe aus den theilweise mit Anschwellungen versehenen seitlichen Strängen der Medulla hervorgehenden Wurzelcomplexes. Wenn wir die einzelnen austretenden Nervenbündel desselben als obere oder hintere Wurzeln beurtheilen, so werden wir, nachdem wir die vorerwähnten Nerven als den unteren Wurzeln mehrfacher Spinalnerven homodynam fanden, auch für jene oberen (hinteren) Wurzeln die Homodynamie mit einer Summe von Spinalnerven aufstellen müssen. Diesem entspricht auch vollkommen das Verhalten jener Wurzeln, ihr discreter Austritt aus der Medulla, sowie die Beziehungen, wenigstens der stärkeren Wurzeln zu den oben beregten Erhabenheiten.

Wir deuten also die geschilderten anatomischen Thatsachen bezüglich des Vagus dahin, dass wir denselben als aus einem Complexe nach dem Typus der Spinalnerven sich verhaltender Nerven zusammengesetzt betrachten, wobei die hinteren resp. oberen Wurzeln sich schon auf ihrem Verlaufe durch das Cranium, das sie gemeinsam durchsetzen, zu einem Stamme verbinden, indess die vorderen resp. unteren Wurzeln nicht bloss getrennt aus der Medulla oblongata, sondern auch getrennt durch den Schädel treten, und erst alsdann mit dem aus den oberen Wurzeln gebildeten Stamme sich verbinden.

Jene unteren Wurzeln zusammen als einem einzigen Nerven entsprechend anzusehen, lässt viel triftigere Einwände zu, als die entgegengesetzte hier vor-

geführte Annahme. Zunächst ist die relativ bedeutende Entfernung der Austrittsstellen ein Gegengrund, dann das selbständige Verhalten beim Durchtritte, endlich als wichtigstes Moment das Fehlen von hinteren (oberen) Wurzeln, deren ein Nerv, wenn er mit Spinalnerven verglichen werden soll, nicht entbehren darf. Will man aber trotz alledem jene vorderen Nerven als getrennte Theile eines einzigen Nerven, resp. als untere oder vordere Wurzeln eines solchen betrachten und in dem übrigen Vagusstamme die hiezu gehörigen oberen oder hinteren Wurzeln finden, so tritt, ganz abgesehen von dem bezüglich des Befundes dieses Stammes bereits Dargelegten, in der peripherischen Verbreitung der fraglichen Nerven eine Reihe nicht zu beseitigender Schwierigkeiten hervor, welche dieser Auffassung sofort den Boden entziehen.

Diese peripherische Verbreitung bildet das zweite für das Verständniss des Vagus wichtige Moment. Sie muss daher genauer betrachtet werden, obschon das meiste davon bereits bekannte Thatsachen betrifft. Schon auf dem Verlaufe durch den Endabschnitt des Schädelcanals beginnt der durch das Zusammentreten der Wurzeln der oberen Reihe gebildete Stamm des Vagus zu einem Ganglion anzuschwellen. Vom Ende dieses Abschnittes entspringt bei Hexanchus ein feiner in den Schädelknorpel eindringender Zweig, der erst nach aussen sich wendet, dann am hinteren Bogengange des Labyrinthes vorüber, aber hinter demselben aufwärts tritt, um mehr medianwärts zu verlaufen. Der Nerv gelangt dann auf der Schädeloberfläche zum Austritt. Es ist ein Ramus dorsalis, der nach der Angabe von Stannius bei anderen Selachiern fehlen soll.

An der Anschwellung des Vagusstammes scheint bei Hexanchus der erste stärkste Wurzelstrang nicht betheiligt zu sein. Derselbe liegt im Schädelcanal zwar dicht an den übrigen Wurzeln und ist mit diesen auch durch Faseraustausch verbunden. Aber bereits an der zweiten Hälfte des betreffenden Schädelcanals, da wo die Ganglienbildung des Stammes beginnt, löst sich die Fortsetzung jenes Wurzelstranges vom anliegenden übrigen Vagus ab und geht in eine langgestreckte selbständige Anschwellung über, die noch ausserhalb des Canals wahrnehmbar ist. Daraus setzt sich ein Nerv fort, der zwar dem übrigen Vagus noch eine kurze Strecke weit angelagert bleibt, aber alsdann sich seitwärts zum zweiten Kiemenbogen wendet. Bevor er zu diesem tritt, sendet er einen Ast zum ersten Kiemenbogen, der dort mit dem Stamme des Glossopharyngeus auf dem Knorpel seinen Verlauf und zur vorderen Kieme der zweiten Tasche seine Verzweigung nimmt. Es besteht also hier am ersten Kiemenaste des Vagusstammes eine anderen Selachiern nicht in diesem Grade zukommende Selbständigkeit, ein Kiemenast, der bei anderen inniger mit dem Stamm verbunden ist, erscheint in discreter Form.

Der folgende Theil des Vagus lagert auf den dorsalen Gliedstücken der Kiemenbogen und sendet ebenso viele Aeste zu diesen, wo sie sich gleich jenem erst beschriebenen verhalten, also immer einen schwachen Zweig zum nächst vorhergehenden Kiemenbogen absenden. Dieser kleinere Ast gibt nahe an seiner Ursprungsstelle je einen Ramus pharyngeus ab, welches Verhältniss man so auffassen kann, dass jeder Ramus branchialis sich in drei Zweige theilt, davon der vordere schwächere zum nächst vorhergehenden, der hintere stärkere zum nächst folgenden Kiemenbogen gelangt, indess ein zwischen diesen beiden austretender dritter Zweig zum Pharynx sich begibt. Die Rami pharyngei versorgen theils die Muskulatur zwischen den dorsalen Endgliedern der Kiemenbogen, theils gelangen sie an der Schleimhaut des Pharynx zur Vertheilung. Als besonders beachtenswerth hebe ich hervor, dass in diesen Pharynxästen eine Uebereinstimmung jedes einzelnen Ramus branchialis des Vagus mit dem Glossopharyngeus besteht. Selbst der Facialis kann ohne jede Schwierigkeit hieher bezogen werden, indem dessen Ramus palatinus dem Ramus pharyngeus des Glossopharyngeus oder eines Ramus branchialis des Vagus sich völlig gleich verhält. Nehmen wir hiezu noch das Verhalten des Facialis zur Spritzlochkieme, so ist am Facialis ebenso gut wie am Glossopharyngeus und an einem der Rami branchiales des Vagus die Theilung in drei Zweige nachweisbar, und der Spritzlochast erscheint homolog einem Ramus anterior, wie der Ramus hyoïdeus einen Ramus posterior und der Ramus palatinus einen Ramus pharyngeus repräsentirte. Die Fortsetzung des Vagusstammes bildet den »Ramus intestinalis«, dessen Verhalten für unsere Zwecke zunächst ebenso wenig als jenes des Ramus lateralis in Betracht zu kommen braucht.

Jeder einzelne Kiemenast des Vagus versorgt also einen Bogen des Visceralskeletes mit einem stärkeren Aste und sendet einen viel schwächeren zum vorhergehenden Bogen. Diese Vertheilung jedes Kiemenastes wird besonders bedeutungsvoll, indem sie mit der Verzweigung des N. glossopharyngeus und des N. facialis in Einklang steht.

Für das Verhalten des Vagus in den niederen Formen der Selachier ergeben sich somit folgende thatsächliche Momente *):

1) Der Nerv setzt sich aus oberen (hinteren) und unteren (vorderen) Wurzeln zusammen.

---

*) Die Beziehungen des Vagus der Selachier zu dem der Teleostier und der höheren Wirbelthiere habe ich in dem bereits citirten Aufsatze »über die Kopfnerven von Hexanchus«, Jenaische Zeitschrift, Bd. VI, dargelegt und dort durch jene Vergleichung im Verhalten des Vagus der Selachier ein indifferentes Stadium aufgedeckt, aus dem sich verschiedene neue Combinationen ablösen. Bezüglich des Ausführlichen muss auf den Aufsatz selbst verwiesen werden.

2) Beiderlei Wurzeln bestehen aus einer Mehrzahl discret aus der Medulla kommender Nervenstränge.

3) Von den unteren (vorderen) verlässt jede das Cranium durch einen besonderen in gleicher Höhe mit den Austrittscanälen der vorderen Wurzeln der Spinalnerven liegenden Canal.

4) Die oberen (hinteren) vereinigen sich zu einem gemeinsamen Strange.

5) Den Austrittsstellen der stärkeren oberen Wurzeln entsprechen Anschwellungen der Medulla oblongata.

6) Die Vertheilung jedes Ramus branchialis des Vagus findet an den Kiemenbogen in eben derselben Weise statt wie die des Glossopharyngeus an den ersten Kiemenbogen oder des Facialis an den Zungenbeinbogen.

7) Der Vagus sendet einen Ramus dorsalis ab, der jedoch nur den niederen Selachierformen zukommt.

Indem ich nun mit diesen Thatsachen die bereits oben (S. 257) erörterte Erwägung verknüpfe, dass die Bogen des Visceralskeletes Metameren vorstellen, oder doch ventrale Theile von solchen, so wird der an dieselben sich verzweigende Theil des Vagus (d. h. die sämmtlichen Rami branchiales) gleichfalls unter diesen Gesichtspunkt fallen, und jeder Ramus branchialis vagi wird einem Nerven zu vergleichen sein, der ein Metamer versorgt. Demgemäss muss der Vagus aus einer Anzahl von metameren Nerven zusammengesetzt erklärt werden, und diese Zahl wird zum mindesten der Summe von Kiemenbogen entsprechen, welche Rami branchiales empfangen. **Es muss also für den Vagus eine ursprüngliche Sonderung in einzelne Nerven bestehen, die den Spinalnerven ähnlich aus vorderen und hinteren Wurzeln sich zusammensetzten.** Das discrete Verhalten der unteren Wurzeln leite ich aus dem Fortbestehen jenes primitiven Zustandes ab. Dieser erhält sich hier in einer mit den Spinalnerven übereinstimmenden Weise, an den oberen Wurzeln dagegen ging er bezüglich der Austrittsstellen aus dem Cranium verloren.

In letzterem Befunde liegt ein beachtenswerther Einwand gegen die vorgetragene Auffassung, ein zweiter kann aus dem Verhalten des Ramus dorsalis entnommen werden und ein dritter endlich aus dem incongruenten Zahlenverhältnisse der oberen und der unteren Wurzeln.

Wenn der Vagus der Selachier aus einer Anzahl einzelner für eine entsprechende Zahl von Metameren bestimmter Nerven zusammengesetzt ist, so muss, wird man sagen können, die Zahl der oberen Wurzeln jener der unteren entsprechen, es müssen eben so viele Rami dorsales vorhanden sein als Rami ventrales (d. h. Rami branchiales) bestehen, und endlich muss auch für die oberen

Wurzeln derselbe discrete Durchgang durch die Schädelwand sich vorfinden, wie er für die fraglichen unteren Wurzeln sich erhalten hat.

Diesen Einwänden lässt sich Folgendes entgegnen. Was zuerst die bestehende Incongruenz der Wurzelzahl betrifft, so schwindet die Bedeutung des Einwandes durch die Beachtung des Umstandes, dass weder für obere noch für untere Wurzeln die Zahl feststeht. Für die unteren Wurzeln ist eine Reduction nachweisbar, indem sie von vier (oder fünf?) bei den Notidaniden auf drei, zwei und schliesslich auf eine sich rückbilden. Dadurch wird die Annahme sehr nahe gelegt, dass schon bei den Notidaniden eine Reduction der Zahl Platz gegriffen hat, dass also auch hier keineswegs die volle ursprüngliche Zahl des primitiven Verhaltens in unverändertem Zustande sich findet. Bezüglich der oberen Wurzelreihe ist zu bemerken, dass ihre Zahl die der Rami branchiales und damit der ihnen zugehörigen Metameren bedeutend übertrifft, so dass die Frage entsteht, ob durch diese grosse Wurzelzahl nicht auf eine ursprünglich gleich grosse Zahl von Kiemenbogen, also auf eine im Vergleiche mit dem wirklichen Befunde bedeutende Vermehrung geschlossen werden dürfte. Darauf kann keine bestimmte Antwort gegeben werden, wie denn jene Frage noch unter die Probleme gehört *).

Es ist also eine Congruenz der oberen und unteren Wurzeln des Vagus nicht direct nachweisbar, allein der daher abzuleitende Einwand wird doch nicht gelten können, da die Voraussetzung einer Congruenz nur den primitiven Zustand betreffen kann, der bei den Selachiern, auch bei den niedersten Formen derselben, nicht mehr existirt und auch nicht behauptet ward. Die veränderten Einrichtungen der Organisation der betreffenden Körpertheile müssen als die Factoren gelten, welche die Uebereinstimmung der Zahl oberer und unterer Wurzeln gestört haben, für welche Uebereinstimmung die in den unteren Abtheilungen der Selachier bestehende grössere Zahl der unteren Wurzeln ein annäherndes Zeugniss abgibt.

Derselbe allgemeine Gesichtspunkt dient zur Beurtheilung des Mangels zahlreicher Rami dorsales. In dem Vorkommen eines einzigen stimmt Hexanchus mit Teleostiern überein. Die Verbreitung dieses Nerven wird ursprünglich eine allgemeine gewesen sein, da er sich in divergenten Gruppen erhielt, und wenn er anderen Selachiern fehlt, so ist er durch Rückbildung verloren gegangen. Ob dieser einzige Ramus dorsalis durch Verschmelzung mehrerer entstand, ist nicht zu ermitteln, solches darf daher auch nicht aufgestellt werden. Aber wenn er auch nur einem einzigen primitiven Ramus dorsalis entspricht, so erwächst

*) Weiter unten (S. 278) werde ich diese Frage in Verbindung mit einer anderen besprechen, soweit die Thatsachen eine Unterlage für sie abgeben.

daraus doch kein Grund gegen die behauptete Polymerie des Vagus, denn jener einzige Dorsalast kann aus dem Mangel von Weichtheilen erklärt werden, der an dem unmittelbar vom Integument bekleideten Schädeldache Platz gegriffen hat, und steht so mit dem geringeren Verbreitungsgebiete in vollständigem Einklang. —

Was endlich die Verschiedenheit des Schädeldurchtrittes oberer und unterer Vaguswurzeln angeht, so kann von da wohl das bedeutendste Bedenken gegen meine Deutung erhoben werden, denn wenn sich an den viel schwächeren unteren Wurzeln ein discreter Schädeldurchtritt erhalten hat, so ist höchst befremdend, dass an den oberen stärkeren Wurzeln nicht auch das Gleiche stattfindet. In der That liegt die Sache anders, und zu dieser Einsicht gelangt man durch folgende Erwägungen:

Das Endgebiet der Rami branchiales liegt an den Kiemenbogen, welche hinter der medullaren Austrittsstelle der Vaguswurzeln gelagert sind. Nimmt man die oben (S. 252) begründete primitive Verbindung der Visceralbogen mit dem Cranium an, so werden die Vaguswurzeln eine mehr oder minder transversale Richtung ihrer Bahn besessen haben. Diese transversale Bahn muss sich nothwendig in eine lateral nach hinten gerichtete, somit schräge umwandeln, wenn die Kiemenbogen aus ihrer cranialen Verbindung treten und hinter den Schädel zu liegen kommen. Es ist dann begreiflich, dass anfänglich discret austretende Nerven die einzelnen, die Durchtrittstellen trennenden Theile der Schädelwand in dem Maasse mindern müssen, als sie in ihrem schrägen Verlaufe nach hinten allmählich in immer spitzeren Winkeln sich gegen einander richten. Verbindet sich hiemit noch eine Volumsvergrösserung der Wurzeln, die mit der bedeutenden Ausbildung der Kiemen in Zusammenhang gebracht werden muss, so ist ein Zusammenfliessen der anfänglich getrennten cranialen Durchtrittsstellen nothwendige Folge.

In nebenstehendem Schema habe ich diese Erklärung der Entstehung des Vaguscanals aus dem Zusammenfliessen einer Summe discreter Canäle darzustellen versucht. Fig. *A* repräsentirt das vorauszusetzende primitive Verhalten der oberen Wurzeln, die ich der Vereinfachung halber in geringerer Zahl (5) gab. In *B* ist die Richtung des Wurzelverlaufes aus der transversalen in eine schräge umgewandelt und davon das Aneinanderrücken der einzelnen Canäle abgeleitet. *C* bietet endlich ein noch späteres Stadium dar und zeigt die mit Volumszunahme der Wurzeln entstandene Verschmelzung der Canallumina. Ausser dem Einflusse der Lageveränderung der terminalen Organe (Kiemenbogen) der bezüglichen Nerven kommt hiebei noch die Verdickung der Schädelwand in Betracht, die für die bezügliche Stelle vorwiegend durch die unmittelbar davor befindliche Labyrinth-Einbettung bedingt gelten muss. Indem die Nerven dicht

hinter der Labyrinth-Region eine grössere Strecke des Cranialknorpels durchsetzen, kommt der zur Verschmelzung führende hohe Grad der Convergenz der

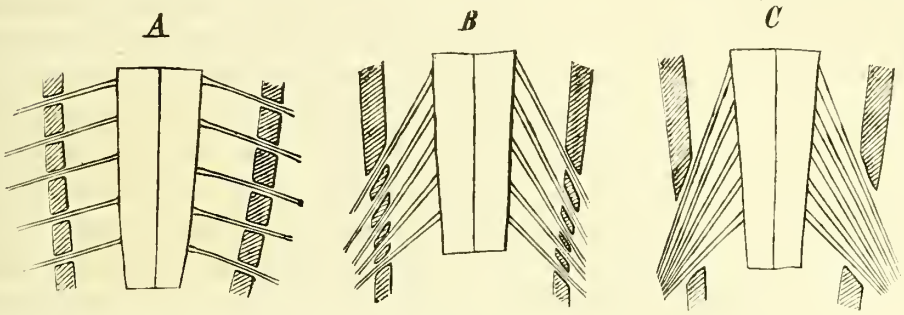


Fig. 3.

Stränge, der bei dünner Cranialwand ausserhalb des Schädels liegen würde, in der Schädelwand selbst zu Stande. Ein anderer mitwirkender Factor besteht im Allgemeinen in der voluminösen Entfaltung der Labyrinth-Region des Craniums, besonders in der Ausdehnung des Labyrinthes nach hinten. Braucht diese Erscheinung auch nicht als erste Anregung einer Verlaufsänderung der Vaguswurzeln zu gelten, da oben schon eine ebenso wichtige Quelle dafür erkannt wurde, so ist sie doch nicht ganz ausser Rechnung zu lassen und spielt jedenfalls bei der späteren Lageveränderung des Vaguscanals eine Rolle. Für den vorderen an Zahl und Volum überwiegenden Theil der oberen Wurzeln des Vagus ist somit die aus discreten Austritten hervorgebildete Gemeinsamkeit des Austrittes verständlich, da er aus einer Lageveränderung der Kiemenbogen und anderen Umwandlungen erklärt werden kann. Von dieser Erklärung bleibt der aus feineren Fäden zusammengesetzte hintere Abschnitt der oberen Wurzelreihe unberührt, denn durch das Angeführte ist nur der Verlauf der Wurzeln von vorn nach hinten als nothwendig anzunehmen, nicht aber jener von hinten nach vorn zu (S. 265). Für letzteres Verhältniss vermag ich keine sichere Deutung zu geben, und Vermuthungen darüber haben kein Recht hier besprochen zu werden, zumal die einzige weniger den Verlauf als das Bestehen dieser Fädchen betreffende Frage weiter unten in Betracht kommen muss. Da die vorderen starken Wurzelstränge, deren Verlauf erklärt ward, die bei weitem mächtigeren Theile des Vagus bilden, wird man die hinteren kleineren als den starken vorderen folgende, ihnen sich nicht nur anschliessende, sondern auch in ihrem Durchtritt durch das Cranium von jenen beherrschte Gebilde anzusehen sich vorläufig bescheiden müssen.

Es bleibt noch die Vergleichung des Verhaltens der unteren Wurzeln und die Aufklärung ihres discret bleibenden cranialen Austrittes im Gegensatze zu den oberen. In dieser Beziehung muss auf die bestehende Convergenz der

Austrittscanäle aufmerksam gemacht werden, worin dieselbe Erscheinung zu erkennen ist, die wir oben für ein Entwickelungsstadium des einzigen Austrittscanals der oberen Wurzeln aufstellen mussten. Der gegebene Zustand entspricht dem in Fig. *B* abgebildeten Schema. Wie wir nun das Zusammenfliessen der einzelnen für die oberen Wurzeln hypothetischen Austrittscanäle zum Theile aus einer nach und nach mit der Differenzirung der Kiementaschen nothwendig erfolgten Volumszunahme der einzelnen Nerven ableiteten, so erklärt sich das Getrenntbleiben der Austrittscanäle der unteren Wurzeln aus demselben Gesichtspunkte, nämlich durch die bedeutend geringere Stärke der bezüglichen Nerven. Es bedarf nur einer Würdigung der schon bestehenden Convergenz im Verlaufe der Austrittscanäle dieser Nerven, um zur Einsicht zu gelangen, dass eine Zunahme der Nerven bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen des Craniums eine Näherung der Austrittscanäle und endlich eine von aussen nach innen vorschreitende Vereinigung derselben bedingen muss.

Beiderlei Zustände des Schädelaustrittes ergeben sich also aus Anpassungen an die Stärke der Nerven, in Verbindung mit der Lagerung der von den Nerven versorgten Organe. Für die unteren Wurzeln bleibt dem geringen Volumsverhältnisse entsprechend der discrete Schädelaustritt bestehen, der bei den oberen mit der Volumszunahme der Wurzeln in eine Vereinigung der Austrittsstellen überging.

In dem Vorstehenden habe ich die Gründe für die Annahme geliefert, dass der Vagus der Selachier aus einer Summe von einzelnen mit Spinalnerven vergleichbaren Nerven entstanden sein muss. Die Induction hiezu boten die getrennt bleibenden unteren Wurzeln, sowie die peripherische Vertheilung des Vagusstammes an eine Mehrzahl von Kiemenbogen, von denen jeder mit einem der vorhergehenden von je einem Nerven (Glossopharyngeus und Facialis) versorgten Bogen homodynam ist. Durch die Rami branchiales des Vagus wird die gegebene Auffassung nicht als eine bloss mögliche oder wahrscheinliche dargelegt, die etwa mit der älteren, den Vagus als homodynam mit Einem Spinalnerven beurtheilenden gleichberechtigt ist, vielmehr muss es als gesetzmässige Erscheinung gelten, dass jedem Metamer auch immer nur je ein Spinalnerv zugetheilt ist *). Die Folgerung aus dem peripherischen Verhalten auf die Zusam-

*) Dieses Verhältniss wird durch die Vertheilung eines Nerven an je zwei Kiemenbogen, indem ein schwächerer Ast an den nächst vorderen, ein stärkerer an den nächst hinteren Bogen tritt, nicht alterirt, denn die Kiemenbogen entsprechen wie die Rippen je den Gränzen zweier in den Urwirbeln repräsentirten Metameren. Besteht nun wie an dem kiementragenden Theile des Körpers eine laterale Durchbrechung der Körperwand (durch die Kiemenspalten), so muss der

mensetzung des Nervenstammes bedingt die Auffassung der mehrfachen unteren Wurzeln als den primären Zustand und macht die Annahme unhaltbar, dass der discrete Austritt dieser Wurzeln durch das Cranium ein secundärer Zustand sei, der etwa aus dem einfacheren, weil nur durch Eine Wurzel repräsentirten Befund bei den von den Notidaniden entfernteren Abtheilungen der Selachier hervorging.

Die Erkenntniss des Vagus als eines Complexes ursprünglich discreter, mit den unteren Wurzeln sich bei einem Theile der Selachier auch discret erhaltender Nerven muss nun für die Auffassung des ganzen, von dem Foramen occipitale an bis zur Durchtrittsstelle des aus den oberen Wurzeln gebildeten Nervenstammes sich erstreckenden Schädelabschnittes massgebend sein. Dieser Abschnitt muss aus ebenso viel Segmenten zusammengesetzt sein, als ursprünglich einzelne Nerven bestanden. Wie an dem durch Wirbelconcrescenz entstandenen Abschnitte des Rückgrates z. B. der Rochen nur durch das Verhalten der Nerven oder ihrer Austrittsstellen die primitiven Beziehungen zur Wirbelsäule angedeutet sind, so ist auch am Cranium das Verhalten der Nerven bedeutungsvoll, und wenn im Verhalten des Vagus eine Zusammensetzung aus einem Multiplum einfacher Nerven nachgewiesen ward, so ist auch der bezügliche Schädeltheil nicht anders zu deuten als jener Abschnitt des Rückgrates, an dem ausser den Nerven nichts auf Wirbel Beziehbares, discrete Wirbel Bestimmendes vorhanden ist.

Gelangen wir so bezüglich der Auffassung des fraglichen Schädelabschnittes im Allgemeinen ins Klare, so besteht doch bezüglich der Wirbelzahl manche Schwierigkeit. Das Minimum der Summe kann aus dem Maximum der discret bleibenden unteren Wurzeln oder den Durchtrittsstellen derselben bestimmt werden, letztere sind 4—5 bei Hexanchus; ferner kann es bestimmt werden aus dem Maximum der erhaltenen vom Vagus versorgten Kiemenbogen, das sind sechs bei Heptanchus. Für die Notidaniden dürfte so jener Schädeltheil aus mindestens sechs Wirbelsegmenten zusammengesetzt entstanden sein.

Viel weniger, vielleicht auch gar nicht bestimmbar ist das Maximum der fraglichen Wirbelzahl. Denn es ist nicht sicher, ob die Bogenzahl des Visceralskeletes nicht eine ursprünglich viel bedeutendere war, etwa in der Art, wie wir sie unter anderen Verhältnissen bei Amphioxus kennen. Dass bei den lebenden Selachiern Reductionen einer grösseren Bogenzahl vorliegen, lehrt ausser der Vergleichung der pentabranchialen Selachier mit den Notidaniden vorzüglich die Embryologie von Raja, wo durch die Erscheinung der Reduction im Laufe der

Nerv des Metamers sich in Gemässheit der Ausdehnung der Spalte in zwei Aeste theilen, davon der vordere an die vordere, der hintere an die hintere Wand der bezüglichen Spalte tritt.

Ontogenie eine hexabranchiale Stammform vorauszusetzen ist. Ueber die Fünfzahl hinausgehende Formen des Kiemenapparates ragen also noch weit in die Gruppen der heutigen der Mehrzahl nach pentabranchialen Selachier herein und gewähren das Bild des Abschlusses einer Reduction der Kiemenzahl, für welchen Vorgang der Anfang für jetzt sich nicht ermitteln lässt. Andeutungen einer grösseren Zahl liegen nur noch in der grossen Zahl der oberen Vaguswurzeln. In diesen scheint sich ein Theil von solchen Nerven forterhalten zu haben, deren Visceralbogen verschwunden sind, ein Verhältniss, welches keineswegs einen Widerspruch in den Beziehungen des Vagus involvirt, da ausser den zu den Kiemenbogen verlaufenden Aesten auch Rami intestinales (ebenso der Ramus lateralis) in Betracht kommen. Bei Rückbildung von Kiemenbogen kann der zu jenen Rami gehende Theil der betreffenden Nerven in Gestalt der hinteren

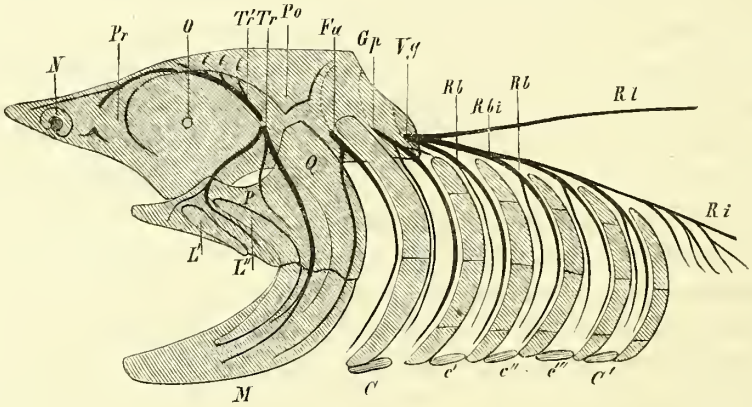


Fig. 4.

Wurzeln der oberen Reihe fortexistiren, und es besteht so wenigstens die Möglichkeit, für die Incongruenz der Zahlenverhältnisse der Wurzeln einen Erklärungsgrund aufzufinden (S. 273).

Bleibt nun auch eine präcise Feststellung der Anzahl der ursprünglich discret bestehenden, später zum Vagus vereinigten Nerven unausführbar, so ist doch bei dem Nachweis eines Minimums derselben die Minimalzahl für die durch die Nerven bestimmten Wirbelsegmente gesichert, und darauf verlege ich den Schwerpunkt meiner Deductionen.

Aus der nachweisbaren Rückbildung von Kiemen (Rochen), sowie aus der bei manchen Haien (Notidaniden) bestehenden Vermehrung derselben ist oben auf eine ursprünglich allgemein bedeutendere Kiemenzahl geschlossen worden, wobei die Möglichkeit, dass jene Zahl selbst über die in vereinzelten Fällen sich zeigende Maximalzahl hinausging, in Betracht gezogen ward. Die Zahlenverhältnisse der Kiemen bei Amphioxus geben jener Betrachtungsweise einige

Berechtigung und die Würdigung einiger am Vagus der Selachier vorkommenden Einrichtungen vermögen einer ferneren Begründung zu dienen.

Am Vagus sind es drei Punkte, welche für jene Auffassung eine Unterlage abgeben können. Der erste ist die so bedeutende Vermehrung der (oberen) Wurzeln, der zweite betrifft den Ramus intestinalis und der dritte den Ramus lateralis. Wenn jede der sogenannten Wurzeln der oberen Wurzel eines einzigen Spinalnerven homolog ist, würde jene Wurzelreihe einem sehr zahlreichen Complex oberer Spinalnervenwurzeln entsprechen und einer Summe ebenso vieler Spinalnerven homolog sein. Für die vorderen Wurzeln dieser oberen Reihe ist durch ihre Beziehung auf die Ganglia nervi vagi, sowie durch die bei Hexanchus erkennbare Fortsetzung der ersten Wurzel in den ersten einem Spinalnerven (oder dem Ramus ventralis eines solchen) homodynamen Ramus branchialis Grund zu jener Vergleichung gewonnen. Für die hinteren Wurzeln fehlt derselbe in diesem Maasse, und es kann nur aus dem allmählichen Uebergange in die vorderen Wurzeln die gleiche Bedeutung mit denselben gefolgert werden, wenn man die Möglichkeit ausschliesst, dass mehrere derselben zusammen der Wurzel je eines Spinalnerven entsprechen. Dieses Verfahren findet in dem bezüglichen Verhalten der Spinalnervenwurzeln der Selachier eine Stütze, denn dieselben treten nicht in mehrfachen, scharf getrennten Bündeln aus dem Rückenmarke, sondern verlassen dasselbe gerade so wie jede der einzelnen Wurzeln des Vagus. Es ist also auch in den hinteren oberen Wurzeln des Vagus ein Moment, welches sie nicht ohne Weiteres zusammen als Homologa der oberen Wurzel eines einzigen Spinalnerven vergleichen lässt, und darin kann eine Aufforderung zu weiteren Erwägungen gefunden werden.

Was zweitens den Ramus intestinalis betrifft, so ist derselbe die directe Fortsetzung eines starken die einzelnen Rami branchiales entsendenden Vagusastes. Die Erkenntniss der Zusammengehörigkeit der Rami branchiales zum Ramus intestinalis hat den gemeinsamen Stamm als Ramus branchio-intestinalis (vgl. Holzschnitt Fig. 4 *Rbi*) längst bezeichnen lassen. Nehmen wir nun an, dass die geringere Kiemenzahl aus einer grösseren durch Reduction hervorging, so wird man bei einer Vorstellung dieses Processes in concreto einen allmählichen Verschluss der Kiemenspalten sich denken müssen, derart, dass am Ende des Processes die bezügliche Stelle der Körperwand undurchbrochen erscheint. Bei einem solchen, natürlich von einer Rückbildung der bezüglichen Skelettheile begleiteten Vorgange wird die Auskleidung des betreffenden Abschnittes der Athemhöhle nicht von der Reduction betroffen werden können, auf keinen Fall in dem Maasse, dass sie dabei gänzlich verschwände. Demzufolge können auch die jenen Abschnitt versorgenden Nerven nicht der Rückbildung erliegen; sie müssen erhalten bleiben, wenn sie auch durch Schwinden der Kiemen etc. eines Theiles ihres Volums verlustig gehen. Je nach dem Umfange dieser Rückbildung wird ein verschieden grosser Theil der ursprünglichen Athemhöhle der respiratorischen Function entfremdet und dem Darmrohre zugetheilt werden. Letzteres wird in demselben Grade sich nach vorn zu ausdehnen, als die Athemhöhle von hinten her sich verkürzt. Dieser Vorgang führt somit Nerven auf die Darmwand, die ursprünglich der Athemhöhle angehörten, oder mit anderen Worten: Rami branchiales wandeln sich in Rami intestinales um. Dass mit diesen Veränderungen noch andere hier nicht näher auszuführende Vorgänge sich verbinden müssen, bedarf keiner besonderen Auseinandersetzung. Es genügt mir, gezeigt zu haben, auf welchem Wege die Vorstellung von einer ursprünglichen Gleichartigkeit sämmtlicher aus dem Ramus branchio-intestinalis des N. vagus entsendeter Aeste gewonnen werden kann. An der Hand dieser Vorstellung lässt sich verstehen, dass die bezüglichen Wurzeln des Vagus nicht vollständig sich rückbilden, indem für jene Nerven durch die Erhaltung des Endgebiets auch ein Fortbestehen der Wurzeln gesichert ist.

Der Ramus lateralis vagi (Holzschnitt Fig. 4 *Rl*) kann aus dem Verhalten zum Vagusstamm bestimmt werden. Wenn nämlich der Ramus branchio-intestinalis eine Summe von Rami ventrales vorstellt, so ist der aufwärts vom Stamme abtretende Ramus lateralis ein dorsaler Ast. Bei der Unsicherheit seiner Beziehungen zu Metameren ist nicht festzustellen, ob er einen einfachen Ramus dorsalis vorstellt oder einem Multiplum von solchen entspricht. Letzteres wird nur durch die Ausdehnung des Verlaufes wahrscheinlich, wobei jedoch wieder das Uebergreifen des Nerven auf ein auch ursprünglich dem Kopftheile des Körpers fremdes Gebiet eine bedeutende Veränderung in Voraussetzung kommen lässt.

B. Die aufgestellte Polymerie des Vagus gewinnt eine noch bestimmtere Gestalt durch die Vergleichung des Vagus mit den beiden ihm vorhergehenden Nerven, dem Glossopharyngeus und Facialis. Der Glossopharyngeus verlässt die Medulla oblongata vor dem Vagus und etwas unterhalb derselben der Medianlinie genähert. Er tritt in einen die Schädelwand schräg nach aussen durchsetzenden, unterhalb des Labyrinthes verlaufenden Canal, der am hinteren und seitlichen Theile des Craniums ausmündet.

Auf dem Wege durch das Cranium und zwar vor dem letzten Dritttheile dieses Abschnittes entsendet der Nerv einen von Stannius bei Acanthias und Carcharias erkannten feinen Ramus dorsalis, der hinter dem hinteren Bogengange des Labyrinthes in einen besonderen Canal eingeschlossen das Cranium durchsetzt und sich in der Haut nahe den zum Gehörorgane führenden Löchern verbreitet.

Nach dem Austritte aus dem Cranium geht der Glossopharyngeus eine Theilung in mehrere Aeste ein. Er schickt einen Zweig abwärts zum Pharynx und zum Zungenbeinbogen einen Ast, der sogleich dicht an das Hyomandibularstück dieses Bogens tritt, um an der Hinterfläche der am Zungenbeinbogen aufgereihten Knorpelstrahlen zu verlaufen. Die Fortsetzung des Nervenstammes tritt zum ersten Kiemenbogen, längs dem er vor der Knorpelstrahlenreihe seinen Verlauf und seine Verzweigung findet. Durch dieses Verhalten stellt sich der Glossopharyngeus als hauptsächlichster Nerv des ersten Kiemenbogens dar und tritt in allen seinen Beziehungen als homodynam mit einem Spinalnerven auf. Daraus folgt, dass ebenso wie sein ventraler vorzüglich zum ersten Kiemenbogen tretender Ast ein Metamer versorgt, der ganze Stamm für ein einem Wirbel homodynames Schädelsegment als Signatur erscheint.

C. Um Bedeutendes complicirter sind die Verhältnisse des Facialis durch die Verbindung der Wurzeln dieses Nerven mit dem Acusticus. Was zuerst den peripherischen Verlauf betrifft, so gelangt der Facialisstamm bei den meisten Haien dicht vor dem Acusticus in einen kurzen die Schädelwand quer durchsetzenden Canal, und wendet sich, von seiner Austrittsstelle an die Schädelwand angelagert, nach hinten. Dicht an der Austrittsstelle geht von ihm der

Ramus palatinus ab von einer zweiten Anschwellung, deren auch Stannius gedenkt.

Der Nervus palatinus begibt sich fast senkrecht abwärts zum Gaumen, wo er sich wie bei anderen Fischen verbreitet. Auf dem Wege zur Gaumenschleimhaut kreuzt er bei Hexanchus den Stamm der schräg vor ihm zur Basis cranii verlaufenden Vena arteriosa der Spritzlochkieme. Nach Abgabe des Nervus palatinus verläuft bei den mit Spritzloch versehenen Selachiern ein feiner Zweig auf der Wand des Spritzlochcanals nach aussen, und ist mit Mühe bis zu der Stelle verfolgbar, wo innerhalb die Kiemenblättchenreihe angebracht ist. Relativ stärker finde ich diesen Zweig bei Haien mit weitem Spritzloche (Centrophorus, Scymnus). Er verläuft hier an der Basis der in Mehrzahl vorhandenen Spritzlochknorpel, welche oben aus Kiemenstrahlen entstanden erklärt wurden.

Der fernere Stamm des Facialis (Truncus hyoïdeo-mandibularis nach Stannius) tritt hinter dem Spritzloch, zwischen ihm und dem oberen Stücke des Zungenbeinbogens (Hyomandibulare) nach aussen und entsendet, zwischen Hyomandibulare und Oberkieferknorpel gelagert, den Ramus mandibularis externus, welcher quer über den hinteren, die Articulation mit dem Unterkiefer bildenden Theil des Oberkieferknorpels hinweg zur Haut des Unterkiefers tritt, wo sich einzelne Fäden mit dem Ramus maxillaris inferior trigemini in Verbindung setzen. Die Fortsetzung des Facialis vertheilt sich als Ramus hyoïdeus (Ramus mandibularis internus s. profundus) in der Zungenbeingegend, in einen Haut- und einen Muskelast gesondert, deren bereits Stannius bezüglich ihrer Endbezirke ausführliche Erwähnung that. Da diese Verbreitung für unsere Zwecke unwichtig ist, so kann ihre Beschreibung unterlassen werden. Der Haupttheil des Facialisstammes versorgt somit den Zungenbeinbogen und der Facialis kann als Nerv dieses Visceralbogens gelten. Im Verhalten zu diesem Bogen erscheint er ganz so wie der Glossopharyngeus zum ersten Kiemenbogen, welcher Nerv wieder das gleiche Verhalten wie ein Ramus branchialis des Vagus darbot, und wie jeder der letzteren einen Ramus pharyngeus entsendet, so schickt auch der Glossopharyngeus seinen Ramus pharyngeus ab, welchem der Ramus palatinus des Facialis homodynam ist. Wenn bezüglich des peripherischen Facialis kein Zweifel obwalten kann, dass er einem einzigen Spinalnerven homolog ist, so wird diese Auffassung durch zwei Verhältnisse beeinträchtigt. Erstlich fehlt dem Facialis stets ein dorsaler Ast, den wir für den Glossopharyngeus finden und auch am Vagus nachwiesen, für letzteren zugleich begründend, warum nicht im Einklang mit der Polymerie dieses Nerven, eine Mehrzahl dorsaler Aeste vorkomme. Man kann nun das für die Reduction zahlreicher dorsaler

Vagusäste Angeführte auch für eine gänzliche Rückbildung eines ursprünglich bestehenden Ramus dorsalis des Facialis in Anwendung bringen, ebenso wie man es zur Erklärung des Fehlens des Einen Ramus dorsalis des Vagus bei manchen Selachiern gelten lassen kann, aber die Sachlage ist doch anders, als dass man sich mit jener Erklärungsweise befriedigen könnte. Für den Vagus ist ein Ramus dorsalis nachgewiesen, seine Einfachheit entspricht der Concrescenz, welche den Stamm des Nerven betroffen hat, und sein Mangel in einzelnen Fällen ist von untergeordneter Bedeutung, eben weil er nicht allgemein ist. Allgemein jedoch ist der Mangel eines Dorsalastes am Facialis, daher wird die angeregte Schwierigkeit von Bedeutung sein.

Ein zweites Bedenken gegen die Vergleichung des Facialis mit einem Spinalnerven entsteht durch sein Verhältniss zum Acusticus. Die Beziehungen der Wurzeln beider Nerven hat Stannius für mehrere Haie dargestellt, ich habe sie für Hexanchus beschrieben. Es fragt sich nun, gehört der Acusticus zum Facialis, oder ist er ein besonderer Nerv, der vielleicht gleichfalls einem Spinalnerven homodynam ist.

Man hat den Facialis als der motorischen Portion eines Nerven entsprechend angesehen, von welchem der Acusticus die sensible Wurzel repräsentiren solle, indem man von den Säugethieren, speciell vom Menschen ausging, dessen Facialis ein Bewegungsnerv ist. Diese Betrachtungsweise kann für uns desshalb keine Geltung haben, da der Facialis der Selachier keineswegs jene exclusive functionelle Bedeutung besitzt.

Es fragt sich also nicht, ob der Acusticus die sensible Wurzel des Facialis vorstelle, sondern vielmehr ob er entweder einen Theil derselben repräsentire, oder ob er gar keine ursprüngliche Beziehung zum Facialis besitze. Im letzteren Falle könnte er als selbständiger Sinnesnerv gelten, ebenso etwa wie der Opticus. Denn die Meinung, der Acusticus sei ein einem Spinalnerven homodynamer Nerv, wird durch die Thatsache widerlegt, dass kein Visceralbogen von ihm versorgt wird. Die Verbindung mit dem einem Spinalnerven entsprechenden Facialis wäre dann eine secundäre. Ein für diese Auffassung sprechendes nennenswerthes Argument könnte etwa in der ersten Anlage des Acusticus gefunden werden, wenn derselbe als ein blasenförmiges Gebilde erschiene. Da der Acusticus selbst in seiner ersten Gestalt schon den Anschluss an den Facialis darbietet, kann aus jenem Verhalten nicht auf eine ursprüngliche Trennung vom Facialis geschlossen werden. Die Frage nach dem Verhältniss zum Facialis wird also durch die ersten Zustände des Nerven im Verlaufe der embryonalen Entwickelung nicht in jener anderen Weise beantwortet, und damit fällt der von da etwa ableitbare Einwand.

Wir können somit die Verbindung beider Nerven am Austritte aus der Medulla, ihren Verlauf, und dann ihren gemeinsamen Eintritt in die Schädelwand für die Auffassung der Zusammengehörigkeit in Anschlag bringen, und die Homodynamie beider zusammen mit einem Spinalnerven zu begründen suchen. Der Facialis kann dann als der Haupttheil des Nerven gelten, von dessen sensibler Wurzel ein Theil zum Acusticus ward. Wenn man den niedersten Zustand des Gehörorganes der Wirbelthiere als eine an der Oberfläche des Kopfes gelagerte Grube betrachtet, zu deren Epithel die Endigungen der Hörnerven treten, so ist zur Versorgung eines derartigen einfachen Organs eine um Vieles geringere Quantität von Nervenfasern nöthig, als für den späteren Zustand, der aus dem durch Umbildung der Grube entstandenen Labyrinthbläschen sich differenzirt. Daher wird ein als primitiver Acusticus fungirender Zweig des Facialis zur Versorgung jenes Organs ausgereicht haben, und man wird sich vorstellen können, dass der Facialis in jenem niederen Zustande des Gehörorgans noch als unzweifelhafter Hauptstamm erschien. Da ein Sinnesorgan in seiner specifischen Leistung gleichfalls nur allmählich entstanden und nicht durch einen plötzlichen Act, sei es einer ausserhalb, sei es einer innerhalb des Organismus wirksamen »Kraft« hervorgerufen, vernünftigerweise gedacht werden kann, so ist es nothwendig, der Existenz des specifischen Organes einen indifferenteren Empfindungsapparat vorausgehend zu setzen. Das Organ würde demgemäss aus einem Theile der allgemein von sensiblen Nerven versorgten Körperoberfläche durch allmähliche Differenzirung entstanden sein. Ein sensibler Nervenzweig geht mit jenem Processe in einen sensorischen über, und an der von ihm versorgten Hautstelle sondert sich das specifische Organ. Die Kenntniss der Sinnesorgane niederer Thiere erleichtert diese Vorstellung in hohem Grade, da sie uns an vielfache ähnliche Verhältnisse der anatomischen Indifferenz sensibler Apparate erinnert, und bei den durch Hensen's meisterhafte Untersuchungen aufgeklärten Hörorganen der Krebse sogar einen Fall der Verbindung des differenzirten Hörorgans mit dem Integumente zeigt. Dass der fragliche Nervenzweig einem dorsalen Aste angehört oder einen solchen vorgestellt haben muss, geht aus der ersten Anlage des Gehörorgans hervor. Im beigegebenen Holzschnitte (Fig. 5) ist dieser Anschauung bildlicher Ausdruck gegeben. *L* bezeichnet die Labyrinthanlage als eine Einsenkung, die

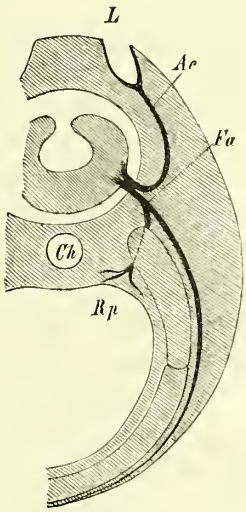


Fig. 5.

noch wenig weit in den Schädel einragt und dadurch für den Acusticus eine längere Bahnstrecke bedingt.

Durch diese Betrachtung der ersten Sonderung des Organs und die nothwendige Annahme der allmählichen Entstehung aus einem niederen und damit indifferenteren Zustande erklärt sich der Zusammenhang eines höheren Sinnesnerven mit einem anderen Nerven, der im Uebrigen mit Spinalnerven Uebereinstimmungen zeigt.

Die Zutheilung des Acusticus zum Facialis lässt noch ein Bedenken übrig, welches bei allzu hoher Werthschätzung der bei höheren Wirbelthieren bestehenden Einrichtungen sich erhebt. Geht man nämlich davon aus, dass keine sensible Spinalnervenwurzel direct zu ihrer terminalen Verzweigung gelangt, indem sie zuvor ein Ganglion bildet, so muss das Verhalten des Acusticus durch den Mangel jener Ganglienbildung befremdend erscheinen. Bei dieser Folgerung ist die Praemisse unrichtig, denn die Spinalganglien sind wie alle peripherischen Ganglien nicht primärer Natur. Sie erscheinen als Einlagerungen von Ganglienzellen in den Bahnen sensibler Nervenfasern und können vom vereinzelten, zerstreuten Vorkommen bis zu dichter Häufung sich finden, im ersteren Falle das Volum des Nerven kaum ändernd, im anderen Falle dagegen die bekannten Anschwellungen hervorrufend. Letztere sind also erst das Product einer Häufung von Ganglienzellen auf einer kurzen Strecke der Nervenbahn, welche bei einer Vertheilung derselben Zellensumme auf eine grössere Strecke kein »Ganglion« zeigen wird *). Das Fehlen der blossen Anschwellung ist somit ohne Bedeutung, wenn nur Ganglienzellen in der Nervenbahn bestehen, und diese sind nicht schwer nachweisbar.

Ebenso secundär wie die Bildung der Spinalganglien ist die Durchflechtung der sensiblen und motorischen Stränge. Sie resultirt aus der Vertheilung der Muskeln und der sensiblen Apparate. Wo Nervenstämme beiderlei Organe versorgen, werden sie beiderlei Fasern führen, die sie auf dem Wege der Durchflechtung erhalten. Ein nur zu einem sensiblen Apparate verlaufender Nervenzweig wird selbstverständlich keine motorischen Elemente führen können, und damit kommt die Zutheilung dieser Fasern in Wegfall, woraus sich für

---

*) Bei den Cyclostomen hat J. Müller Spinalganglien nicht deutlich wahrnehmen können, und bei den Teleostiern hat man sie lange vermisst, bis ihr Bestehen aus dem Nachweis der Ganglienzellen bekannt wurde. Bei Selachiern sind dieselben Ganglien äusserlich gleichfalls kaum unterscheidbar, und oft fehlt jede Anschwellung. Für die Ganglien der Kopfnerven gilt dasselbe. Manche Selachier, wie die Notidaniden, lassen sie kaum erkennen, indess sie bei den Nictitantes z. B. an manchen Nerven (Glossopharyngeus) sehr beträchtlich sind.

einen solchen Zweig das Fehlen der Durchflechtung von beiderlei Fasern erklärt. Beim Acustico-Facialis ist also begreiflich, dass der acustische Zweig weder aus einem Ganglion kommt, noch dass er sich mit dem übrigen Nerven durchflicht.

Die Ableitung des Acusticus aus einem Zweige des Facialis kann noch genauer präcisirt werden. Wenn wir wissen, an welcher Stelle das primitive Gehörorgan sich aus dem Integumente differenzirt, so darf dieselbe als ursprünglicher Verbreitungsbezirk des bezüglichen Nervenzweiges gedeutet werden, und daraus ist der letztere selbst bestimmbar. Die Einsenkung der zum Labyrinthbläschen sich gestaltenden Zellenschicht erfolgt an der dorsalen Fläche der Kopfanlage, und diese Stelle bleibt auch noch bei höheren Wirbelthieren (z. B. beim Hühnchen). Bei den Selachiern, deren Labyrinth eine offene Communication mit der Schädeloberfläche behält, ist die Stelle der ersten Anlage durch die Ausmündung jener Canäle gekennzeichnet. In dem der Labyrinthbildung palaeontologisch vorausgehenden Zustande wird die spätere Grube durch eine flache Stelle vertreten gewesen sein, an welcher der bezügliche Ast des Facialis sich verzweigte. Bei der Lagerung dieser Stelle an der oberen Fläche des Kopfes muss der Verlauf des Nerven nothwendig dorsalwärts gerichtet sein.

Aus der Verbindung des Acusticus mit dem Facialis und aus der allmählichen Differenzirung des Labyrinthes von einer dorsalen Stelle des Integumentes her schliesse ich, dass der Acusticus aus einem Ramus dorsalis sich umbildete, womit zugleich das Fehlen eines Ramus dorsalis am Facialis erklärt wird. Damit stimmt das Verhalten des Labyrinthes zum Cranium überein. Denkt man sich den gegenwärtig in verhältnissmässig kurzer Zeit sich vollziehenden Vorgang der Labyrinthbildung in seinen einzelnen Stadien, so findet man, dass die sich einsenkende Grube einen Theil des Weges verfolgen muss, welchen vorher der Ramus dorsalis durchlief, um zur Oberfläche des Kopfes zu gelangen. Der Nerv verkürzt sich in gleichem Maasse, als die seine Endigungen tragende Grube sich tiefer senkt, bis sie endlich die dem Labyrinthe zukommende Lage hat und von der Wand des Craniums umschlossen wird. Der fragliche R. dorsalis hat also ursprünglich seinen Abgang vom Hauptstamme vor der Austrittsstelle desselben aus dem Cranium genommen, und steht darin mit anderen Dorsalästen von Kopfnerven, z. B. mit jenem des Vagus und des Glossopharyngeus, in vollständigem Einklang. Meine Hypothese von der Entstehung des Acusticus aus dem Ramus dorsalis des als Facialis fortbestehenden Hauptstammes dient somit auch zur Erklärung der Einbettung des Labyrinthes in die Schädelwand.

Mit der Deutung des Acusticus als Ramus dorsalis empfängt der Fa-

cialis den Werth eines Ramus ventralis, welchem er in allen seinen Verhältnissen entspricht (S. 280).

Der Facialis erhält sich nur bei einem Theile der Selachier selbständig und tritt bei einem anderen in engere Beziehungen zum Trigeminus (S. 46), woraus eine Aenderung der als primär zu bezeichnenden Einrichtungen hervorgeht. Bei der Beziehung des Acustico-Facialis auf eine Segmentirung des Craniums wird daher nur von dem ersterwähnten Zustande ausgegangen werden dürfen, der den Nerven ohne Verbindung mit dem Trigeminus zeigt, und dann erhalten wir durch ihn die Abgränzung für ein neues Schädelsegment, das einem Wirbel in demselben Grade homodynam zu erachten ist wie der Acustico-Facialis einem Spinalnerven.

D. Die Verhältnisse des Trigeminus sind im Ganzen complicirter, als die der hinteren Nerven waren, und schon in dem Austritte aus der Medulla oblongata finden sich mehrere die Vergleichung mit Spinalnerven erschwerende Punkte, die wohl in der an diesem Theile der Medulla aufgetretenen Modification ihren Grund finden. Eine Besprechung dieser Verhältnisse würde für das Ziel meiner Arbeit keine Förderung geben, ich verweise daher auf die schon citirte Abhandlung von Stannius, sowie auf meine Untersuchung der Kopfnerven von Hexanchus, und gedenke nur des Vorhandenseins oberer wie unterer Wurzeln. Wichtiger ist das peripherische Verhalten des Trigeminus. Von den traditionellen drei Aesten bietet der letzte einen constanten Anschluss an den Kieferbogen dar, er versorgt dessen Muskeln und endet mit Hautzweigen, sowie er auch Zweige zur Wand der Schlundhöhle sendet, die dem Ramus palatinus des Facialis für homolog gelten können.

Der Ramus secundus nimmt seinen Weg stets am Boden der Orbita, schickt daselbst in verschiedenem Maasse Aeste ab, die theils nach aussen zum Integumente, theils zur Wand der Mundhöhle gelangen und setzt sich stets unterhalb des Craniums und über dem Gaumenfortsatze des Palato-Quadratum zur Umgebung der Mundöffnung fort. Seine Endverzweigung trifft man an der Haut der Labialknorpel, bei Squatina deutlich zwischen Praemaxillar- und Maxillar-Knorpel. Er verhält sich zu dem Labialknorpelbogen wie der dritte Ast zum Kieferbogen, oder wie der Facialis zum Zungenbeinbogen. Im Kieferbogen liegt unzweifelhaft ein modificirter Kiemenbogen vor (S. 205), und auch die Labialknorpel haben hohen Anspruch, zum Visceralskelet gezählt zu werden (S. 230), der zweite und dritte Ast des Trigeminus nimmt somit an Gebilden Verbreitung, die dem Visceralskelete angehören, und stellt sich damit auf gleiche Stufe mit Facialis, Glossopharyngeus und den Rami branchiales des Vagus. Wie wir nun oben einen jeden Ramus branchialis des Vagus als homodynam mit einem Spi-

nalnerven, resp. mit dem Ramus ventralis eines solchen erklärten, und ebenso wieder den Glossopharyngeus und den Facialis, so werden wir unter Berufung auf die nämlichen Gründe auch jeden der beiden Trigeminusäste dem Ramus ventralis eines Spinalnerven für homodynam halten. Da der Trigeminus nun zwei Rami ventrales entsendet und damit zwei wahrscheinlich homologe Abschnitte (Metameren) versorgt, müssen im Trigeminus zwei Spinalnerven gleiche Nerven verbunden erachtet werden. Sollte der Labialbogen nicht den übrigen Visceralbogen homolog sein, so wäre auch der Trigeminus nur Einem Spinalnerven zu vergleichen.

Es handelt sich nun noch um den ersten Ast oder Ramus ophthalmicus. Dieser nimmt immer eine von den beiden letzten sehr verschiedene Richtung, indem er anstatt lateral verlaufend der orbitalen Schädelwand angelagert bleibt und schräg nach vorn und aufwärts tritt. Seine Beziehungen zur Schädelwand sind mannichfacher Art (vergl. S. 67) und lassen erkennen, dass er ursprünglich in der Schädelwand selbst verlief, wie er denn früher oder später Strecken des Schädelknorpels durchsetzt. Aus diesen Verlaufsverhältnissen schliesse ich auf seine Bedeutung als Ramus dorsalis, als welchen ihn bereits Stannius, allerdings ohne genauere Begründung und in anderer Auffassung des gesammten Trigeminus ansprach. Ich stütze meine Deutung noch auf folgende Punkte. Berücksichtigt man den Ursprung des Opticus vor dem Trigeminus, so wird bei Ausdehnung des ventralen Trigeminusgebietes nach vorn zu, vor den Opticus, jeder ventrale Ast des Trigeminus nur hinter oder unter dem Opticus liegen können. Da nun der Ramus ophthalmicus über dem Opticus lagert, so kann er unmöglich einen Ramus ventralis vorstellen, während einem Ramus dorsalis der ganze Verlauf, sowie die Verbreitung entspricht. Die Ablenkung der geraden Richtung in die schräg vorwärts und aufwärts gerichtete wird erklärt durch Ausdehnung des Schädels nach vorn zu, die sich auch im Verhalten des zweiten Trigeminusastes erkennen lässt.

Für diesen, der Erscheinung am hinteren Schädelabschnitte gerade entgegengesetzten Zustand, sind folgende umgestaltende Factoren in Betracht zu ziehen. Als bedeutendsten Factor betrachte ich die Differenzirung der einzelnen Bogen des Visceralskeletes, vor Allem jene des Kieferbogens. Die voluminöse Gestaltung der beiden, jede Bogenhälfte zusammensetzenden Stücke, dann die Bildung des Gaumenfortsatzes, der die beiderseitigen oberen Stücke (Palato-Quadratum) des Bogens medial einander nähert, wird nicht ohne Einfluss auf die Ausdehnung des Craniums nach vorn zu sein, wenn, wie das bei Selachiern der Fall ist, der Gaumenfortsatz an der Schädelbasis eine besondere Stütze hat. Die Entfaltung des Kieferbogens hat zugleich in die Labialknorpel sich

umbildende Bogen nach vorn gedrängt und damit die Richtung des Verlaufes der beiden ventralen Trigeminusäste etwas verändert. Aus alledem geht die Anpassung des Nervenverlaufs an die durch die Kiefertheile und ihre Muskulatur bedingte Aenderung ursprünglicher Verhältnisse hervor.

Als zweites wichtiges Moment für die Umgestaltung des vorderen Schädelabschnittes ist die Entwickelung der Nasenkapseln sowie der Augäpfel anzuführen, durch welche Ethmoïdal- und Orbitalabschnitt des Craniums ihre typischen Eigenthümlichkeiten empfingen. Durch erstere wird dem vordersten Schädeltheil eine beträchtliche Breite, und durch Entwickelung des Bulbus oculi dehnt sich ein Abschnitt des Craniums zum Orbitaltheil aus, in dessen Buchtung der Bulbus sich einbettet. Die mediale Wand der Orbita liegt vor der Austrittsstelle des Trigeminus, welche so ziemlich dem hintersten Winkel der Orbita entspricht. Die mit dieser Wand in Beziehung tretenden Nerven (mit einziger Ausnahme des Opticus) verlaufen parallel zu ihr (Tractus olfactorius innen, R. ophthalmicus aussen), oder wenn ein Nerv die Wand durchsetzt (wie der Trochlearis), so ist doch eine Strecke des Verlaufs in spitzem Winkel zur Orbitalwand gerichtet und die Durchtrittsstelle durch die Schädelwand liegt weit vor der Austrittsstelle aus dem Gehirn. Wenn dieses incongruente Verhalten wie billig als ein erworbenes angesehen werden muss, so findet sich seine Ursache entweder in einem Zurückweichen des Gehirns, oder in einem Vorwärtstreten der seitlichen Schädeltheile sammt Bulbus. Ersteres mag in kleinem Maassstabe stattgefunden haben, wie aus der Thatsache erschliessbar ist, dass das embryonale Gehirn der Selachier stets die Schädelhöhle ausfüllt, während es später bei vielen einen geringeren Raum einnimmt. Vollkommen ausreichend ist jedoch die Annahme eines Zurückweichens des Gehirns desshalb nicht, weil der Trochlearis das Gehirn nur wenig vor dem Facialis verlässt, welcher in Aus- und Durchtrittsstelle gleiche Querrichtung darbietet, somit das für diese Stelle sich treffende Fortbestehen des ursprünglichen Verhaltens bezeugt. Er stellt in dieser Beziehung gewissermassen einen Indifferenzpunkt vor; die hinter dem Facialis liegenden Nerven sind schräg nach hinten, die vor ihm liegenden schräg nach vorn gerichtet. Man vergleiche darüber meine von den Kopfnerven von Hexanchus gegebene bildliche Darstellung. Da nun die zwischen Aus- und Durchtrittsstelle des Trochlearis entstandene Differenz aus einer veränderten Lagerung des Gehirns nicht ausreichend erklärt werden kann, so wird nöthig, die Veränderung am Cranium selbst zu suchen, wo man sie in einem nach vorn zu stattgefundenen Auswachsen finden kann, welches zugleich dem Ramus ophthalmicus seine Richtung bestimmt.

Während der Ramus ophthalmicus ein constanter Ramus dorsalis ist, erscheint ein anderer Ramus dorsalis in geringerer Verbreitung. Es ist der soge-

nannte Schädelhöhlenast des Trigeminus, der, bei Selachiern vermisst, bei Teleostiern vorkommt und wohl hieher wird bezogen werden dürfen.

Für die functionellen Verhältnisse des ersten und zweiten Astes des Trigeminus ist die ausschliessliche Verbreitung an sensible Endapparate insofern eigenthümlich, als in der Nachbarschaft beider Nerven Muskeln vorkommen, welche nicht vom Trigeminus, sondern von eigenen Nerven versorgt werden. Nachdem ich vorhin den Trigeminus als wahrscheinlich durch Concrescenz zweier von Spinalnerven ableitbaren Nerven entstanden darstellte, fragt es sich, wie für die im Trigeminusgebiete liegende Muskelgruppe des Augapfels selbständige Nerven auftreten konnten, die bei dem gänzlichen Mangel von Beziehungen zum Visceralskelet sich gleich von vornherein von allen bisher betrachteten Kopfnerven verschieden erweisen. Es findet sich nun eine Auffassung, welche jene Eigenthümlichkeit wenigstens theilweise aufzuklären im Stande ist. Erwägt man nämlich den selbständigen Austritt der unteren Wurzeln der Spinalnerven aus dem Rückgratcanale, wie dasselbe Verhalten auch noch für den Vagus beobachtet wurde, so wird man sich fragen, ob denn nicht auch die Augenmuskelnerven solchen discret austretenden unteren Wurzeln entsprechen könnten. Da wir es mit motorischen Nerven zu thun haben, entspringt aus ihrer Function kein Grund, sie nicht von unteren Wurzeln abzuleiten, die dann jenem Theile des Trigeminus zugehörten, der keine motorischen Elemente besitzt. Es ist also nur der Umstand, dass die Augenmuskelnerven nicht zusammen durch eine gemeinsame Schädelöffnung austreten, und dass sie ausserhalb des Craniums keine Verbindung mit dem zweiten Trigeminusaste eingehen, auffallend und unerklärt. Beides wird erklärbar und leicht verständlich durch die Beachtung der getrennt liegenden Endgebiete und der sofort nach dem Austritte aus der Schädelwand für die Augenmuskelnerven sich ergebenden Endverbreitung. Bedenkt man, dass die Orbitalwand erst mit der Entstehung des Auges eine bedeutende Ausdehnung gewonnen haben konnte, und dass eben dadurch anfänglich nahe beisammen liegende Theile aus einander rückten, so ist die Entfernung der Austrittsstelle des Oculomotorius oder des Abducens von der Austrittsstelle des Trigeminus kein Räthsel mehr, und auch der weit nach vorn gerückte Durchgang des Trochlearis wird aus der Lage seines Muskels erklärbar. Dass bei Cyclostomen, bei Lepidosiren und endlich sogar bei Amphibien einzelne Augenmuskeln vom Trigeminus Zweige erhalten, kann als ein Zustand gelten, bei dem die Verbindung der sonst discreten Nerven mit dem Trigeminus die Zugehörigkeit zu letzterem ausspricht.

Als eine bis jetzt unlösbare Frage bleibt die Entfernung der Ursprungsstätten dieser Nerven, namentlich das Verhältniss des Trochlearis zum Oculo-

motorius und Abducens bestehen. Selbst nur zur Besprechung dieser Frage bedürfte es einer tieferen Erkenntniss des Gehirns, namentlich seiner vorderen Abschnitte. Ich halte daher die von mir aufgestellten Beziehungen der genannten Nerven zu einander ebenso wie die Dimerie des Trigeminus einer ferneren Begründung bedürftig, und kann für meine Ansicht vorerst nur einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen. Die für die hintere Abtheilung der Hirnnerven aus der Vergleichung hervorgegangenen Deutungen gestalten sich demnach viel weniger bestimmt für die vorderen, das dort verhältnissmässig Klare und Einfache wird hier dunkel und complicirt, und es bleibt auch bei der genauesten Prüfung Manches problematisch.

Bei der Zusammenfassung der für den Trigeminus erörterten Momente ergibt sich also auch für diesen Nerven eine Beziehung zu einem den Spinalnerven ähnlichen Zustande. Er wird aus zwei zu einem Stamme verbundenen Nerven entstanden anzusehen sein, da er zwei zu Visceralbogen verlaufende Rami ventrales besitzt, doch darf auch die Annahme einer mächtigeren Entfaltung eines einzigen Spinalnerven nicht ausgeschlossen werden. Die Nerven der Augenmuskeln erscheinen als motorische discret austretende Wurzeln eines Theiles des Trigeminus; ihre im Verhältniss zum Trigeminus veränderte Lage erklärt sich aus den mit der Entfaltung der Orbita zusammenhängenden Modificationen des Craniums, wodurch auch ein Ramus dorsalis des Trigeminus (der Ramus ophthalmicus) einen geänderten Verlauf empfing.

Mit Bezug auf eine primitive Segmentirung des Craniums ist die Zusammensetzung des Trigeminus aus zwei Nerven von Bedeutung, da sie die Zahl der Metameren des Craniums vermehrt. Wenn wir deren mindestens fünf auf den Vagus, je eines auf Glossopharyngeus und Facialis, dann zwei auf den Trigeminus rechnen, so erhalten wir mindestens neun durch Nerven bestimmbare Abschnitte, welche bei dem Verhalten der betreffenden Nerven nach dem Typus der Spinalnerven auf Wirbel bezogen werden können. Die Deutlichkeit dieser Abschnitte ist bei der exclusiven Abhängigkeit von den sich sehr different verhaltenden Nerven in verschiedenem Maasse vorhanden, sie besteht vollständiger an den durch discret bleibende einzelne Nerven bezeichneten Abschnitten, während sie bei einer Concrescenz der Nerven verschwindet.

E. Die bisher abgehandelten Nerven waren sämmtlich mit Spinalnerven vergleichbar, indem sie bald als einzelne Nerven, bald als Complexe, bald als Theile von Nerven gedeutet werden konnten, die mit Spinalnerven in allem Wesentlichen übereinstimmten. Ausserhalb der Reihe dieser Nerven stellen sich zwei

andere, der Olfactorius und Opticus, von denen jeder solche Eigenthümlichkeiten besitzt, dass er eine besondere Beurtheilung erfordert.

Der innerhalb der Schädelhöhle liegende Theil des Olfactorius erscheint als ein vom Vorderhirn differenzirter Abschnitt, der seine Natur als Centralorgan unter keinen Umständen aufgibt, somit nicht als peripherischer Nerv angesehen werden kann. Von dem vordersten Ende dieses centralen Theiles entspringen stets zahlreiche Nerven, welche sich zum Riechorgane begeben und die eigentlichen peripherischen Nerven, die Riechnerven, vorstellen.

Je nach der grösseren oder geringeren Entfernung der Riechgrube vom Vorderhirn, gestaltet sich das Centralorgan der Riechnerven länger oder kürzer. Bei grösserer Entfernung sondert es sich in zwei Abschnitte, einen vorderen bei allen Selachiern stets dem von den Riechnerven durchbrochenen Grunde der Riechgrube angelagert bleibend, und eine gangliöse Beschaffenheit behaltend (Bulbus olfactorius), und einen hinteren, der die Verbindung mit dem Vorderhirn vermittelt (Tractus olfactorius). Der Befund des Tractus kann bei Hintansetzung der Erwägung seines constanten Verlaufes innerhalb der Schädelhöhle am meisten zu der Auffassung dieses Theiles als eines peripherischen Nerven verleiten, der ich oben entgegen getreten bin. Die Ontogenie führt zu den gleichen Resultaten, indem sie die Entstehung des Lobus olfactorius aus dem Vorderhirn kennen lehrt und die Bildung des Tractus aus einem secundären Vorgange nachweist. Dass nun die Riechnerven weder in den einzelnen Fädchen, noch in ihrem Complexe einen Anhaltepunkt zur Vergleichung mit Spinalnerven bieten, bedarf keiner Erörterung, und wird von mir nur desshalb betont, weil Versuche, diese Nerven auf Wirbel zu beziehen, noch nicht ganz aufgehört haben.

Aehnlich verhält es sich mit dem Opticus bezüglich seiner Entstehung durch Differenzirung aus der Anlage des centralen Nervensystems. Wenn dieser Nerv auch die Schädelhöhle verlässt, so verweist doch seine und theilweise seines Endapparates Entstehung auf engere Beziehungen zum Centralorgane. Diese bestimmter zu präcisiren, ist gegenwärtig unmöglich, einestheils weil das Wirbelthierauge uns bis jetzt nur in einem relativ hohen Entwickelungszustande bekannt ist, anderntheils weil die embryologischen Thatsachen bezüglich des Sehorganes nicht derart gestaltet sind, dass daraus mit einiger Sicherheit auf jenen postulirten niederen Zustand geschlossen werden könnte. In der Ontogenie des Auges scheinen zahlreiche, palaeontologisch weit aus einander liegende Stadien zusammengezogen zu sein. Damit harmonirt sowohl das frühe Auftreten der ersten Anlage in der sogenannten primären Augenblase, als auch die Betheiligung so mannichfaltiger Processe an der Bildung des Bulbus oculi. Obgleich die erste

Anlage noch weit davon entfernt ist, ein Sehorgan vorzustellen, so kann doch aus ihrem Bestehen auf eine palaeontologisch sehr weit zurück liegende Entstehung dieses Organes geschlossen werden. Danach dürfte auch der Opticus zu beurtheilen sein.

Für das Geruchsorgan deuten zwar weniger die seine Anlage begleitenden, an sich ziemlich einfachen Vorgänge, als vielmehr wiederum die frühzeitige Entstehung auf dasselbe Verhältniss hin, dessen eben beim Auge gedacht wurde. Für beide Organe ergibt sich damit ein Grund, sie für solche Einrichtungen zu halten, welche aus einem niederen Zustande in den Wirbelthiertypus übergingen.

Wenn wir uns den niedersten Wirbelthierzustand nicht spontan entstanden denken können oder nicht nach der gewiss bequemeren Praxis die Frage nach der Genese bei Seite lassen wollen, so bleibt nur die Voraussetzung eines ungegliederten, d. h. der Theilung des Körpers in Metameren entbehrenden Zustandes übrig, aus welchem der Organismus durch Metamerenbildung in die Wirbelthierform überging. Einem solchen ungegliederten Organismus scheinen die beiden Sinnesorgane angehört zu haben. Sie haben ihren Platz am vordersten Kopftheile, der der Metamerenbildung nicht unterworfen ward, wie aus der Thatsache hervorgeht, dass die vordersten Bogen des Visceralskeletes zufolge der ihnen zugetheilten Nerven einem hinter jenen Sinnesorganen liegenden Abschnitte des Craniums angehören. Endlich ist auch der Zusammenhang dieser Nerven mit Gehirntheilen zu beachten, welche dem vorderen Abschnitte des Craniums zugehören. Demzufolge wird begreiflich, dass Olfactorius (resp. dessen Endäste) wie Opticus den mit der Metamerenbildung erworbenen Einrichtungen des übrigen peripherischen Nervensystems fremd sind, und ihnen gegenüber ein ganz selbständiges Verhalten darbieten, welches für jeden dieser einem specifischen Sinnesorgan zugehörigen Nerven ein besonderes ist.

Das Verhalten der Kopfnerven zum Kopfskelet, resp. zu den dasselbe zusammensetzenden, grösstentheils aus Metameren hervorgegangenen Abschnitten lässt sich mit Zugrundelegung des Verhaltens von Hexanchus in folgender Weise übersichtlich darstellen.

Metamerie des Skeletes und der Nerven des Kopfes.

						Nerven	
Praevertebraler Abschnitt						Olfactorius Opticus	
Vertebraler Abschnitt							
		Wirbel	Untere Bogen (Visceralskelet) primäre	Untere Bogen (Visceralskelet) secundäre	**Ramus ventralis**	**Ramus dorsalis**	
Cranium	Körper und obere Bogen	I	1. Bogen	Erster oberer Labialknorpel	Ramus maxillaris superior	Ramus ophthalmicus	Trigemini.
		II	2. Bogen	Labialknorpelbogen			
		III	3. Bogen	Kieferbogen	Ramus maxillaris inferior	Ramus dorsalis	
		IV	4. Bogen	Zungenbeinbogen	Facialis	Acusticus	
		V	5. Bogen	Erster Kiemenbogen	Ramus branchialis	Ramus dorsalis glossopharyngei	
		VI	6. Bogen	Zweiter Kiemenbogen	Ramus branchialis primus	Ramus dorsalis	Vagi.
		VII	7. Bogen	Dritter Kiemenbogen	Ramus branchialis secundus		
		VIII	8. Bogen	Vierter Kiemenbogen	Ramus branchialis tertius		
		VIII	9. Bogen	Fünfter Kiemenbogen	Ramus branchialis quartus		
		IX	9. Bogen	Sechster Kiemenbogen	Ramus branchialis quintus		
		.	.	.	Rami intestinales	Ramus lateralis (?)	
		.	.	.			

Dritter Abschnitt.

Allgemeine Ergebnisse und Reflexionen.

Am Kopfskelet der Selachier sind zwei gesonderte Theile unterschieden worden: das continuirliche Cranium und eine Anzahl von ventralen Bogengebilden, die Visceralbogen. Wie vorzüglich aus dem Verhalten der Nerven nachzuweisen war, müssen die Visceralbogen als zum Cranium gehörig betrachtet werden, für welches die Nerven eine den Visceralbogen adaequate Segmentirung zu erkennen geben. Diese ist von einer am Cranium verschwundenen Metamerenbildung ableitbar, welche an den Visceralbogen fortbesteht, wenn auch durch differente Umbildungen der einzelnen Bogen vielfach unkenntlich gemacht.

Die aus dem Verhalten zu den Nerven ableitbare Segmentirung des Craniums trifft nur einen Theil desselben, jenen, der basal von der Sattellehne bis zum Anschlusse an die Wirbelsäule oder bis zum Foramen occipitale reicht. Dieser Abschnitt setzt sich unmittelbar von der Wirbelsäule her fort, in niederen Zuständen sogar ohne deutlich bestimmbare Gränze; er wird wie die Wirbelsäule von der Chorda dorsalis durchsetzt, welche hier wie in der Wirbelsäule in einzelnen Fällen fortbesteht, und endlich geht die perichordale skeletogene Schicht, welche die Anlage dieses Cranium-Abschnittes hervorgehen lässt, dieselben Differenzirungen ein, wie an der Wirbelsäule, indem sie eine besondere die Chorda umgebende Gewebsschicht bildet: die skeletogene Chordascheide.

Derselbe Abschnitt des Craniums lässt sämmtliche mit Spinalnerven homodyname und desshalb die Metameren kennzeichnende Kopfnerven austreten und ihm entspricht das Gerüste der Visceralbogen, an welches die ventralen Aeste jener Nerven sich verbreiten.

So ist an einem nicht unbeträchtlichen Theile des Craniums eine Reihe von sehr wichtigen Uebereinstimmungen mit der Wirbelsäule zu sehen, daher wird dieser Abschnitt des Craniums aus einem mit der Wirbelsäule ursprünglich gleichwerthigen Stücke des Axenskeletes hervorgegangen betrachtet werden müssen, zumal die Verschiedenheit von der Wirbelsäule aus secundären Anpassungen an neue Differenzirungen entstanden nachzuweisen war. Nach Entfernung jener Aenderungen bedingenden Momente hebt sich die Verschiedenheit des Craniums von der Wirbelsäule. Wie die Sonderung des Craniums als Ganzes nicht einmal bei allen Selachiern vollständig ausgeführt ist, da noch bei den Notidaniden die Occipital-Region sich continuirlich der Wirbelsäule verbindet, so erscheint

sie im Verhältniss zur Wirbelsäule als ein secundärer Zustand, gegen den ein mit der Wirbelsäule gleichartiger der ursprüngliche ist.

Durch die Beziehungen des durch die Nerven segmentirten hinteren Abschnittes des Craniums zur Wirbelsäule entsteht für den vorderen, die Ethmoïdal- und einen Theil der Orbital-Region umfassenden Abschnitt ein Gegensatz zum hinteren, von dem er durch den Mangel der Chorda dorsalis sich ebenso sehr unterscheidet, wie durch die hier austretenden Nerven, Opticus und Olfactorius, welche keinerlei Vergleichungen mit Spinalnerven zulassen. Für diesen vorderen, innen mit der Sattelgrube beginnenden Abschnitt ist also die Genese aus einer Concrescenz von Wirbeln nicht nur nicht nachweisbar, sondern es ist auch eine solche Entstehung dieses Abschnittes nicht einmal entfernt zu vermuthen. Ich unterscheide also am Cranium den hinteren als vertebralen und den vorderen als praevertebralen oder facialen Theil.

Der vertebrale Theil des Craniums muss als der zuerst entstandene gelten, da die hier sich treffenden Verhältnisse constanter sind als jene des praevertebralen Theiles. Auch die Erwägung der an letzterem bei den Cyclostomen bestehenden ganz bedeutenden Verschiedenheiten theilt dem vertebralen Abschnitt eine tiefere Bedeutung zu und lässt ihn als den älteren erscheinen. Wenn wir hienach den praevertebralen Abschnitt beurtheilen, so kann er nur als eine aus dem vordersten Ende des vertebralen Theiles entstandene Bildung gedacht werden, die erst nach eingetretener Concrescenz des letzten, durch Auswachsen des nunmehr continuirlichen Knorpels in Anpassung an die Riechgruben hervorging, wie er in der That auch ontogenetisch erst nach der Entstehung des vertebralen sich differenzirt. Sucht man nach den Momenten, welche für die Entstehung der Concrescenz einer Summe von wirbelartigen Segmenten gewirkt haben konnten, so kann vor Allem ein Zusammenhang mit der Ablösung der Visceralbogen nicht wohl verkannt werden, daher diese »horizontale Differenzirung« des gesammten Kopfskeletes näher zu erwägen ist. Geht man von der durch die Untersuchung über die Spritzlochknorpel festgestellten Thatsache aus, dass auch der Kieferbogen ursprünglich ein Kiemenbogen gewesen sein musste, dass also sämmtliche Visceralbogen (mit Ausnahme der Labialbogen, für welche jene Deutung nicht bestimmt gegeben werden konnte) in gleichartigen Verhältnissen sich fanden; nimmt man ferner an, dass diese Bogen ursprünglich mit dem Cranium in derselben continuirlichen Verbindung standen, in welcher ein Theil der unteren Bogen der Wirbelsäule stets bleibt, so wird die Abgliederung und schliessliche Ablösung jener primitiven Kiemenbogen von dem ihnen zugehörigen Theile des Axenskeletes als eine Folge der Steigerung ihrer physiologischen Leistung angesehen werden können, welche durch die für Ein- und Aus-

leitung des Wassers nöthigen Bewegungen des gesammten Kiemengerüstes sich aussprechen musste. Von der Ausbildung des respiratorischen Gefässnetzes und damit auch der Kiementaschen sind dann die ferneren Differenzirungen ableitbar, welche die Visceralbogen im Vergleiche mit den anderen unteren Bogenbildungen des Axenskeletes darbieten. Die Ablösung ist so auf mechanische Weise zu erklären, indem sie durch die Actionen der Bogen als nothwendig erscheint.

Es steht dabei in Frage, inwiefern diese Ausbildung der Kiemen (durch Vergrösserung der respiratorischen Oberfläche etc.) auf Kosten anderer entstand, die sich in gleichem Maasse rückbildeten und verschwanden, so dass der ursprünglich viel reicher auftretende gesammte Kiemenapparat nur zum Theil, nämlich an seinem vorderen Abschnitte sich fort erhielt. Ueber diese Frage kann nicht endgültig entschieden werden, denn es sind nur einige allerdings wichtige Thatsachen hierauf beziehbar. Einmal spricht für eine primitive Vermehrung und spätere Rückbildung der Kiemen mit Beschränkung ihrer Zahl das Bestehen zahlreicherer Kiemen bei manchen Haien (Notidaniden) und bei den Embryonen von Raja. Die Fixirung der Zahl der Kiementaschen auf fünf, wie sie bei der Mehrzahl der lebenden Selachier vorkommen, ist daher im Vergleiche zu jenem Verhalten eine Reduction, von der uns nur das Ende bekannt ist. Zweitens findet sich in der grossen Zahl der oberen Wurzeln des Vagus eine für eine primitive bedeutendere Höhe der Kiemenzahl zu verwerthende Andeutung. Aus diesen beiden Umständen mit Sicherheit auf eine primitive Vermehrung der Kiemen zu schliessen, halte ich nicht für gestattet, selbst nicht in Berücksichtigung der grossen Zahl von Kiemenbogen, welche in der niedersten Wirbelthierform, bei Amphioxus, bekannt ist. Da nun diese Thatsachen nicht gänzlich unberücksichtigt bleiben dürfen, so können sie wenigstens zur Begründung einiger Wahrscheinlichkeit jenes Verhältnisses dienen, welches wohl noch lange auf definitive Feststellung zu warten hat. Es wird also hier eine Hypothese erlaubt sein, die sich nicht bloss auf mehrere Thatsachen stützt, sondern auch keine Thatsache sich entgegen stehen hat.

Mit der Ablösung des als Kiemengerüste fungirenden Visceralskeletes von den ihm zugehörigen in der Fortsetzung der Wirbelsäule liegenden Segmenten entsteht für letztere ein gewisser Grad von Selbständigkeit mit Bezug auf das abgelöste Visceralskelet, aber eben dadurch werden engere Beziehungen jener Segmente zu einander eingeleitet, womit die einzelnen der letzteren ihre Selbständigkeit verlieren. Diese muss sich mit der Beweglichkeit mindern, und wird mit dem Aufhören derselben zu einer Verschmelzung führen. Die Wirbelsäule der Rochen und der Chimären bietet an ihrem aus verschmolzenen Wirbeln bestehenden Abschnitte treffende Beispiele für die gleiche Entstehung

durch Concrescenz gebildeter Wirbelcomplexe dar. Bei Chimaera ist der nur aus einer geringeren Wirbelzahl gebildete Complex durch den Stützapparat verständlich, welchen der mächtige dorsale Stachelstrahl sich aus den Dornfortsätzen der vordersten Wirbel gebildet hat. Die Concrescenz erscheint als eine Anpassung an jenes Gerüste, welches wieder eine Anpassung an den Stachelstrahl vorstellt. Aeussere, die Entwickelung des Stachelstrahls bedingende Verhältnisse wirkten so mittelbar auf einen Abschnitt der Wirbelsäule ein. In ähnlicher Weise ist das Verhältniss bei den Rochen. Der betreffende Abschnitt der Wirbelsäule gibt dem Schultergürtel eine Stütze ab und ist zugleich durch seine Lage unmittelbar hinter dem Kopfe und zwischen den mächtigen Brustflossen auf einen minimalen Grad von Beweglichkeit angewiesen. Wir haben also hier zwei einer Concrescenz günstige Momente: erstlich die Stützfunction für den Schultergürtel und zweitens die Lage zwischen den Brustflossen. Wir werden daher die grossartige Entfaltung der Brustflossen und deren Rückwirkung auf den Schultergürtel als Causalmoment für die Concrescenz eines Abschnittes der Wirbelsäule ansehen dürfen.

Lässt sich nun für die dem Cranium zu Grunde liegenden hypothetischen Wirbel eine ähnliche Ursache der Concrescenz erkennen, so ist auch der Weg zur Erklärung der Entstehung des Craniums gefunden. Die eine Concrescenz von Wirbelsegmenten bedingenden Momente erscheinen nun am Cranium nicht so einfach, wie sie vorhin für die Wirbelsäule aufgeführt wurden, aber sie entziehen sich auch in ihrer Complication nicht gänzlich der Nachforschung. Erstlich muss der Stützfunction für das Visceralskelet eine bedeutende Rolle zuerkannt werden. Durch am Cranium entspringende, am Visceralskelet inserirte Muskeln wird das letztere gegen das Cranium bewegt, und in dem Maasse, als die Actionen des Visceralskeletes einheitliche sind, entspringt für das Cranium die Anforderung eines soliden Continuums. Für die Ausbildung zu einem solchen ist dann zweitens die Beziehung des Craniums zu den höheren Sinnesorganen in Betracht zu nehmen, und ebenso jene zum Gehirn. Durch die Anpassung an das Labyrinth wird ein mächtiger Abschnitt der Schädelwand umgebildet, der durch seine laterale Ausdehnung sowohl die hinter ihm als vor ihm liegenden Abschnitte an Masse zurücktreten lässt, und damit zugleich die Bedeutung der dazu verwendeten Segmente verwischt. In ähnlicher Weise umgestaltend und die Selbständigkeit der ursprünglichen Segmente aufhebend, kann man sich den Einfluss der Entstehung der Orbitae vorstellen, und wird in gleicher Weise die Differenzirung der einzelnen von der Entwickelung des Gehirns und der Sonderung seiner Theile beeinflussten Abschnitte des cranialen Binnenraums in Anschlag bringen dürfen. Nicht weniger wichtig für die Entstehung einer Con-

crescenz von Wirbelsegmenten ist endlich die Lage am vordersten Abschnitte des Axenskeletes, welches mit diesem Theile bei der Locomotion beträchtlicheren Widerstand als an jedem anderen zu überwinden hat *). Wenn nun auch das Maass der Wirksamkeit dieser einzelnen Factoren keineswegs genau zu bestimmen ist, so ist doch ihr in der Concrescenz sich äusserndes Resultat nicht zu verkennen und erscheint im Allgemeinen als eine Anpassung an von aussen her wirkende Einflüsse.

Aus dem Aufhören der Selbständigkeit der einzelnen Segmente, welche durch Concrescenz einen einzigen Skelettheil bilden, resultirt der Mangel einer besonderen Muskulatur, den ich gleichfalls nicht als einen primitiven, sondern als einen secundären ansehen möchte. Die Muskulatur, welche das gesammte Cranium bewegt, beschränkt sich auf Insertionen am hintersten Abschnitt, den zum grössten Theile die Occipital-Region bildet. Dadurch gelangt die Oberfläche des Craniums dem grössten Theile nach unmittelbar unter das Integument, und empfängt somit eine neue im Gegensatz zum übrigen Axenskelete stehende Beziehung. Für diese muss übrigens ausser dem Zurücktreten der Muskeln auch noch die in dorsaler Richtung erfolgte Vergrösserung des bezüglichen Wirbelcomplexes in Anspruch genommen werden, welche in der Ausdehnung des Binnenraums, sowie durch die Verbindung mit dem Labyrinthe und manche andere untergeordnetere Veränderungen auftraten. Die aus diesen Factoren abgeleitete, die Muskulatur auf den hinteren Abschnitt beschränkende dorsale Ausdehnung des Craniums kann das Verhalten der Rami dorsales der Hirnnerven erklären, die sämmtlich sensibler Natur sind, entweder nur unbedeutende Zweige vorstellend, wie der Ramus dorsalis des Vagus und des Glossopharyngeus, oder, der Ausbildung der Endapparate entsprechend, zu mächtigen Nerven entfaltet, wie der Acusticus und der Ramus ophthalmicus des Trigeminus, von denen der erstere ebenso an die Differenzirung des Gehör-Labyrinthes angepasst ist, wie der sogenannte Ramus ophthalmicus mit der reichen Entfaltung der das ausgedehnte vordere Ende des Craniums umlagernden integumentären Sinnesorgane harmonirt.

Da die Concrescenz der das Cranium (resp. dessen vertebralen Theil) darstellenden Wirbel an die Abgliederung ihrer unteren, das Visceralskelet darstel-

*) Hier sei an ein analoges Verhalten am Brustflossenskelete der Haie erinnert, wo die vordersten dem Widerstand des umgebenden Mediums zuerst begegnenden Radien gleichfalls bedeutende Verschmelzungen erkennen und in gleicher Weise deuten lassen. Auch die voluminösere Entfaltung jener vordersten Radien, die in gleicher Weise wie die Concrescenz aus den höheren Ansprüchen an die Leistung ableitbar ist, bietet Analogieen mit dem Cranium, insofern an dessen vordersten Abschnitte (im Rostrum etc.) eine vom vertebralen Theile ausgehende Volumsentfaltung vorliegt.

lenden Bogen geknüpft aufgefasst werden muss, und ebenso mit der (palaeontologischen) Entwickelung der höheren Sinnesorgane in Verbindung steht, da ferner diese Theile in ihrer Ontogenie sehr bedeutend zusammengezogene Stadien aufweisen, so muss jener aus Acrania die cranioten Wirbelthiere hervorgehen lassende Vorgang zeitlich sehr weit zurückliegen.

Es wird dadurch verständlich, dass das Cranium nicht bloss im vollendeten Zustande keine discreten Wirbelsegmente mehr aufweist, sondern auch in seiner embryonalen Anlage nichts mehr davon erkennen lässt. Die bei den Haien, vor Allem bei den Notidaniden erhaltenen Spuren am Occipitalsegmente stellen sich dadurch um so höher in Rechnung.

Durch das Fehlen von Wirbelsegmenten in der ersten Anlage des Craniums wird die Beweisführung für die primitive Zusammensetzung eines grossen Abschnittes des Craniums aus Wirbeln zwar bedeutend erschwert, aber sie wird, wie ich gezeigt zu haben glaube, dadurch nicht gänzlich unmöglich gemacht. Auch die Bedeutung der Embryologie hat ihre Gränzen. Die Ueberschätzung ihres Werthes dünkt mich kein geringerer Fehler als die Unterschätzung, die von Jenen in so reichem Maasse geübt wird, welche nicht einmal die Bedeutung der Vererbung kennend, in den embryologischen Thatsachen nur Beziehungen zu den daraus hervorgehenden Einrichtungen des Organismus sehen. Eine Ueberschätzung der Embryologie wäre es aber, nur denjenigen Thatsachen einen genetischen Zusammenhang zuzuschreiben, welche überall embryologische Belege besitzen, und zu ignoriren, dass im Laufe der Ontogenie nicht bloss palaeontologisch weit aus einander liegende Zustände zusammengezogen sind, sondern dass gar manche derselben sogar übersprungen werden. Wenn wir wissen, dass bei den höheren Wirbelthieren nur eine geringe Anzahl von Visceralbogen sich bildet, und dass in nur dreien derselben auf das Visceralskelet niederer Wirbelthiere beziehbare Skelettheile entstehen, so werden wir, in Erwägung der zahlreicheren Visceralbogen und des darin sich bildenden Visceralskeletes der niederen Abtheilungen der Wirbelthiere, in der geringeren Zahl eine Rückbildung aus der grösseren sehen, und verknüpfen damit die beiden an sich sehr verschiedenen Thatsachen. Wir nehmen dann das spärliche Visceralskelet der höheren Formen aus dem reicheren der niederen durch Vererbung entstanden an, und werden dadurch nicht beirrt, dass bei den ersteren die Anlage des gesammten Visceralskeletes der niederen Wirbelthiere nicht mehr vorkommt. Dabei stützen wir uns auf die Veränderungen, welche das Visceralskelet bei den niederen Abtheilungen darbietet, indem wir sehen, dass schon innerhalb der einzelnen Gruppen eine Reduction erscheint.

Von zahlreichen anderen Beispielen dafür, dass die Ontogenie die lange

Wegstrecke der palaeontologischen Differenzirung bedeutend abgekürzt zeigt, will ich nur noch eines anführen. Im embryonalen Tarsus der Vögel habe ich zwei knorpelige Skelettheile nachgewiesen, von denen jeder einer grösseren Anzahl bei den Reptilien discret bestehender Knochen homolog ist. Bei manchen Reptilien zeigen diese schon die Tendenz zu einer engeren Verbindung unter einander, und bei anderen verbinden sie sich wirklich zu Einem Knochen, so dass bezüglich der Homologie dieses Stückes mit einem der bei den Vögeln einheitlich angelegten Knorpel kein Zweifel besteht. Und doch ist (mit seltenen Ausnahmen) keiner der beiden Tarsusknorpel der Vögel anders als durch ein continuirliches Knorpelstück angelegt. Das in der Reihe der Reptilien in einzelnen Stadien ausgedrückte Verhalten ist also bei den Vögeln nicht mehr auf einzelne embryonale Stadien vertheilt, sondern tritt sogleich in einem bei Reptilien erst spät erworbenen Befunde auf. Gegen die Anwendung dieser Beispiele von einer Zusammenziehung einzelner Stadien, einem Ueberspringen der niederen Zustände im Laufe der Ontogenie, kann man den Einwand erheben, dass beim Cranium doch der Fall anders liege; während in jenen Fällen durch die Vergleichung zu beweisen ist, dass z. B. ein auch in der ersten Anlage einheitlicher Skelettheil aus mehrfachen durch Concrescenz hervorging, so ist für die Deutung des Craniums als eines Wirbelcomplexes jene Art der Beweisführung unmöglich, denn es gibt kein Wirbelthier, an dem das Cranium einmal aus Wirbeln bestände. Von diesem Einwand liesse sich sofort die Hauptstütze wegnehmen, indem man bei Amphioxus den ganzen der Ausdehnung der Athemhöhle entsprechenden Abschnitt des Körpers als Kopf betrachtet, der dann aus zahlreichen einzelnen Wirbeln homodynamen Segmenten sich zusammensetzte und somit auf dem niedersten Zustande der Differenzirung sich befände *). Obgleich ich diese Deutung für richtig halte, will ich doch hier keinen Gebrauch von ihr machen, da der Zustand des Kopfes bei Amphioxus mit jenem der übrigen Wirbelthiere durch keine Uebergangsformen vermittelt wird.

*) In der That entsprechen alle Verhältnisse bei Amphioxus den Anforderungen, die man nach den für die Selachier gegebenen Darlegungen für den niedersten Zustand des Wirbelthierkopfes stellen muss. Wenn man jenen beträchtlichen Körpertheil von Amphioxus als Kopf zu deuten sich scheute, so geschah diess nur, weil man im Wirbelthierkopf stets eine relativ geringe Anzahl von Wirbelsegmenten zu suchen gewöhnt war. Bedenkt man die von den Selachiern her erkennbare viel grössere Zahl von Segmenten, und bringt man damit die Hinweisungen auf eine noch bedeutendere Zahl in Verbindung, so verliert die vorgetragene Deutung für Amphioxus das von vornherein Befremdende. Da aber dieser indifferente Kopftheil des Amphioxuskörpers nur discrete Segmente besitzt, fehlt ihm ein Cranium, für welches jene nur die Elemente vorstellen, und wir müssen ungeachtet des durch das Visceralskelet zu unterscheidenden Kopfes in Amphioxus einen Repräsentanten der Acrania sehen.

Ich begegne daher jenem Einwand auf eine andere Weise. Indem durch ihn die Unzulänglichkeit der embryologischen Nachweise zugestanden wird, treten die von mir angeführten Beispiele in bessere Kraft, denn durch sie sollte ja belegt werden, dass primitive Zustände in vielen embryologischen Befunden übersprungen werden, indem der in der ersten Embryonalanlage erscheinende Zustand sehr häufig nicht mehr den Einrichtungen entspricht, aus denen allein er sich gebildet haben kann. Was dann die Vergleichung betrifft, so ist allerdings die Aufstellung einer speciellen Homologie nicht möglich, da bei den Cranioten ein Craniumzustand mit discreten Wirbeln unbekannt ist. Um so vollständiger gelingt die Beweisführung auf den Weg der Homodynamie. Es war möglich, alle dem von der Chorda durchzogenen Abschnitte des Craniums zugetheilten Hirnnerven mit Spinalnerven zu vergleichen, und durch die Erkenntniss eines mit Spinalnerven gleichen Verhaltens darf auch der von ihnen durchsetzte Theil des Craniums um so mehr von einem mit der Wirbelsäule gleichen Abschnitte des Axenskeletes abgeleitet werden, als vieles Andere in der Schädelanlage mit der Wirbelsäule grösste Uebereinstimmung zeigt. Die Beziehung der Spinalnerven zu den Wirbelsegmenten inducirt die Aufstellung von Segmenten am Cranium nach Maassgabe der einzelnen mit Spinalnerven übereinkommenden Hirnnerven. So gelangt man zu demselben Resultate, wie durch die directe Vergleichung des einheitlichen Craniums mit einem aus discreten Wirbeln zusammengesetzten.

Die Verwerthung aller einzelnen aufgeführten, den Bau des Selachiercraniums betreffenden Thatsachen, sowie der aus ihnen gezogenen Schlüsse führt uns zu folgender Auffassung des Kopfskeletes.

Das gesammte Kopfskelet bildet einen ursprünglich mit dem übrigen Axenskelete in allem Wesentlichen übereinstimmenden Theil. Beide durchzieht die Chorda dorsalis, um welche obere und untere Bogenstücke sich bilden. Sie vertheilen sich auf die Metameren des Körpers und stellen Wirbelsegmente vor. Der die Chorda umziehende Theil des Bogenknorpels bildet den Wirbelkörper. Die oberen Bogen umschliessen einen das centrale Nervensystem bergenden Canal. Die unteren Bogen bieten am vorderen Theile des Körpers andere Verhältnisse als am hinteren, zeigen also eine Differenzirung. Am vorderen Abschnitte finden sich zwischen ihnen spaltartige Durchbrechungen, deren Wände das respiratorische Gefässnetz tragen, sie führen in die Athemhöhle, von deren Ende der Darmcanal beginnt. Die hinteren unteren Bogen dagegen liegen in der continuirlichen Leibeswand,

welche die Leibeshöhle umschliesst. Sie sondern sich längs der Leibeshöhle in bewegliche Anhänge, Rippen, und bleiben im hintersten oder caudalen Abschnitte des Körpers in primitiver Verbindung mit den Wirbelkörpern.

Die vorderen, die Athemhöhle umziehenden Bogen bilden das Visceralskelet. Sie gliedern sich von den ihnen zugehörigen Wirbelkörpern ab, und während an einem Theile von ihnen der respiratorische Apparat sich complicirter gestaltet, erliegen andere, die hinteren Visceralbogen, einer Rückbildung, so dass die Ausbildung der Kiemen an vorderen Bogen von einer Minderung der Kiemenbogenzahl begleitet wird. Die Beziehung zu den Kiemen erhält sich gleichfalls nicht für alle persistirenden Visceralbogen. Von den beiden vordersten ist es zweifelhaft, ob sie jemals Kiemenbogen waren, sie bilden die Lippenknorpel, und mit der Sonderung des dritten Bogens zu einem die Mundöffnung umgränzenden, sie öffnenden und schliessenden Apparate gliedert sich derselbe jederseits in zwei mächtige Knorpel, welche die Kiefertheile vorstellen. Damit geht eine Rückbildung der hinter dem Kieferbogen liegenden ersten Kiemenspalte einher. Sie reducirt sich von unten her auf einen schliesslich nur vom oberen Abschnitte der betreffenden Bogen begränzten Canal, der als Spritzlochcanal theilweise fortbesteht. Der folgende hat durch die Umwandlung der vor ihm liegenden Kiemenspalte gleichfalls Veränderungen erfahren. Er gliedert sich wie der Kieferbogen in je zwei Stücke, behält aber durch die hinter ihm liegende Kiemenspalte seine respiratorische Bedeutung, wenn er auch als Zungenbeinbogen bezeichnet wird. Von den folgenden Bogen bleiben fünf bis sieben als Kiemenbogen bestehen, doch dient der letzte nur zur Begränzung der letzten Kiemenspalte, da er keine Kieme mehr trägt. Die kiementragenden dieser Bogen bieten in Anpassung an die grössere Beweglichkeit fordernde Function an ihren oberen und unteren Stücken eine neue Gliederung.

Durch die ausser Zusammenhang mit dem dorsalen, aus Wirbelkörpern und oberen Bogen gebildeten Theile des Kopfskeletes vor sich gehende Sonderung des Visceralskeletes nach dem Principe der Arbeitstheilung in verschiedene Abschnitte bleibt jener obere Theil ausser directer Betheiligung und bildet ein Continuum, an welchem durch zahlreiche Anpassungen die primitive

Gleichartigkeit der Segmente verwischt wird. Dieser Abschnitt bildet das vertebrale Cranium, dessen Basis einer Summe von Wirbelkörpern entspricht, deren obere Bogen die seitlichen und oberen Theile des Craniums hervorgehen lassen.

Jene Anpassungen gehen theils von der An- und Einlagerung der Sinnesorgane aus, theils stehen sie mit Veränderungen des vordersten zum Gehirn sich umwandelnden Abschnittes des centralen Nervensystems in Verbindung.

Zum minderen Theile spielt auch das Visceralskelet noch eine Rolle, indem einige Stücke desselben zu dem durch Concrescenz entstandenen einheitlichen Cranium neue Beziehungen gewinnen. Durch voluminösere Entfaltung dehnt sich das persistirende Visceralskelet im Verhältniss zu dem ihm ursprünglich zugehörigen Theil des Craniums nach hinten zu aus und verliert damit zum grossen Theile die Lage unter dem Cranium. —

Indem sich diese Auffassung der Entstehung des Kopfskeletes durch die Verknüpfung zahlreicher oben im Einzelnen und ausführlich mitgetheilter Thatsachen begründen lässt, so fragt es sich noch, wie gross die Tragweite derselben sei und wie namentlich die übrigen Wirbelthiere sich hiezu verhalten. Die Verbindung mit Amphioxus ist bereits angeknüpft worden, und die Uebertragung derselben Auffassung auf die Craniota ist in dem Maasse berechtigt, als das Kopfskelet derselben von jenem der Selachier sich ableiten lässt. In dieser Beziehung fällt die Thatsache schwer ins Gewicht, dass wir bei den Selachiern es mit einem »Primordialcranium« zu thun hatten, und dass ebenso das Visceralskelet ein »primordiales« ist, beide in Verhältnissen uns entgegentretend, gegen welche die der übrigen Craniota in bedeutenden Umwandlungen erscheinen. Wenn sich das, was das Kopfskelet der Selachier an primitiven, auf eine erste nicht mehr bestehende Kopfskeletform beziehbaren, aber die Reconstruction dieser Form aus der Vergleichung gestattenden Organisationserscheinungen besitzt, bei den übrigen Wirbelthieren, selbst bei Ganoïden und Teleostiern, nicht mehr in demselben Grade erhalten hat, so ist das keineswegs befremdend und die für die Selachier gewonnene Auffassung abschwächend, vielmehr entspricht es genau den Veränderungen, welche mit der weiteren Entfernung vom gemeinsamen Ausgangspunkte nach dem Gesetze der Divergenz des Charakters der Organisation Platz greifen mussten. Bereits innerhalb der Abtheilung der Selachier gehen viele der die Urform des Kopfskeletes bekundenden Einrichtungen bedeutende Modificationen ein. Schon bei den Haien zeigen sich diese in einzelnen Gruppen, und noch mehr sind sie bei den Rochen ausgeprägt, die Abweichung von

der Urform in gleichem Maasse bezeugend. Jene primitiven Verhältnisse sind somit auslaufende Erscheinungen, für die eine Fortsetzung in höher differenzirte Abtheilungen um so weniger zu erwarten ist, als sie selbst bei den Selachiern schon den typischen Charakter verlieren.

Von früheren Erklärungsversuchen des Kopfskeletes ist der hiemit gelieferte verschieden. Anstatt die primitive Zusammensetzung des Craniums aus einzelnen Wirbeln durch alle Abtheilungen der Wirbelthiere hindurch zum Nachweis zu bringen, wie es die auf den knöchernen Schädel gegründete alte Wirbelhypothese versucht hatte, finden wir gerade an den von jenen Forschungen nicht berührten, im knorpeligen Zustande beharrenden Primordialcranien das primitive Verhalten am deutlichsten. Die von mir in dieser Schrift begründete Hypothese findet daher nirgends mit jener älteren einen directen Verknüpfungspunkt. Das materielle Substrat ihrer Begründung ist für beide Hypothesen ein gänzlich verschiedenes, für mich war es der erste Zustand des Kopfskeletes, der seine höchste Ausbildung bei den Selachiern zeigt, bei den übrigen Cranioten räumlich oder zeitlich nur theilweise sich erhaltend, und in verschiedenem Maasse durch neue Gebilde, die Kopfknochen, verdrängt, zerstört und ersetzt; für die ältere diesen primordialen Zustand des Craniums ignorirende Hypothese bilden die Kopfknochen selbst das Substrat. Die Cranien ohne Knochen liegen dabei gänzlich ausser dem Bereiche der Beurtheilung, denn es sind Gebilde, an denen von jenem Standpunkte aus noch keine Segmente unterscheidbar sind. Am Cranium kommt demnach ganz verschieden von der Wirbelsäule die Andeutung einer Gliederung erst mit der Ossification zur Erscheinung. Nach unserer Auffassung dagegen ist die Metamerie am Knorpelcranium der Selachier nur in ihren letzten Ausläufern wahrnehmbar. Sie ist am Substrate selbst zwar nicht im vollsten Umfange vorhanden, aber sie ist erschliessbar aus zahlreichen Thatsachen, von denen keine mit der anderen im Widerspruch steht.

Eine andere Verschiedenheit gegen die ältere, das ganze Cranium in eine verhältnissmässig geringe Zahl von Segmenten zerlegende Auffassung bildet die grössere Zahl der Metameren, sowie deren Beschränkung auf die hintere als vertebrale bezeichnete Hälfte des Craniums.

Sowohl in der Methode als im concreten Objecte und endlich im speciellen Ergebnisse meiner Untersuchung bestehen somit bedeutende Unterschiede von der früheren das gleiche Thema behandelnden Forschung. Bei dieser Verschiedenheit der Wege ist das Endziel doch das gleiche geblieben: die Erkenntniss nämlich, dass im Kopfskelet der Wirbelthiere keine absolut neue, dem übrigen Organismus fremde Bildung vorliege, sondern dass dasselbe durch Umformung

derselben Theile entstanden sei, wie sie minder verändert das übrige Axenskelet als Wirbel zusammensetzen. —

Indem ich diese Abhandlung schliesse, glaube ich noch den Wunsch aussprechen zu dürfen, der Leser möge bei Beurtheilung des Ganzen vom Einzelnen ausgehend die thatsächlichen Grundlagen prüfen, auf welche ich meine Folgerungen stütze. Aber ebenso nöthig ist wieder die Verknüpfung der einzelnen Thatsachen und deren Werthschätzung für's Ganze. Wer von vorn herein in der Organismenwelt nur zusammenhangslose Existenzen sieht, bei denen etwaige Uebereinstimmungen der Organisation als zufällige Aehnlichkeiten erscheinen, der wird den Resultaten dieser Untersuchung fremd bleiben, nicht bloss weil er die Folgerungen nicht begreift, sondern vorzugsweise weil ihm die Bedeutung der Thatsachen entgeht, auf welche jene sich gründen. Die Thatsache an sich ist aber ebenso wenig ein wissenschaftliches Ergebniss, als eine Wissenschaft aus blossen Thatsachen sich zusammensetzt. Was letztere zur Wissenschaft bildet, ist ihre Verknüpfung, durch jene combinatorische Denkthätigkeit, welche die Beziehungen der Thatsachen zu einander bestimmt.

Erklärung der Abbildungen.

Für sämmtliche Tafeln gültige Bezeichnungen, sofern bei einzelnen Figuren nicht eine besondere Bezeichnung aufgeführt ist.

A. An den Darstellungen des Craniums.

Ch Chorda dorsalis.
W Wirbelsäule.
Fo Occipitalloch.
Co Occipitalleiste.
op Seitlicher Occipitalfortsatz.
oc Occipitalcondylus.
ob Occipitalfacette.
Po Postorbitalfortsatz.
Pr Praeorbitalfortsatz.
Vp Vestibularvorsprung der Labyrinth-Region.
α Vorsprung des vorderen } Bogenganges.
β » » hinteren } Bogenganges.
γ » » äusseren } Bogenganges.
v Mündung eines in den Schädel führenden Canals.
kg Gelenkfläche für das Palato-Quadratum am Postorbitalfortsatz.
g Gelenkfläche für den Zungenbeinbogen.
g' Gesonderter Theil derselben.
gf Hinterer Fortsatz des Pfannenrandes.
gf' Oberer Fortsatz des Pfannenrandes.
B Basalecke.
Bp Basalplatte.
δ Loch in derselben.

mg Palato-Basal-Gelenkfläche.
os Augenstiel.
C Querer Basalcanal.
ca Carotiscanal.
S Sattellehne.
ps Praesphenoïdvorsprung.
Pg Parietalgrube.
π Vorderes } Parietalloch.
ϱ Hinteres }
R Rostrum.
R' Medialer } Schenkel.
r Lateraler }
r' Anhang des Rostrums.
D Praefrontallücke.
m Schlussmembran derselben.
E Basalcommunication.
V Mediane Leiste des Internasalknorpels.
N Nasenkapsel.
Na Nasengrube.
Ol Olfactoriusbucht der Schädelhöhle.
M Seitlicher Fortsatz der Ethmoïdal-Region.

Nervenaustrittsstellen:

Vg Vagus.
vg Sogenannte untere (vordere) Wurzeln derselben (Hypoglossus).
Gp Glossopharyngeus.
Fa Facialis.
f Knorpelbrücke über den Facialisaustritt.
fa Fenster des Facialiscanals.
Tr Trigeminus.
τ Knorpelbrücke über den Ramus I. Trigemini.
Tr' Erster Ast des Trigeminus (R. ophthalmicus).
φ Foramina supraorbitalia.
cp Austrittsöffnung des R. ophthalmicus aus der Orbita (orbitale Oeffnung des Praeorbitalcanals).
cp' Austrittsöffnung des R. ophthalmicus auf das Schädeldach (frontale Oeffnung des Praeorbitalcanals).
ip Praeorbital-Incisur.
ce Obere Oeffnung des Ethmoïdalcanals.
ce' Untere Oeffnung desselben.
ie Ethmoïdal-Incisur.
pr Kleines Praeorbitalloch.
w Innere (orbitale) Oeffnung } des Orbito-Nasalcanälchens.
w' Aeussere » » }

B. An den Darstellungen des Visceralskeletes.

L Praemaxillarknorpel.
L' Maxillarknorpel.
L'' Praemandibularknorpel.
PQ Palato-Quadratknorpel (Oberkiefer).
Q Quadratstück desselben.
P Gaumentheil desselben (Oberkieferfortsatz).
P' Abgelöstes Stück.
p Gelenkfortsatz.
m Muskelfortsatz.
Md Mandibularknorpel (Unterkiefer).
kr Spritzlochknorpel.
Hm Oberes Stück
hy Unteres »
hr, *hr'*, *hr''* Radien
C Copula
} des Zungenbeinbogens.

I, II, III, IV, V, VI, VII Erster bis siebenter Kiemenbogen.
An denselben:
1 Unteres Endglied, Copulare.
2 Unteres
3 Oberes } Mittelglied.
4 Oberes Endglied, Basale.
c' c'' c''' c'''' Copulae.
C' Letzte Copula, Copulaplatte.
βϱ Ventrale
βϱ' Dorsale } Spangen der äusseren Kiemenbogen.

Die Darstellungen auf Taf. I—XX sind sämmtlich in natürlicher Grösse, bis auf einzelne Figuren, deren Verhältniss besonders bemerkt ist.

Tafel I.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Craniums von Heptanchus.
Fig. 2. » » » » » Hexanchus.
Fig. 3. » » » » » Scymnus.

Tafel II.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Craniums von Cestracion.
Fig. 2. » » » » » Galeus.
Fig. 3. » » » » » Acanthias.
Fig. 4. » » » » » Prionodon glaucus.

Tafel III.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Craniums von Rhynchobatus laevis.
Fig. 2. » » » » » Raja.
Fig. 3. » » » » » Torpedo.
Fig. 4. » » » » » Pristis.
Fig. 5. » » » » » Trygon.
Fig. 6. Bezahnung des Oberkieferstückes bei Hexanchus griseus nahe am hintersten Ende. Doppelt vergrössert.
Fig. 7. Bezahnung des Unterkiefers von demselben an entsprechender Stelle. Doppelt vergrössert.
Für Fig. 6 u. 7:
a, *b* die letzten scharfen Zähne,
c Uebergangsformen zu
d, *e* hinterste Plattenzähne:

Tafel IV.

Fig. 1. Mediandurchschnitt des Craniums von Heptanchus.
Fig. 2. » » » » Hexanchus.
(Die Ethmoïdal-Region dieses Präparates ist von oben nach abwärts etwas comprimirt.)
Fig. 3. Mediandurchschnitt des Craniums von Scymnus.

Tafel V.

Fig. 1. Medianschnitt des Craniums von Mustelus.
Fig. 2. » » » » Galeus.
Fig. 3. » » » » Prionodon melanopterus.
Fig. 4. » » » » Scyllium catulus.
Fig. 5. » » » » Cestracion. Verkleinert (vergl. Taf. II, Fig. 1).
Fig. 6. » » » » Squatina.

Tafel VI.

Fig. 1. Medianschnitt des Craniums von Centrophorus calceus.
Fig. 2. » » » » Acanthias.
Fig. 3. » » » » Rhynchobatus.
Fig. 4. » » » » Raja.
Fig. 5. » » » » Torpedo marmorata.
Fig. 6. » » » » Trygon.

Tafel VII.

Fig. 1. Obere Ansicht des Craniums von Heptanchus.
Fig. 2. » » » » » Hexanchus. Verkleinert.
Fig. 3. » » » » » Scymnus.
Fig. 4. » » » » » Acanthias.
Fig. 5. » » » » » Centrophorus granulosus.
Fig. 6. » » » » » Spinax niger.

Tafel VIII.

Fig. 1. Obere Ansicht des Craniums von Centrophorus calceus.
Fig. 2. » » » » » Mustelus.
Fig. 3. » » » » » Galeus.
Fig. 4. » » » » » Prionodon glaucus.
Fig. 5. » » » » » Scyllium catulus.
Fig. 6. » » » » » Pristiurus.

Tafel IX.

Fig. 1. Obere Ansicht des Craniums von Zygaena. Die punktirte Linie *CN* deutet die Ausdehnung der Nasengrube an. Verkleinert.
Fig. 2. Obere Ansicht des Craniums von Rhynchobatus.
Fig. 3. Vordere Ansicht des Craniums von Cestracion. Verkleinert.
Fig. 4. Hintere Ansicht desselben. Verkleinert. Rechterseits ist das obere Stück des Zungenbeinbogens entfernt, welches links in seiner Verbindung mit dem Unterkiefer sichtbar ist.
su Sustentaculum.
Fig. 5. Hinterer Abschnitt des Craniums von Zygaena in seitlicher Ansicht. Verkleinert.
Fig. 6. Kopfskelet von Myliobatis, seitliche Ansicht. Das Hyomandibulare ist an seinem Schädelgelenke etwas nach vorn gezogen und zugleich über den Gelenkkopf des Unterkiefers vorgerückt dargestellt.
α Nasenflügelknorpel.
z Knorpelstück am Hyomandibulare..
F » » Unterkiefer.

Tafel X.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Hexanchus.
Fig. 2. » » » » » Heptanchus.

Tafel XI.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Scymnus.
Fig. 2. » » » » » Squatina.
Fig. 3. » » » » » Mustelus.
Fig. 4. Ventrale » » » » Trygon tuberculata.
Vom Kiemenskelete ist nur die Copula des Zungenbeinbogens *C*, sowie die Copularplatte *C'* dargestellt, letztere nur mit ihrem vordersten Theile.
R Rostrum.
N Nasenkapseln.
α Innerer } Nasenflügelknorpel.
β Aeusserer }
L Lippenknorpel (Praemaxillarknorpel).
M Schädelflossen-Knorpel.
Pp Propterygium der Brustflosse.
Bp Basalstück des Propterygiums.
Bp' Vorderer dem Cranium articulirender Theil desselben.

Tafel XII.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Centrophorus calceus.

Fig. 2. » » » » » Galeus.

Fig. 3. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Cestracion mit dem äusseren Visceralskelet. Verkleinert.

Fig. 4. Ansicht des Kopfskeletes von Squatina von oben.

Fig. 5. Visceralskelet von Scyllium mit dem Herzen und Herzbeutel, von der ventralen Fläche gesehen.

dc Ductus Cuvieri, lagert in einem Einschnitte des letzten Kiemenbogens.
at Vorhof.
V Herzkammer.
ca Conus arteriosus.
ab Stamm der Kiemenarterie.
P Pericardium, dessen ventrale Wand entfernt ward.
ϱ ϱ' Rudimente von Kiemenstrahlen.

Tafel XIII.

Fig. 1. Kopfskelet von Raja von oben gesehen. $\frac{1}{2}$.

Fig. 2. Kopfskelet und Brustflossen von Trygon von oben.

Pp Propterygium der Flosse.
Bp Basale des Propterygium.
R Radien der Flosse.

Fig. 3. Kopfskelet von Torpedo von oben.

l l' Ligamente.

Fig. 4. Kiemenbogen von Pristis mit den Kiemenblättchen. $\frac{2}{1}$.

l Leistenförmiger Vorsprung, von welchem die lateralen Blättchen entspringen.

Fig. 5. Skelet des zweiten Kiemenbogens von Pristis. $\frac{2}{1}$.

ϱ Mittelstrahl mit den benachbarten Radien an der Basis verschmolzen.

Fig. 6. Skelet des ersten Kiemenbogens von Pristis.

a Oberes } Gliedstück.
b Unteres }
c Scheinbares Mittelglied.

Tafel XIV.

Fig. 1. Kopfskelet von Rhynchobatus, in ventraler Ansicht. Am linken Schädelflossenknorpel *M* ist eine straffe, denselben mit der Nasenkapsel verbindende Membran μ angegeben.

Fig. 2. Kopfskelet von Pristis in ventraler Ansicht. Boden der Nasengruben offen gelegt; rechterseits die Riechschleimhaut herausgenommen.

ol' Eintrittsloch des Riechnerven.

Die medialen Theile des Visceralskeletes sind zu einer Platte Σ verbunden, an der Leisten und Canäle sich erheben, letztere von einem das Herz bergenden Raume ausgehend, dessen Decke das vergrösserte Copulastück *C'* bildet.

a Canal für den vorderen Theil des Kiemenarterienstammes.
b Vordere Mündung dieses Canals.
c Vordere seitliche Oeffnung.
d Hintere seitliche Oeffnung des Kiemenarteriencanals.

Fig. 3. Ventrale Ansicht des Kopfskeletes von Trygon. Die Kiemenbogen sind linkerseits weggenommen bis auf einen Theil der oberen Verbindungsstücke (*br*) mit der Wirbelsäule.
a' Lateraler Theil } der Nasenöffnung.
b Medialer » }
α Nasenflügelknorpel.
β Medialer } Fortsatz desselben.
γ Lateraler }
Σ Copula sämmtlicher Kiemenbogen.

Fig. 4. Hintere Ansicht des Craniums von Raja. Verkleinert.
Fig. 5. » » » » » Pristis.
Fig. 6. Kiemenbogenskelet von Raja, linke Hälfte von der Innenseite. Verkleinert.
Fig. 7. Medianschnitt durch die Sattellehne der Schädelbasis von Acanthias (Embryo von 25 Cm. Länge), schwach vergrössert.
Fig. 8. Spritzlochknorpel: *A* von Centrophorus granulosus,
B » Acanthias vulgaris,
C » Scyllium catulus.

Tafel XV.

Fig. 1. Hintere Ansicht des Kopfskeletes von Heptanchus. Die Kiemenbogen sind nicht mit dargestellt, dagegen ist der ganze dem Kieferbogen angeschmiegte Zungenbeinbogen sichtbar.
l Ligament vom Cranium zum oberen Ende des Hyomandibulare.
l' Tieferes Ligament.

Fig. 2. Hintere Ansicht des Kopfskeletes von Hexanchus. Verkleinert.
Fig. 3. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Rhynchobatus.

Tafel XVI.

Fig. 1. Untere Ansicht des Kopfskeletes von Centrophorus calceus. Das äussere Kiemenskelet ist in situ dargestellt.
Fig. 2. Untere Ansicht der Ethmoïdal-Region von Cestracion.
Fig. 3. Dieselbe Darstellung von Heptanchus.
Fig. 4. » » » Acanthias.

Für die drei Figuren gilt:
a Laterale Oeffnung der Nasengrube.
b Mediale » » »
α Vorderer Fortsatz des Nasenflügelknorpels.
β Hinterer Fortsatz desselben.
l Membranös verschlossene Lücke in der unteren Nasengrubenwand.

Fig. 5. Unterfläche des Kopfes von Scyllium canicula. Auf der rechten Seite ist das Skelet präparirt, links das Integument gezeichnet.

Mf Mundwinkelfalte.
Nk Nasenklappe.
Nr Nasenrinne.

Fig. 6. Dieselbe Darstellung von Pristiurus melanostomus.
Bezeichnung wie in voriger Figur.
* Freies dem Unterkiefer angeschlossenes Knorpelstück — (Kieferbogen-Radius).

Fig. 7. Mund und Nasenregion von Raja vomer, rechterseits ist das betreffende Skelet präparirt, während linkerseits die Umrisse der Skelettheile auf den Weichtheilen mit punktirten Linien angegeben sind.
α, β wie Fig. 4.

Tafel XVII.

Fig. 1. Kopfskelet von Raja von der Unterfläche. $\frac{1}{2}$.

Fig. 2. Aeusseres Visceralskelet von Galeus in ventraler Ansicht.
H Herzkammer.
Ca Conus arteriosus.

Fig. 3. Aeusseres Visceralskelet von Cestracion in ventraler Ansicht und in der Beziehung zu den Kiemen dargestellt. Verkleinert.

Fig. 4. Basis cranii von Scymnus (linke Hälfte ohne die Nasengegend).

Fig. 5. Basis cranii von Cestracion (rechte Hälfte ohne die Nasengegend).

Fig. 6. Untere Ansicht der Nasengegend von Mustelus.
Bezeichnung wie in Fig. 4 auf vorhergehender Tafel. Die Nasenklappe (α) ist vorwärts aufgeschlagen.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Kiemenskelet von Heptanchus von oben. Verkleinert.
Fig. 2. » » Hexanchus von oben, rechte Hälfte nach aussen niedergelegt. Verkleinert.
Fig. 3. » » Acanthias in ventraler Ansicht.
Fig. 4. » » Scyllium catulus, linke Hälfte, innere Ansicht.
Fig. 5. » » Prionodon glaucus, ventrale Ansicht.
Fig. 6. » » Spinax niger, ventrale Ansicht.

Tafel XIX.

Fig. 1. Kiemenskelet von Squatina, ventrale Ansicht.
Fig. 2. » » Scymnus.
Fig. 3. » » Cestracion.
Fig. 4. » » Galeus, obere Ansicht, rechte Hälfte der Bogen niedergelegt.

Tafel XX.

Fig. 1. Ventrale Ansicht des Kopfskeletes von Torpedo.

Fig. 2. Oberkieferfortsatz des Palato-Quadratknorpels von Hexanchus, innere Ansicht.
m Muskelinsertionsstelle.

Fig. 3. Dieselbe Darstellung von Heptanchus.
g Gelenkfläche gegen den Postorbitalfortsatz.

Fig. 4. Dieselbe Darstellung von Centrophorus calceus.

Fig. 5. Linke Labyrinth-Region des Craniums von Hexanchus in horizontalem Durchschnitt.

Fig. 6. Dieselbe von Heptanchus.

Fig. 7. » » Centrophorus calceus.

Für Figg. 5—7:

CC Cavum cranii.
p Labyrinth-Vorsprung ins Cavum cranii.
Co Crista occipitalis.
Vs Vorhof.
α' Ampulle des vorderen Bogenganges.
β' Hinterer Bogengang auf dem Querschnitte.
γ' Ampulle des äusseren Bogenganges.
γ'' Acusserer Bogengang.
v Canal in die Schädelhöhle.
vg' Canälchen für den Ramus dorsalis des N. vagus.
gp » » » » » » N. glossopharyngeus.
φ' φ'' » » Rami frontales des R. ophthalmicus.

Fig. 8. Senkrechter Durchschnitt der linken Labyrinth-Region des Craniums von Heptanchus.

CC Cavum cranii.
Po Postorbitalfortsatz.
g Gelenkfläche.
v Vorhof.
e Aeusserer Bogengang.
p Ende des hinteren } Bogenganges.
p' Anfang des hinteren }
Vp Vestibularvorsprung.

Fig. 9. Dieselbe Darstellung von Acanthias.

a Anfang des vorderen Bogenganges.

Die übrigen Bezeichnungen wie in vorhergehender Figur.

Tafel XXI.

Fig. 1. Vordertheil eines 3,5 Cm. langen Embryo von Acanthias vulgaris in ventraler Ansicht.

ol Riechgrube.
m Mundöffnung.
br Aeussere Kiemenfäden der Spritzlochkieme.
K Kieferbogen.
P Anlage der Brustflosse.
D Dottersackstiel.

Fig. 2. Seitliche Ansicht desselben Embryo nach Entfernung der äusseren Spritzlochkiemen. Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 3. Medianschnitt durch den Kopf eines Embryo von 3,7 Cm. Länge.

V Vorderhirn.
M Mittelhirn.

H Hinterhirn.
N Nachhirn.
Ch Chorda dorsalis.
ch Vorderes hakenförmig gekrümmtes Ende derselben.
m Mundöffnung.
Sp Innere Oeffnungen der Kiementaschen.

Fig. 4. Kopf eines älteren (5 Cm. langen) Embryo im Medianschnitt.
k Herzkammer.
Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 3.

Fig. 5. Senkrechter Querschnitt durch den occipitalen Theil der Basis cranii eines 12 Cm. langen Embryo von Heptanchus cinereus, mässig starke Vergrösserung.
Ch Chorda dorsalis.
C Chordascheide.
F Skeletogene Scheide.
L Membrana limitans.
B Knorpel der Schädelbasis.

Fig. 6. Querschnitt durch die Basis cranii desselben Embryo näher gegen die Sattelregion.
B' Knorpel der Schädelbasis über der skeletogenen Chordascheide von beiden Seiten her zusammentretend.
Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 5.

Fig. 7. Theil eines senkrechten Querschnittes durch die Schädelbasis eines 5 Cm. langen Embryo von Acanthias vulgaris (cf. Taf. XXII, Fig. 2), starke Vergrösserung.
Bezeichnung wie in Fig. 5.

Fig. 8. Querschnitt durch die Schädelbasis eines Embryo von Acanthias vulgaris von 24 Cm. Länge. Schwache Vergrösserung.
K Verkalkte Corticalschicht.
Uebrige Bezeichnung wie in Fig. 5.

Tafel XXII.

Fig. 1. Senkrechter Querschnitt durch die Labyrinth-Region des Kopfes eines Acanthias-Embryo von 3,5 Cm. Länge.
Ch Chorda dorsalis, umgeben von ihrer als heller Saum erscheinenden Scheide.
K Knorpel der Schädelbasis.
A Vorhoftheil des Labyrinthes.
B Bogengang-Anlage.
R Recessus Labyrinthi in den auf die Schädeloberfläche ausmündenden Labyrinthcanal führend.
C Querschnitt durch den Labyrinthcanal.
S Spritzloch-Canal.
N Nervenstamm (Facialis).

Fig. 2. Senkrechter Querschnitt durch die Basis cranii eines 5 Cm. langen Acanthias-Embryo.
Ch Chorda dorsalis.
E Aeusserste Chordaschicht (Chorda-Epithel).
C Chordascheide.

F Skeletogene Scheide.
L Membrana limitans (externa).
B Knorpel der Schädelbasis.

Fig. 3. Theil eines senkrechten Querschnittes durch die Schädelbasis eines 3,5 Cm. langen Embryo von Acanthias vulgaris. Starke Vergrösserung.
Bezeichnung wie in voriger Figur.

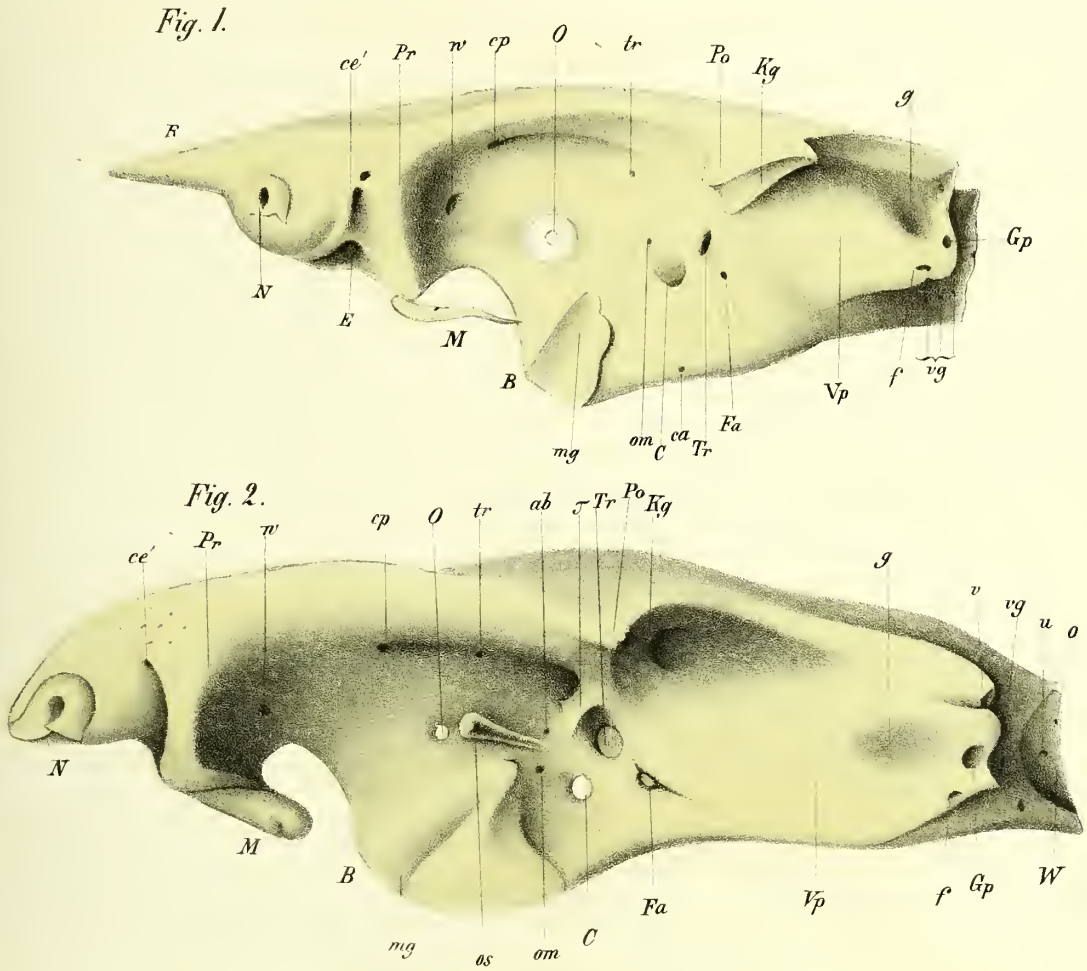
Fig. 4. Theil eines senkrechten Querschnittes durch einen Wirbelkörper eines 5 Cm. langen Acanthias-Embryo.
B Knorpel des oberen Bogenstückes.
Uebrige Bezeichnung wie in Fig 2.

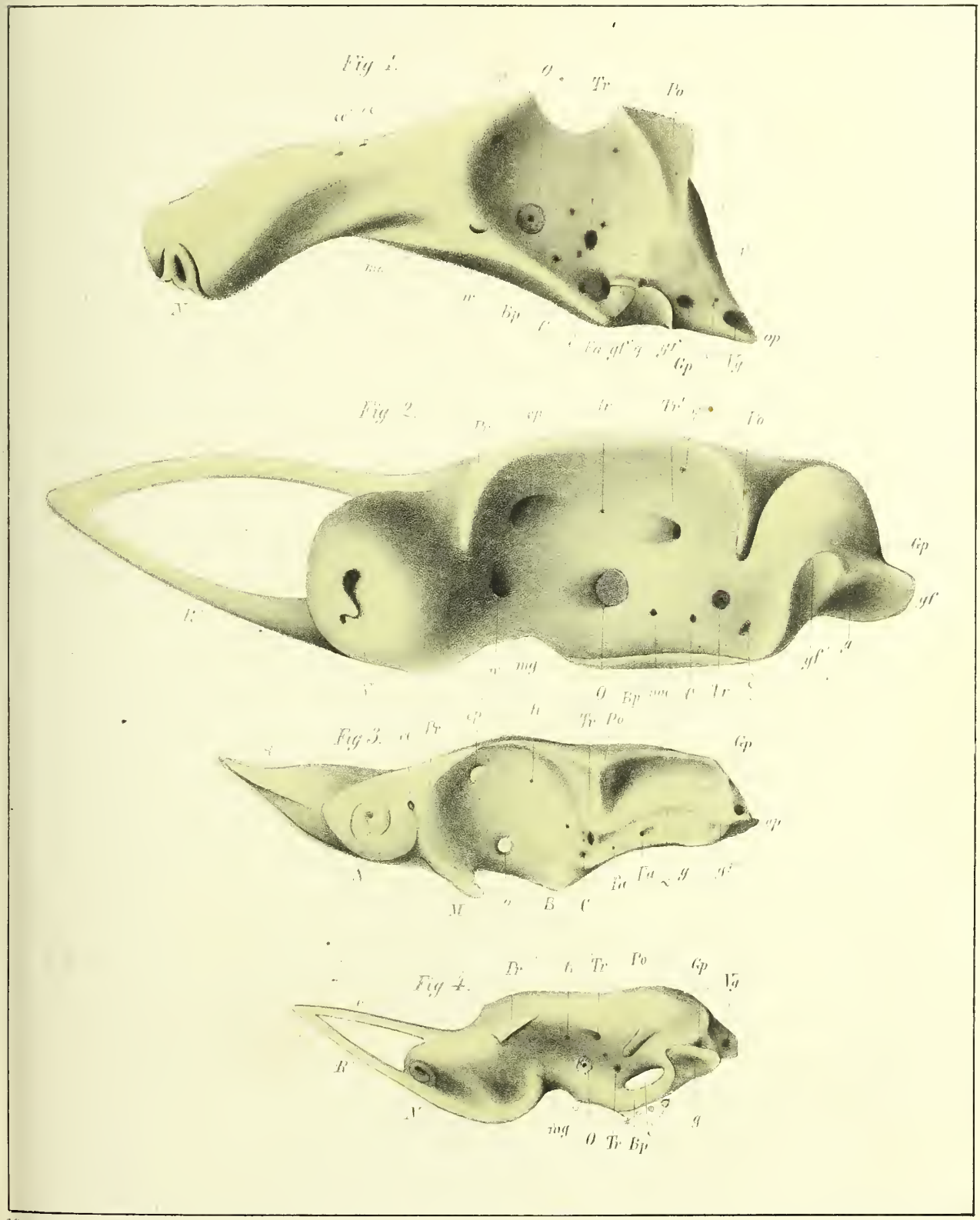
Fig. 5. Senkrechter Querschnitt durch die Schädelbasis eines 14 Cm. langen Embryo von Scymnus lichia. Schwache Vergrösserung.
Bezeichnung wie in Fig. 2.

Fig. 6. Senkrechter Querschnitt durch die Basis cranii eines 13 Cm. langen Embryo von Mustelus vulgaris. Schwache Vergrösserung.
Bezeichnung wie in Fig. 2.

Fig. 7. Querschnitt durch die Basis desselben Craniums weiter nach vorn gegen die Sattellehne zu.
Bezeichnung wie in Fig. 2.

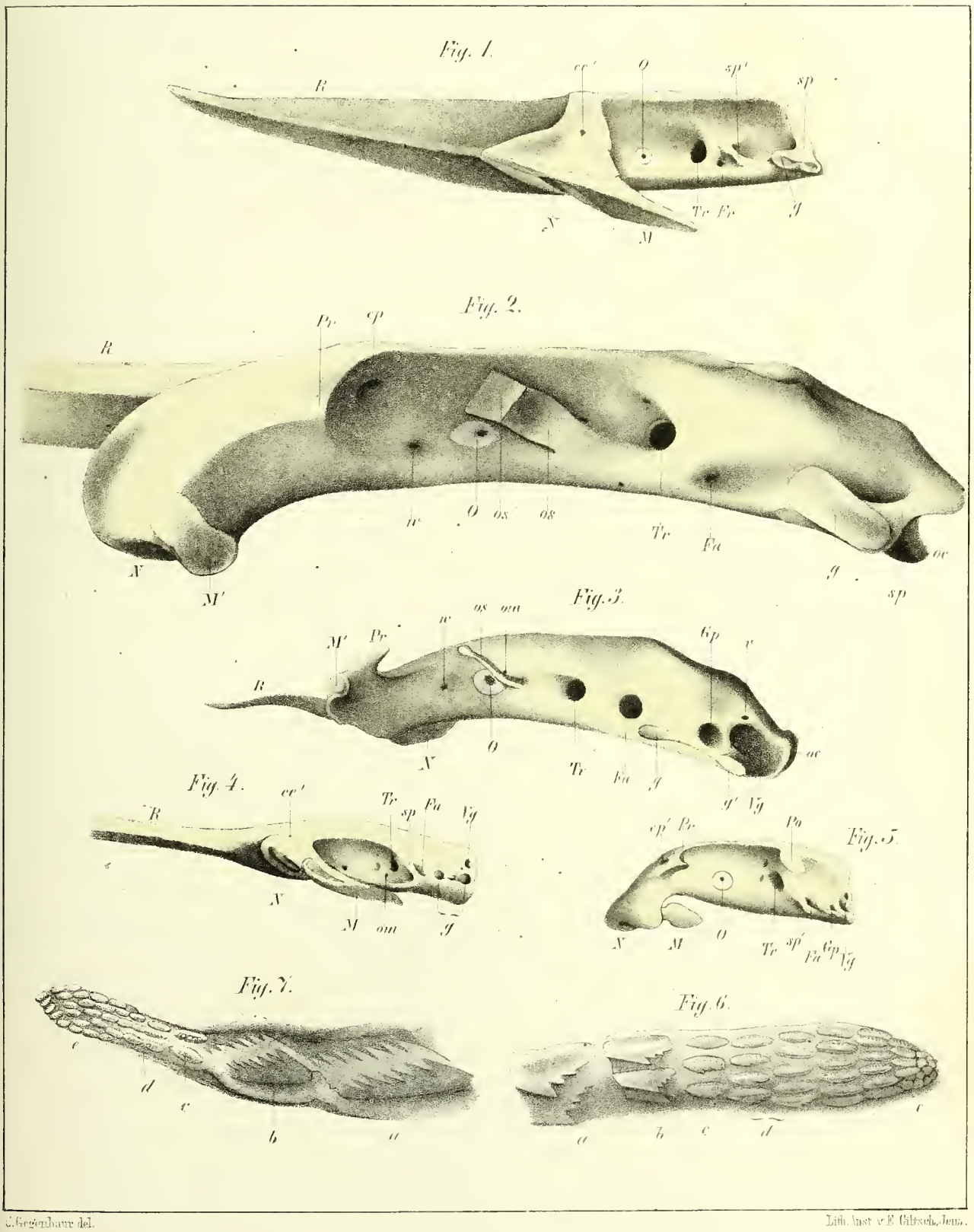
Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.





C. Geyenbaur del.

Lith. Anst. v. E. Gebhardt, Jena.



C. Geginbaur del.

Lith. Inst. v. E. Gätsch, Jena.

Fig. 1.

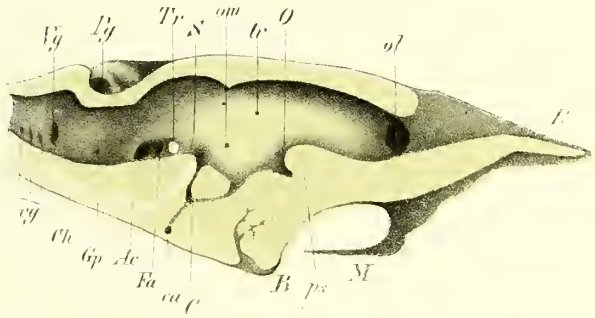


Fig. 2.

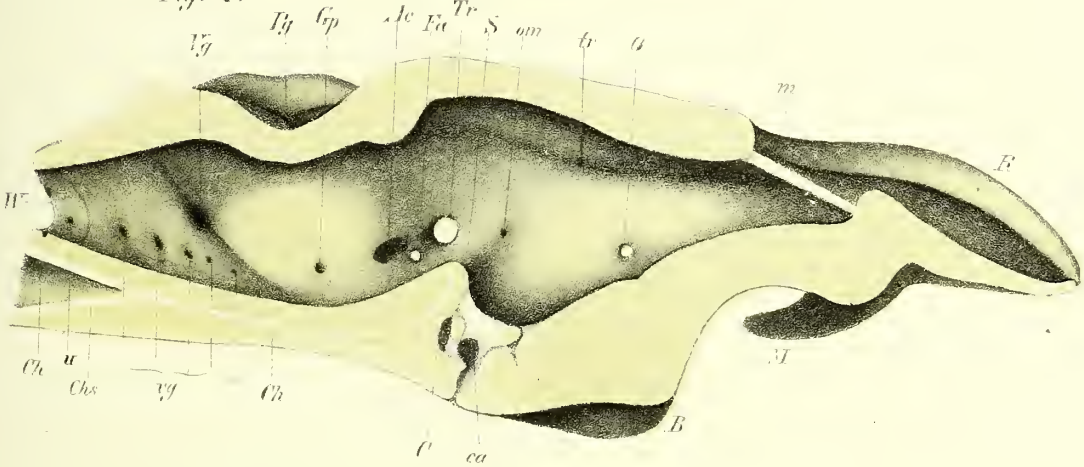
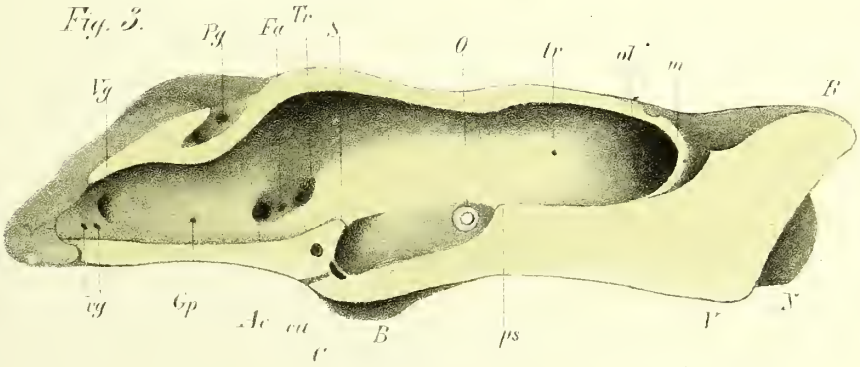
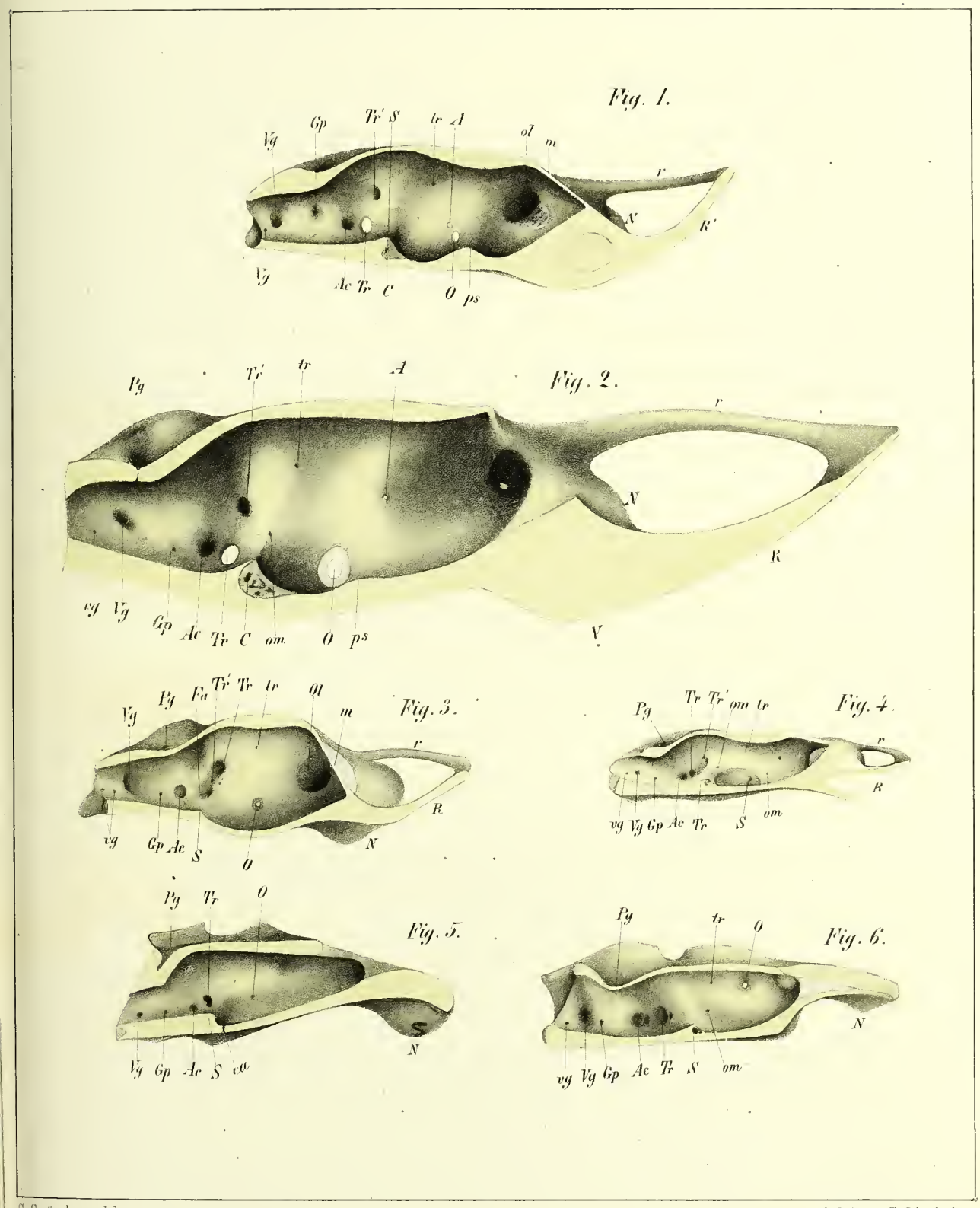


Fig. 3.



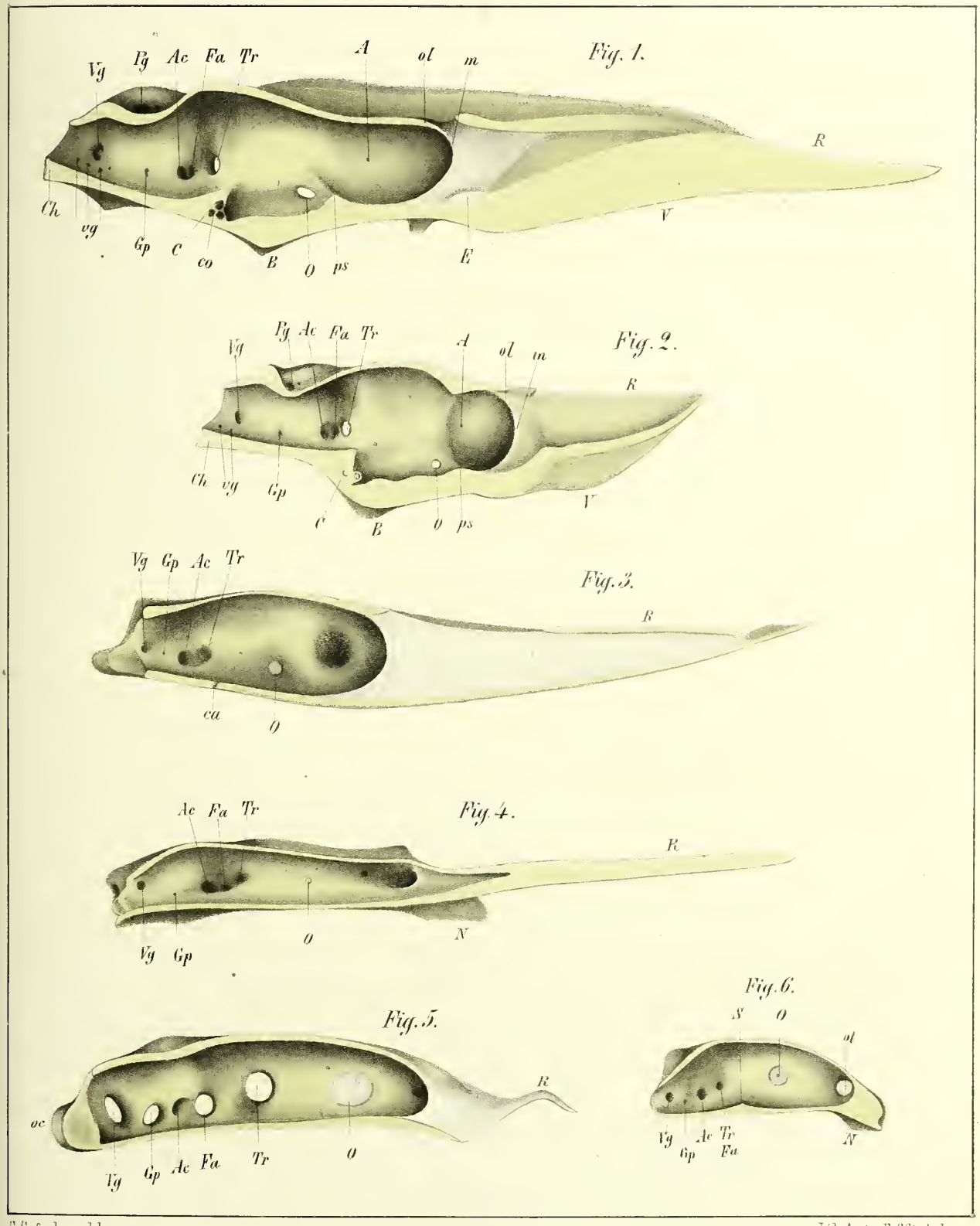
C. Gegenbaur del.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.



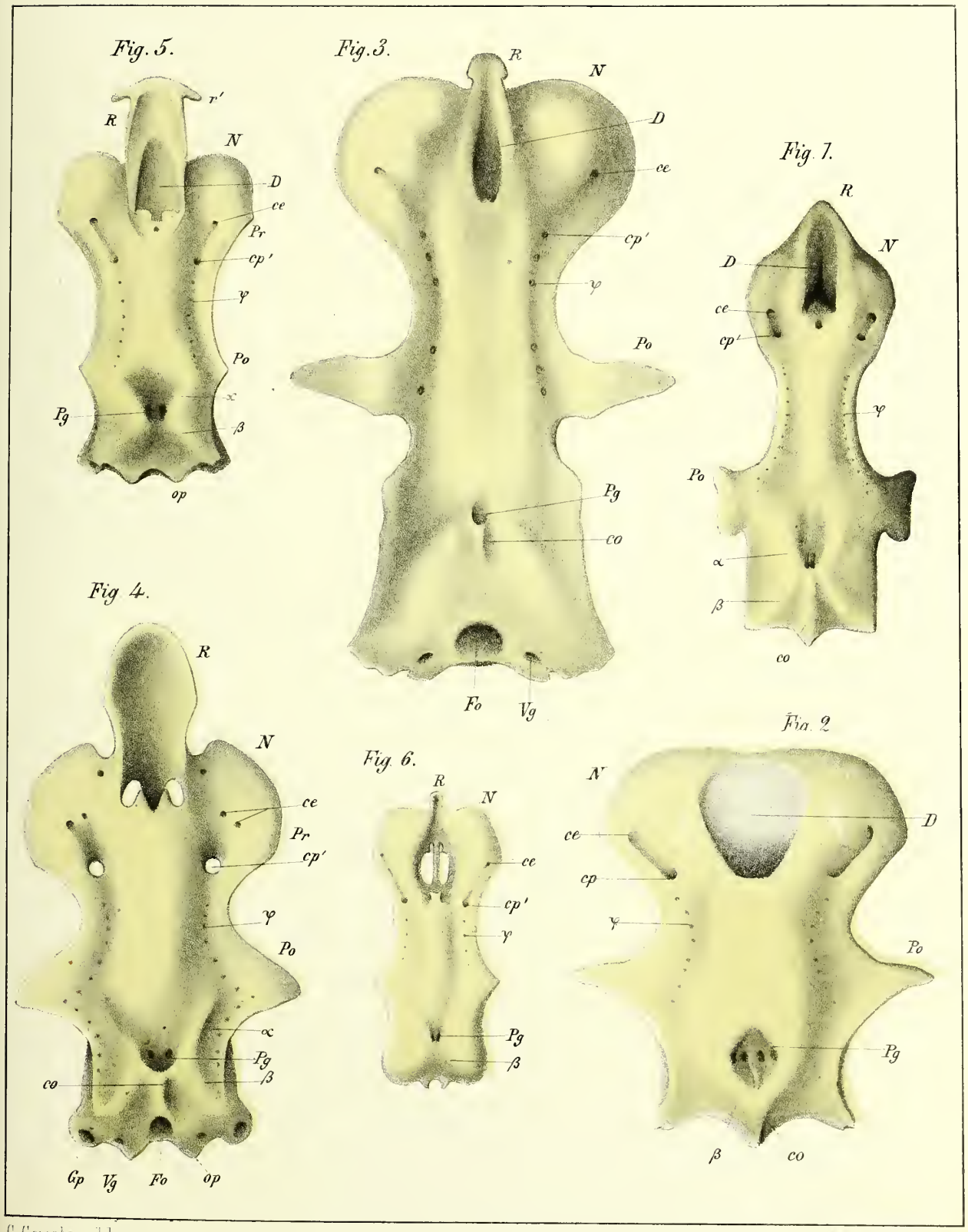
C. Gegenbaur del.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.



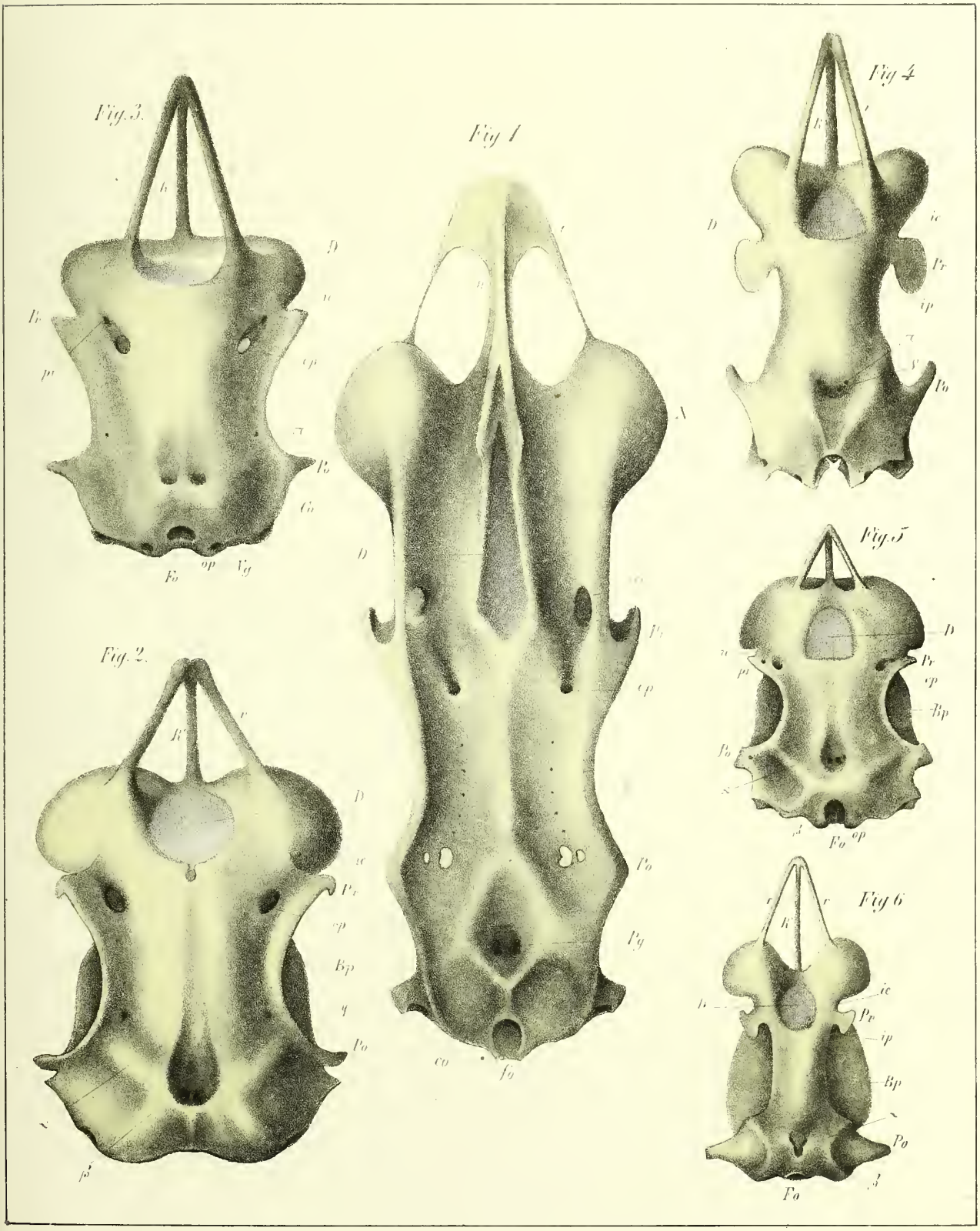
C. Gegenbaur del.

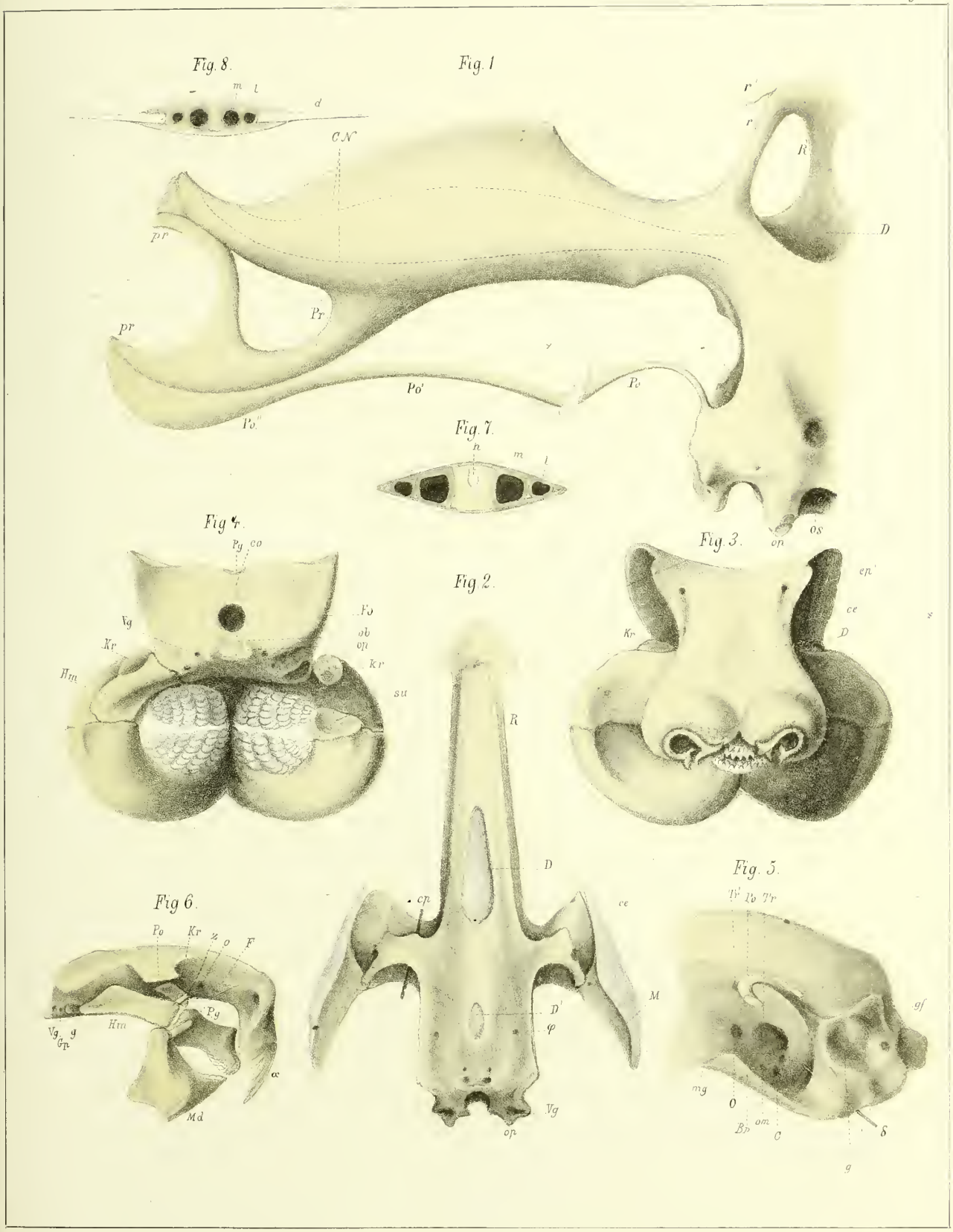
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.



C. Gegenbaur del.

Lith. Inst. d. Gr. d. Jena.





C. Gegenbaur del.

Lith. Anst. v. J. G. Bach Leipzig

Fig. 1.

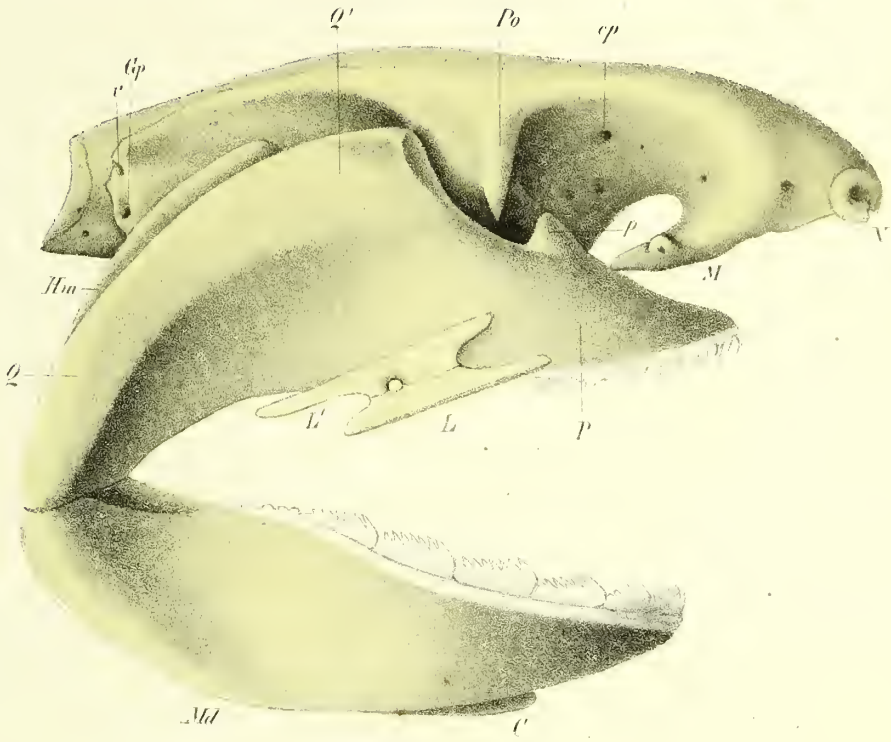
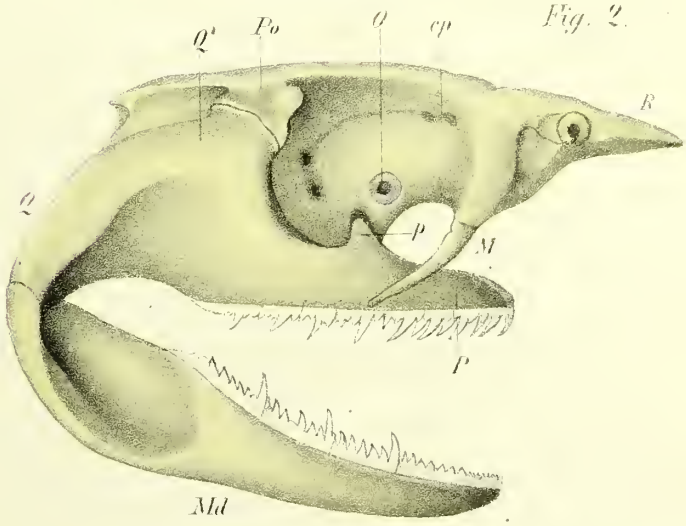
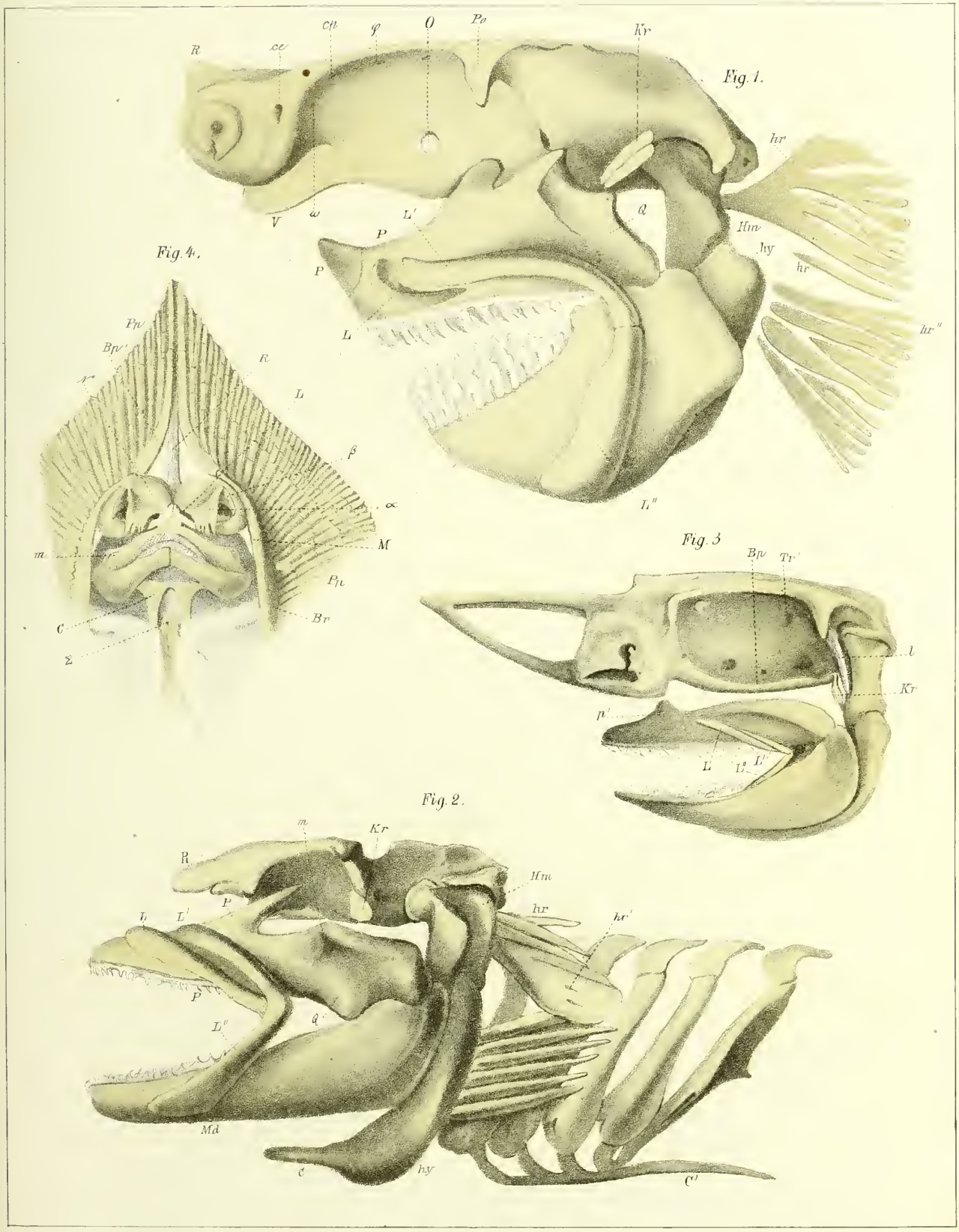


Fig. 2.



C. Gegenbaur del.

Lith. Anst. v. E. Chltsch, Jena



C. Gegenbaur del.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Fig. 1.

Fig. 3.

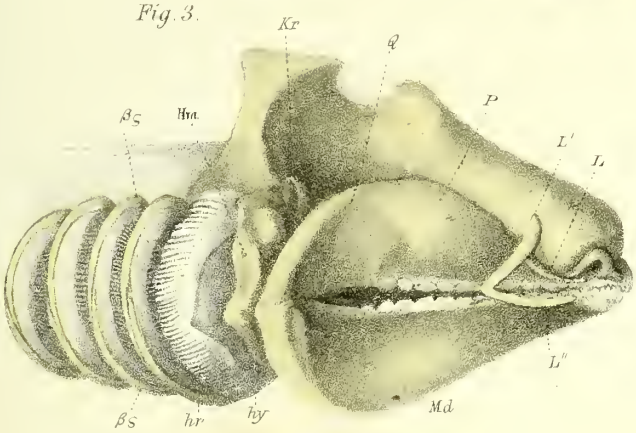


Fig. 2.

Fig. 5.

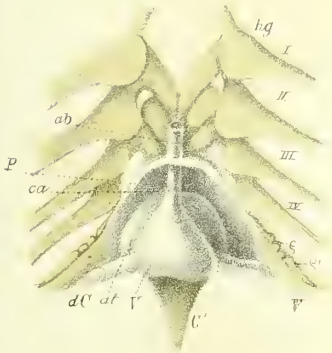
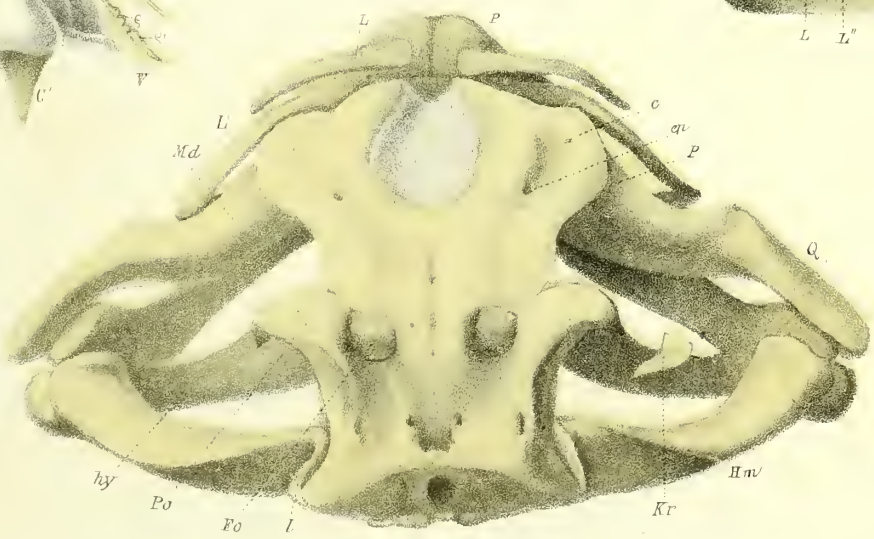
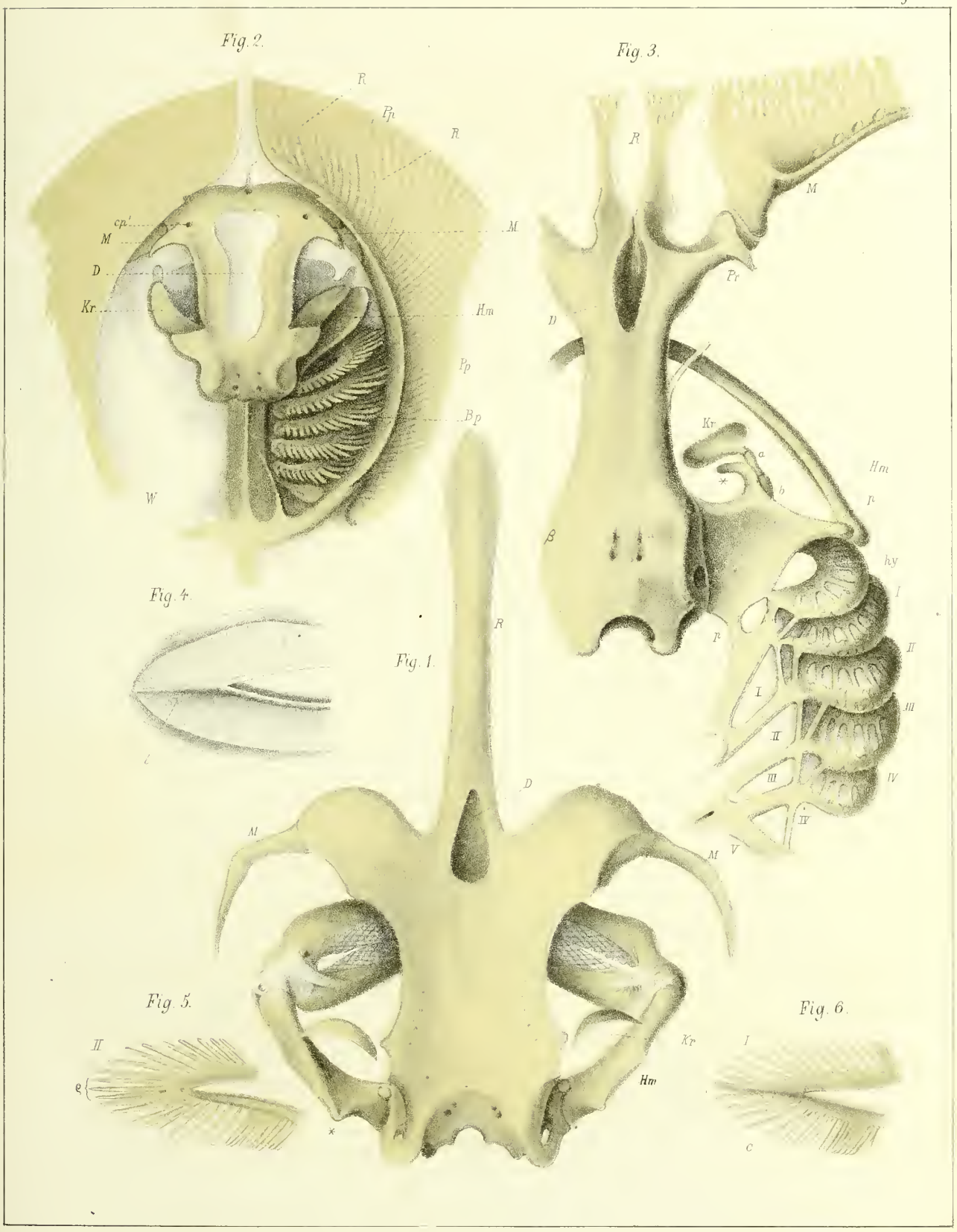


Fig 4.



C. Gegenbaur del.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.



C. Gegenbaur del

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

Fig. 6.

Fig. 3.

Fig. 7.

Fig. 2.

Fig. 1.

Fig. 4.

Fig. 8.

Fig. 5.

C. Gegenbaur del.

Lith. Anst. v. J. Bach, Leipzig.

Fig. 1.

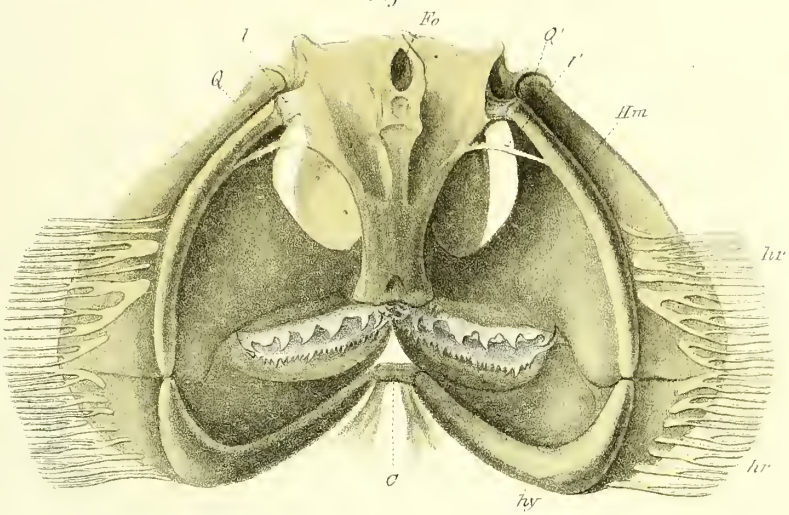


Fig. 3.

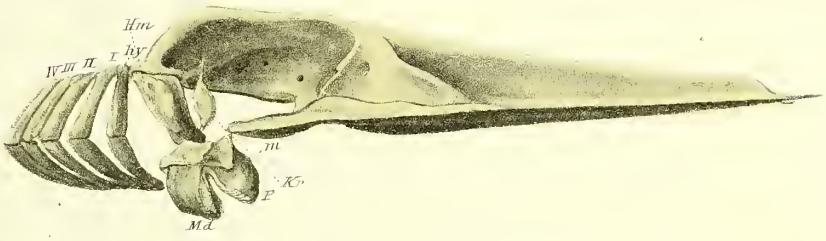
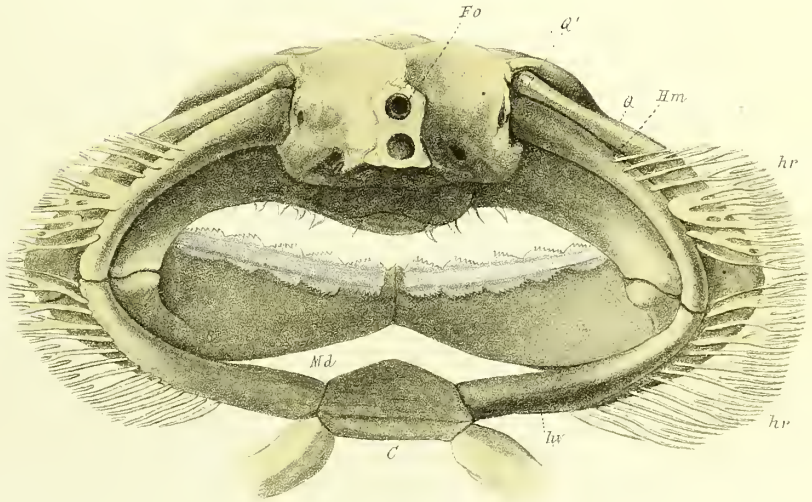
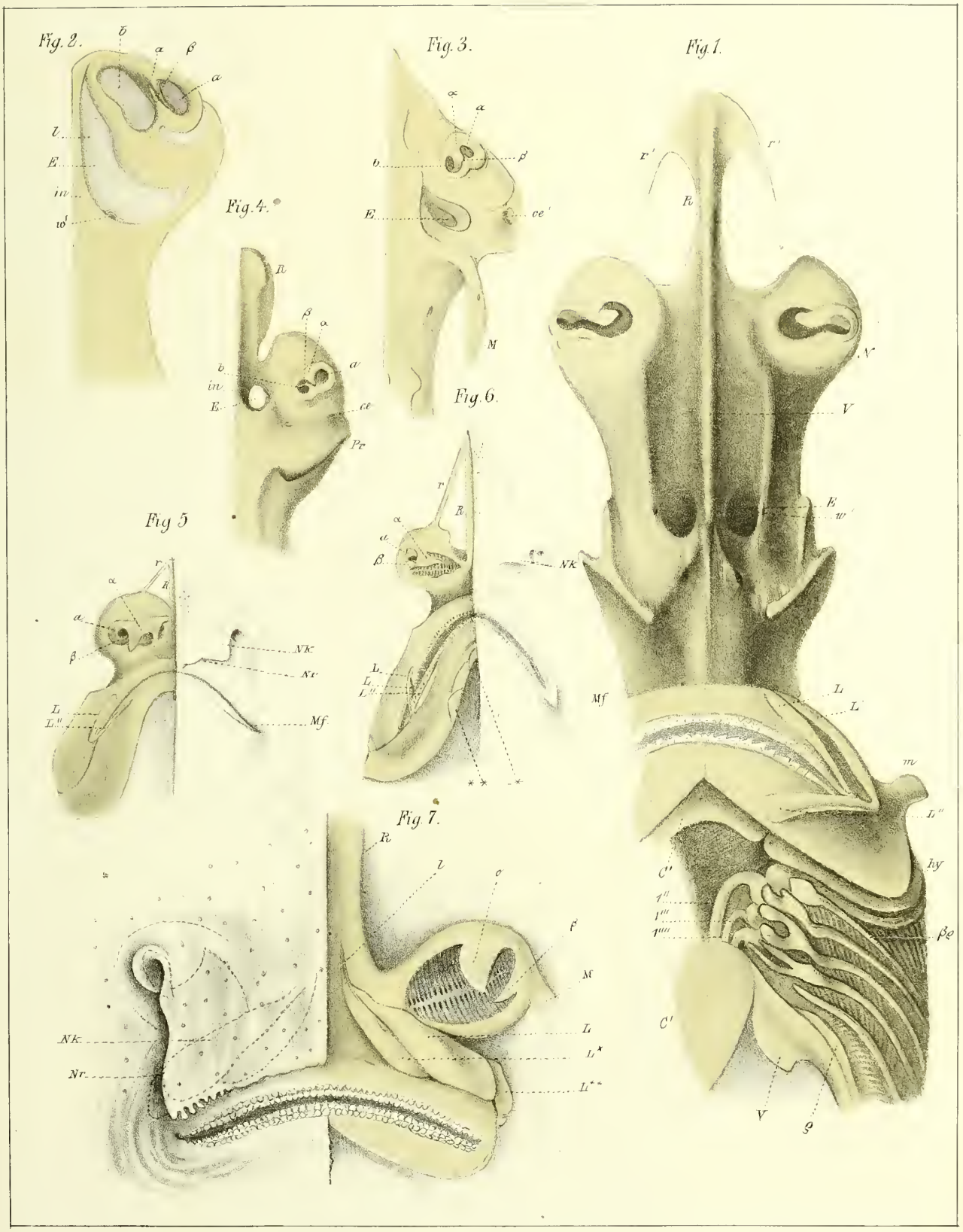


Fig. 2.



C. Gegenbaur del.

Lith. Anst. v. J. Bach, Leipz.



C. Gegenbaur, gez.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

Fig. 3.

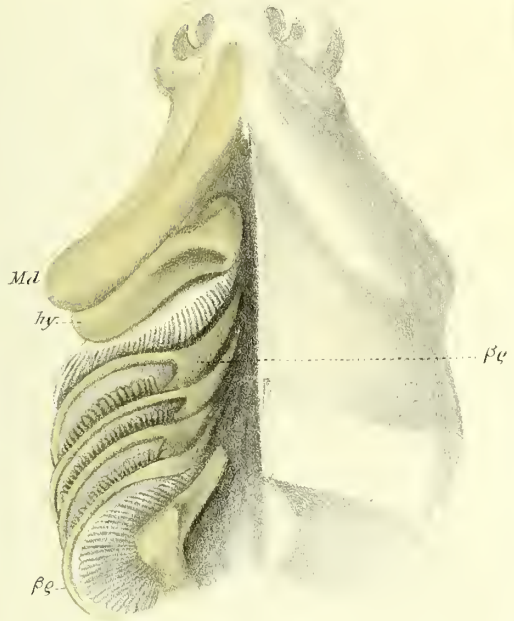


Fig. 6.

Fig. 2.

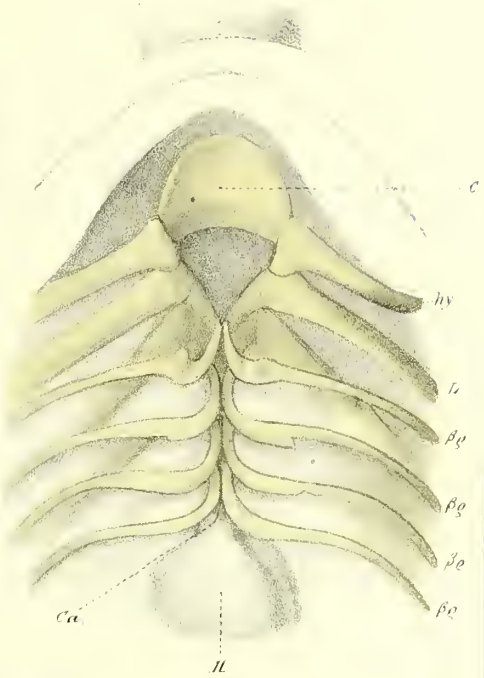


Fig. 4.

Fig. 1.

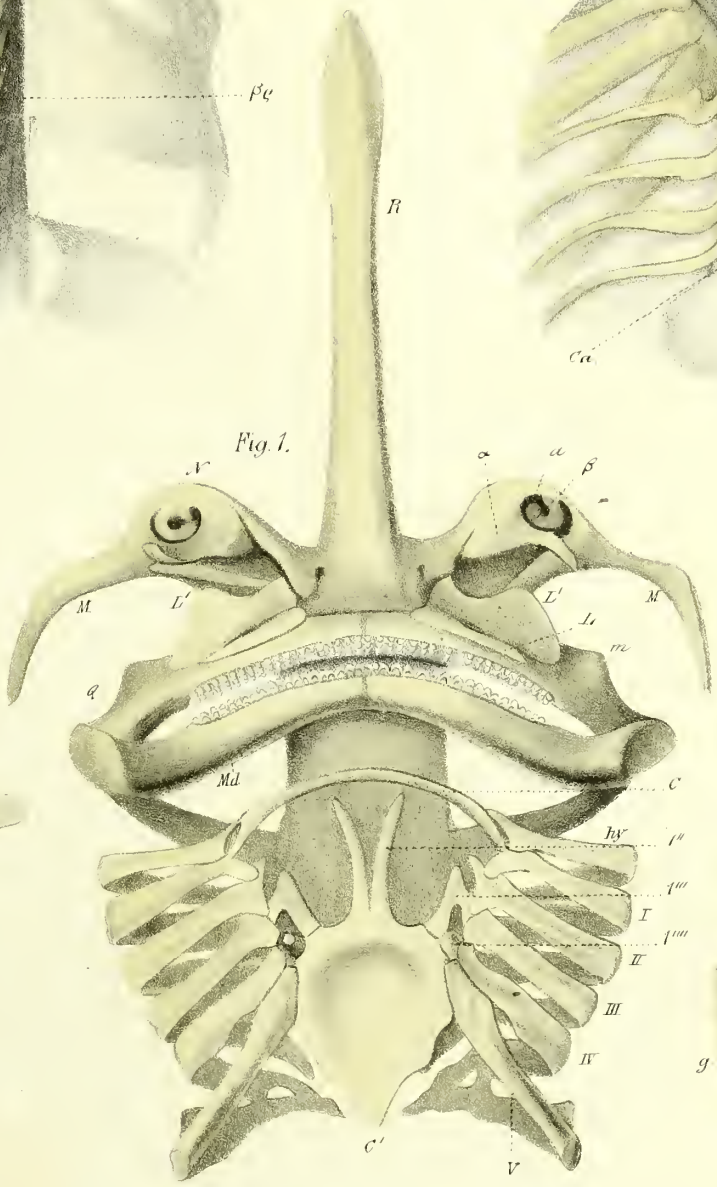
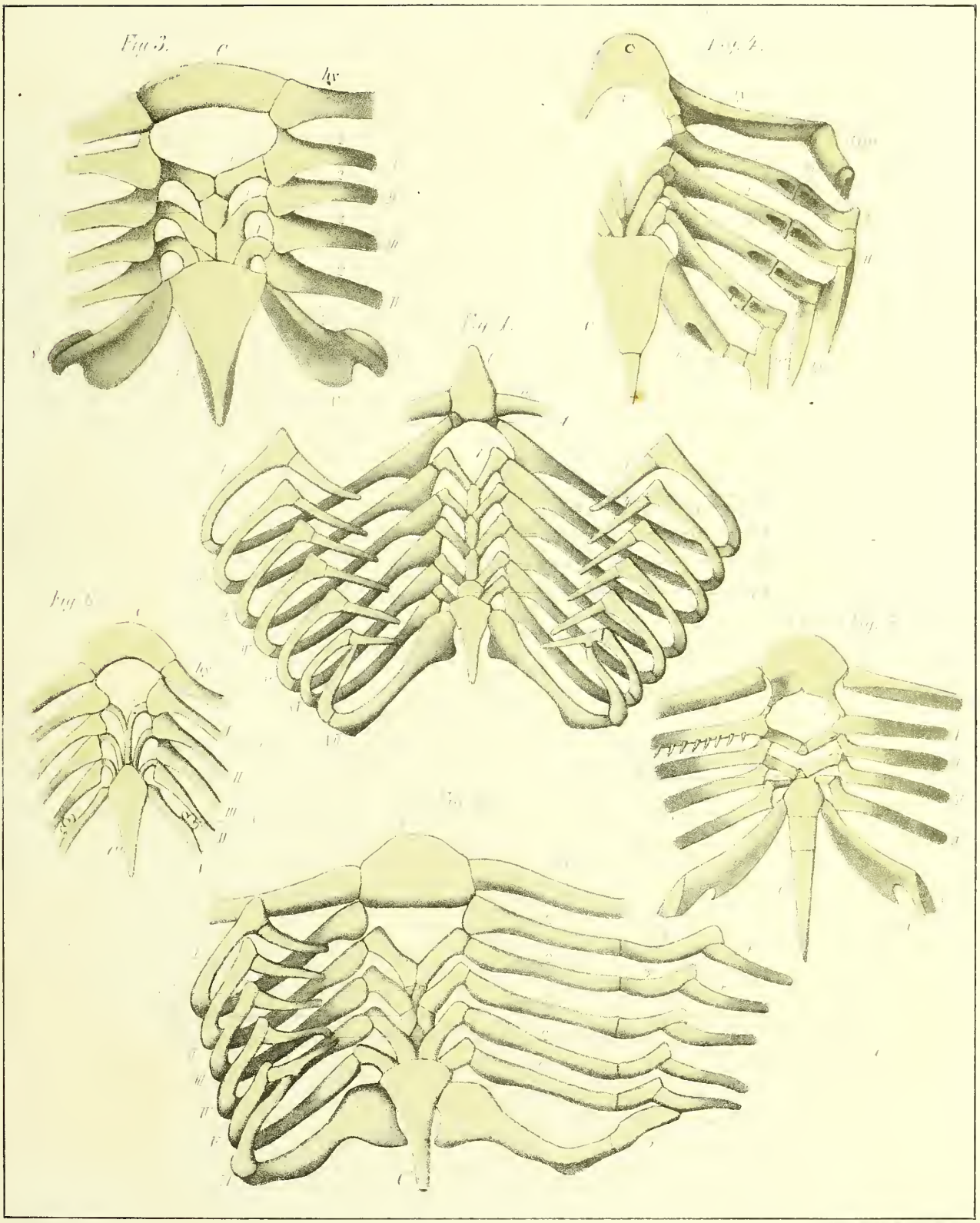
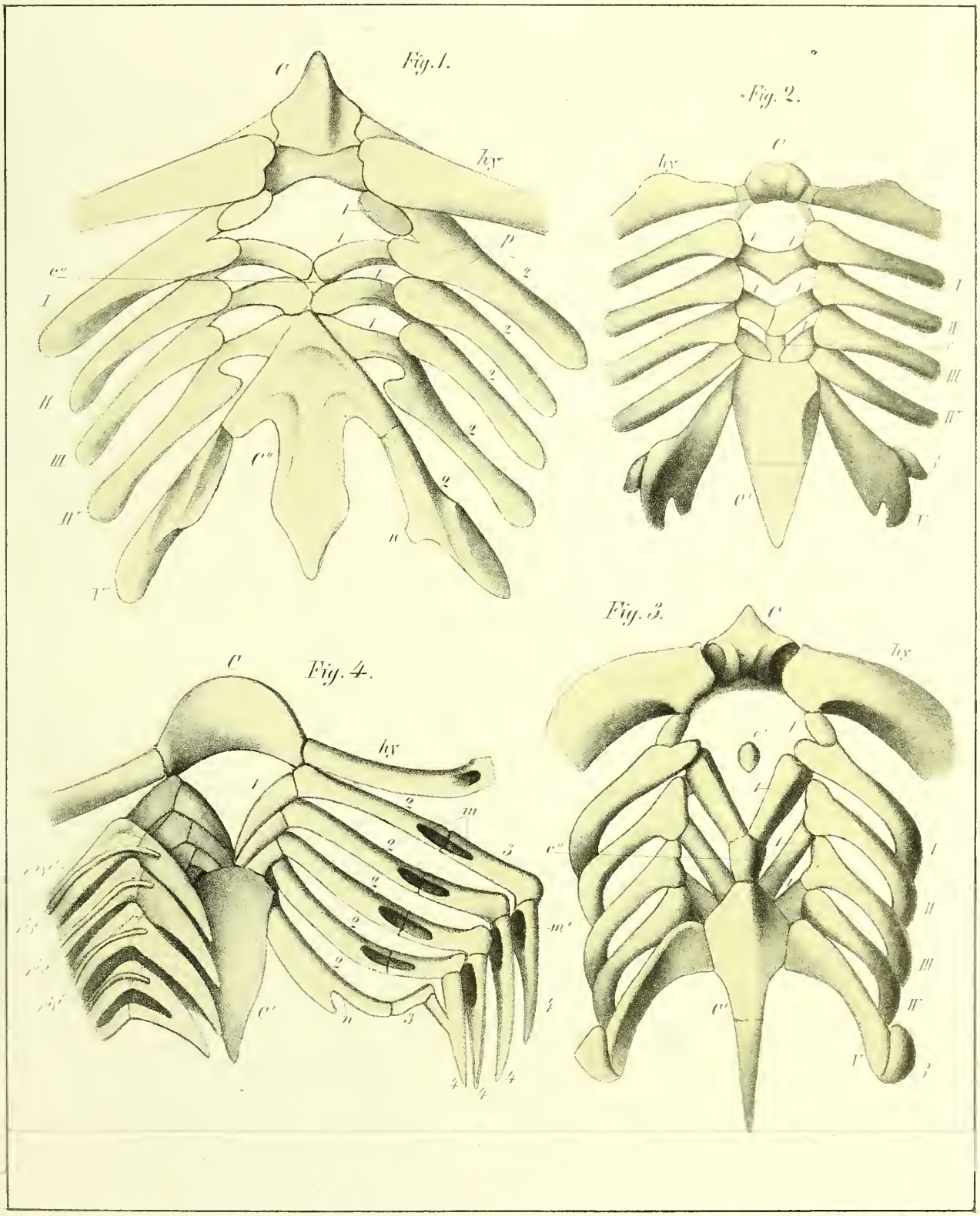


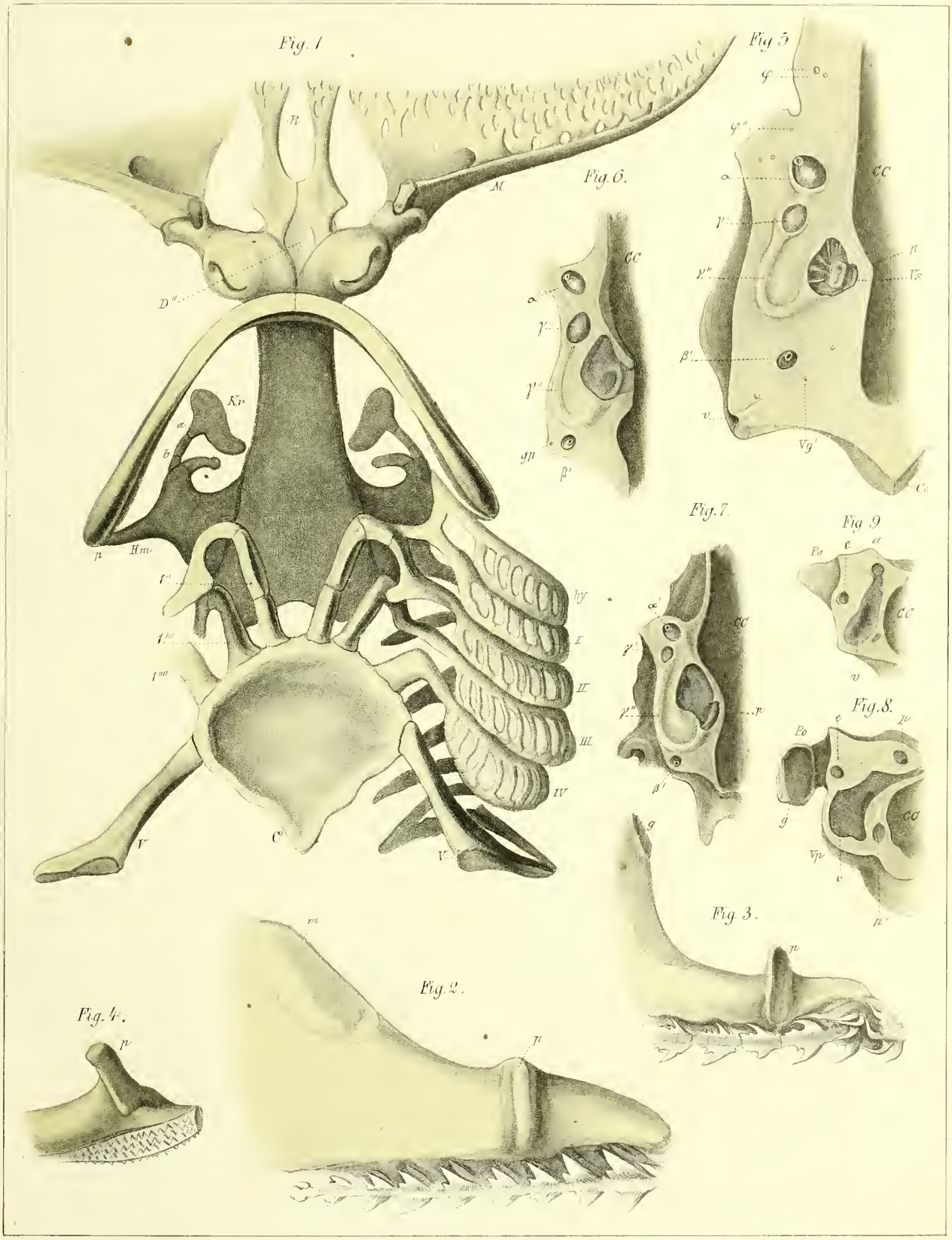
Fig. 5.

C. Gegenbaur, gez.

Lith. Anst. v. J. G. Bach Leipzig







C. Gegenbaur del.

Fig. 4.

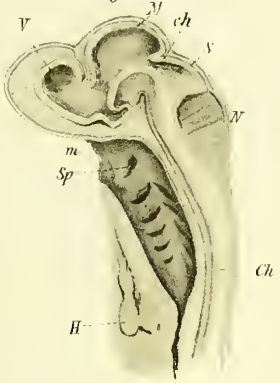


Fig. 1

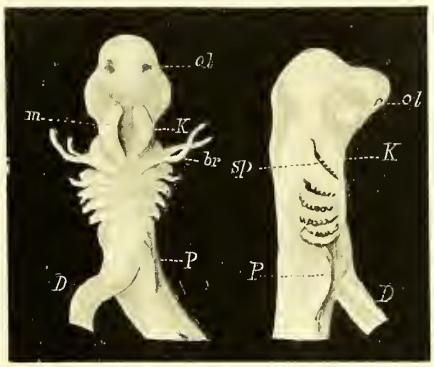


Fig. 2.

Fig. 3.

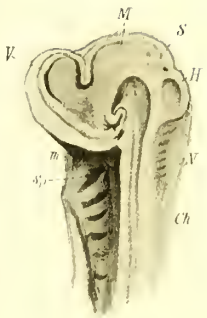


Fig. 8.

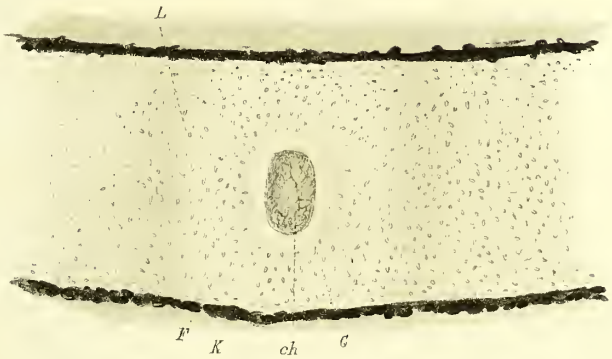


Fig. 6.

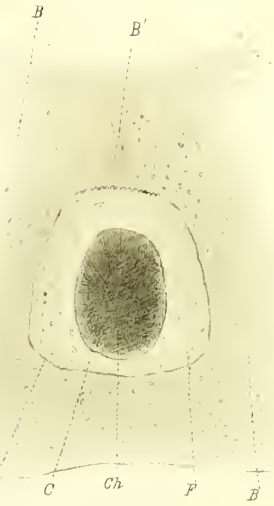


Fig. 7.

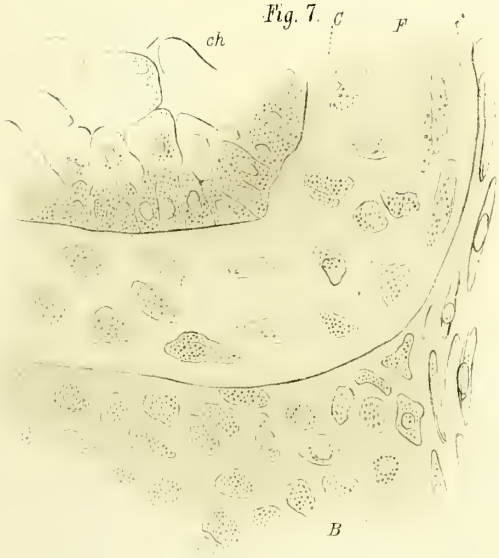
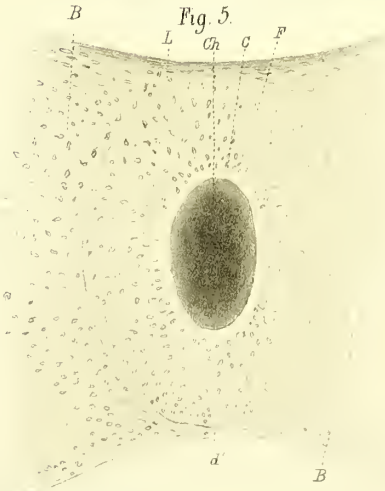
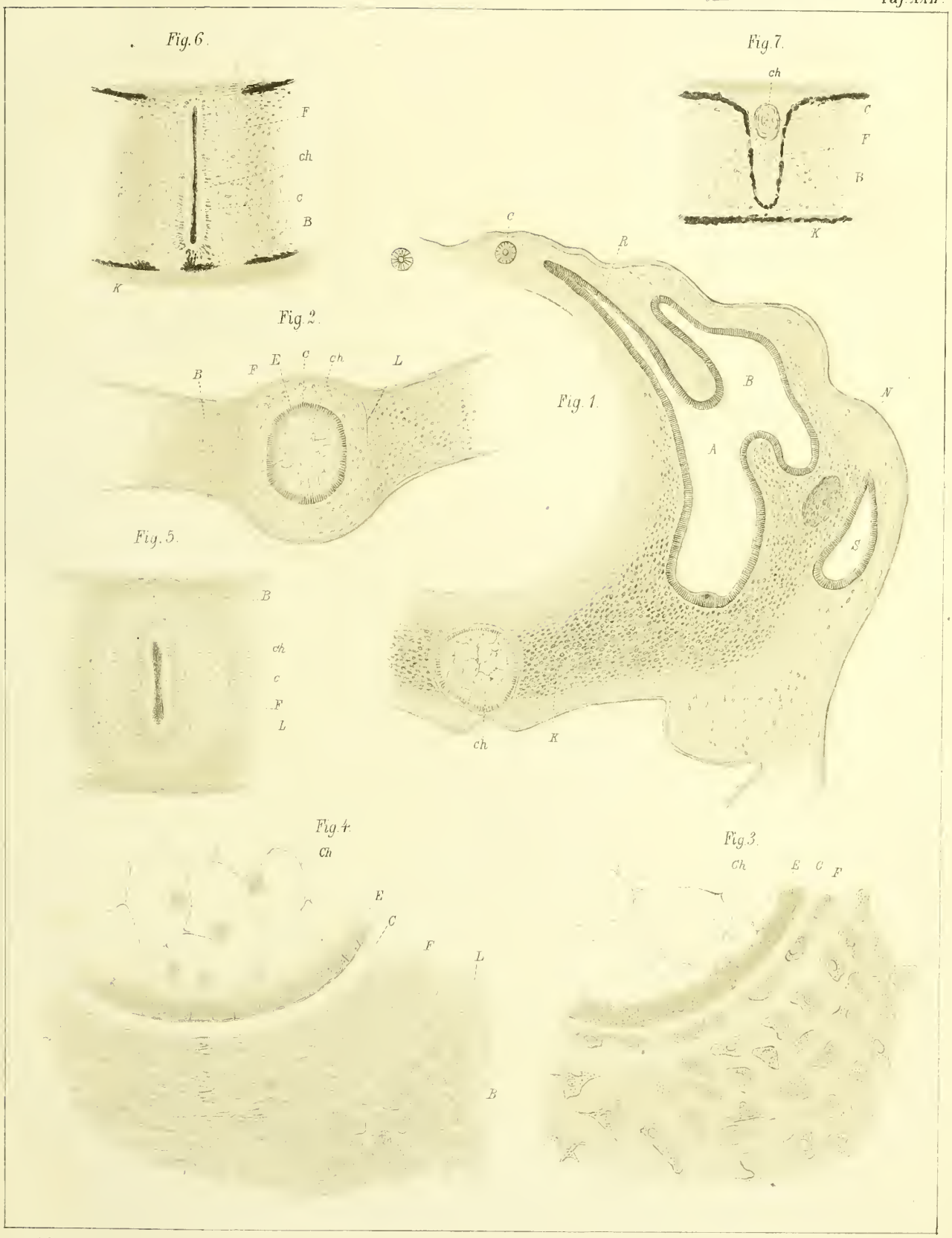


Fig. 5.



C. Gegenbaur gez.

Lith. Anst. v. G. Bach Leipzig.



C. Gegenbaur gez

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig