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

# Zur Morphologie des Becken- und Schulterbogens der Knorpelfische[1]).

Von

**Olga Metschnikoff**
in Odessa.

Mit Tafel XXIV.

Bei dem Bestreben, die Extremitäten und ihre Gürtel mit den Kiemenbogen und ihren Theilen in Uebereinstimmung zu bringen, weist Gegenbaur den Kiemenbögen selbst nur die Gürtel allein zu, alle Extremitätentheile aber betrachtet er als Kiemenstrahlen entsprechend.

Von der Thatsache ausgehend, dass bei vielen Haifischen der mittlere Kiemenstrahl länger als die Seitenstrahlen ist, und dass er einige Mal beobachtete, wie ein Strahl, an der Basis mit dem anderen articulirend, auf diesem anderen sitzt, während die dem mittleren zunächst stehenden Strahlen fast unmittelbar auf demselben sitzen, kommt Gegenbaur hierauf schematisch weiter bauend, zu der Flosse des Ceratodus[2]). Es bildete sich diese letztere seiner Meinung nach in Folge einer verstärkten Entwicklung des mittleren Kiemenstrahles, längs dessen und mit ihm articulirend sich die Seitenstrahlen vertheilten.

Diesen verlängerten mittleren Fortsatz nennt Gegenbaur das Stamm-Metapterygion.

Er hält jedoch die Flosse des Ceratodus nicht für die Urform, von

1) Dieser Aufsatz wurde an die Druckerei abgeliefert, und die zu ihm gehörende Tafel vollendet, bevor der Aufsatz M. v. Davidoff's, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmasse der Fische (Morphol. Jahrbuch, Bd. V, Heft 3), erschien. D. Red.

2) Gegenbaur, Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbelthiere. Morph. Jahrbuch. II. p. 417. Das Flossenskelet des Ceratodus ist bei Günther in den Philosophical-Transactions 1871, vol. 161, part. 2 beschrieben und abgebildet.

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

welcher die übrigen Flossenformen ausgegangen wären, und zwar deshalb, weil am Skelet der Ceratodusflosse alle peripherischen Theile am Achsenstamm sitzen, und sich am Schultergürtel in keiner Weise befestigen.

Von den Kiemenbögen aber ist bekannt, dass in jedem Falle, selbst bei starker Entwicklung des mittleren Strahles, einige Seitenstrahlen an dem Bogen sitzen [1].

Der Urform kommt seiner Meinung nach die Flosse der Selachier näher, eine Flosse, die aus drei sich am Schultergürtel befestigenden Grundsegmenten Pro-, Meso- und Meta-Pterygium besteht. Das Metapterygium besteht aus dem Grundtheile, dem Stamm und den an ihm sitzenden Strahlen. Diese letzteren entwickeln sich jedoch nur auf einer Seite des Stammes vollzählig, auf der anderen Seite sind ihrer entweder nur eine geringe Zahl, oder gar keine vorhanden.

Es behielt folglich die Ceratodusflosse nur eine primitive Eigenthümlichkeit, welche sie mit den Kiemen durch die Symmetrie verbindet, die Flosse der Selachier aber bewahrte eine andere, viel ältere Ureigenthümlichkeit, die Befestigung der Seitenfortsätze am Becken- und Schultergürtel. Danach sind die Thatsachen, welche zu Gunsten der Theorie Gegenbaur's sprechen, nur vereinzelt dastehend, wie z. B. die Gegenwart seitlicher Strahlen an dem verlängerten mittleren, oder finden sich bei so hoch organisirten Formen, dass ihre Kennzeichen als Urkennzeichen anzuerkennen zu gewagt ist, wie z. B. in Bezug auf die Flosse des Ceratodus. Es ist in Folge dessen Gegenbaur genöthigt, zu apriorischen Schlüssen Zuflucht zu nehmen, wie z. B. demjenigen, nach welchem das Achsenskelet der Flosse ein verlängerter Strahl des Kiemenbogens sei.

Dieser Schluss ist darauf gegründet, dass bei der Mehrzahl der Selachier der mittlere Fortsatz länger als die übrigen ist, bei einigen Haifischen aber an ihm Seitenstrahlen, wie an einem Stamm sitzen. Als Beispiel der Letzteren führt Gegenbaur Scymnus [2] an, bei welchem sich drei bis fünf Knorpelplatten, Strahlen, finden. Einer von diesen Strahlen sitzt am Vereinigungspunkt zweier mittlerer Bogensegmente, und bildet den mittleren Strahl. »Einige Mal sah ich auch,« sagt er, »dass ein Strahl mit dem anderen an der Basis articulirt.« Der Umstand, dass Gegenbaur die von ihm beschriebene Eigenthümlichkeit nur einige Mal beobachtete, weist aber auf deren Unbeständigkeit hin.

1) Gegenbaur, Zur Morph. der Gliedm. der Wirbelthiere. Morphol. Jahrbuch. II. p. 418.

2) Gegenbaur, Untersuchung zur vergl. Anatomie der Wirbelth. 3. Heft. 1872. »Kiemenstrahlen«. p. 159.

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

Ferner[1]) bei Trygon pastinaca »stellt der letzte mit Strahlen versehene Kiemenbogen den unteren Strahl dar, welcher sich insofern vor den anderen auszeichnet, dass er selbst wieder einige kurze Strahlen unterstützt«.

Ausserdem weist Gegenbaur auf die Thatsache hin, dass bei Rhinobatus und Pristis der mittlere Strahl an der Basis mit den benachbarten Strahlen in eine Platte verschmilzt, so dass die den Haifischen eigenthümliche Anhäufung der Strahlen an dem Articulationspunkt zwischen dem oberen und unteren Segmente des Bogens hier einen weiteren Schritt vorwärts macht[2]).

Die weitere Entwicklung des beschriebenen Stadiums, das heisst die Articulirung der Seitenstrahlen mit dem mittleren sah er, wie schon oben gesagt wurde, nur bei Scymnus, bei mehr primitiven Formen, wie z. B. bei Heptanchus, Hexanchus, Chimaera und bei den höher organisirten Formen der Selachier beobachtete er nichts Aehnliches.

Das sind die Thatsachen, aus denen Gegenbaur seine Theorie bildete.

Da mir diese Thatsachen zu vereinzelt dazustehen schienen, und nicht bei so primitiven Formen vorkommen, um sie als primäre anzuerkennen, andererseits eine so unbedeutende Abweichung von der gewöhnlichen Norm darstellen, dass sie viel eher als secundäre Erscheinungen betrachtet werden können, so versuchte ich die Ausgangspunkte zur Bestimmung der Entstehung des Extremitätenskeletes bei Formen zu suchen, bei welchen dieses Skelet zwar die geringste Entwicklung zeigte, zugleich aber nicht rudimentär wäre, sondern vollständig functionirte.

Dieser Bedingung entsprachen die knorpligen Ganoiden, das heisst die störartigen Fische, am besten, bei welchen sich, wie bekannt, das Achsenskelet, die Wirbelsäule und der Schädel im höchsten Grade primitiv zeigen. Hernach begann ich die Kiemenbogen und ihre Strahlen nicht geradezu mit dem Schultergürtel und der vorderen Extremität, sondern mit dem Becken und der hinteren Extremität zu vergleichen; und zwar deshalb, weil diese letzteren eine bei Weitem einfachere Bildung zeigen. Dies zur Richtschnur nehmend, schritt ich dann von den niedersten Formen zu den höchsten weiter.

Von den Störarten zeigte sich Acipenser huso, seiner Grösse wegen, am besten zur Untersuchung geeignet. Sein Kiemenapparat (Fig. 1) besteht aus dem Zungenbeinbogen und fünf Kiemenbögen, die sich sämmtlich auf der Bauchseite an einem gemeinschaftlichen sehr stark ent-

1) l. c. p. 160.
2) l. c. p. 160.

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

wickelten Verbindungsknorpel, Copula, befestigen. Alle Kiemenbogen sind ausserdem oben zwischen ihren letzten Segmenten verbunden. Der Zungenbeinbogen besteht aus drei Segmenten, von welchen das an den Copulationsknorpel befestigte das kleinste ist.

Die zwei ersten Kiemenbogen bestehen aus fünf Segmenten, von denen, wie auch bei den übrigen Kiemenbogen, die zwei mittleren, an welchen sich die gleichartigen Kiemenstrahlen befestigen, die grössten sind; die vierten und fünften Segmente sind bedeutend kleiner als die übrigen, und articuliren gemeinsam mit dem dritten Segmente.

Ein solches Verhältniss der Kiemenbogensegmente zu einander hat, als dem entsprechend, was von dem Schultergürtel desselben Acipenser huso gezeigt werden wird, eine hohe Bedeutung. Ferner setzt sich der dritte Kiemenbogen aus vier Segmenten zusammen, von welchen das letzte mit einem kleinen Fortsatz endigt.

Der vierte und fünfte Bogen hat nur zwei deutlich abgetheilte Segmente. Es ist folglich die Zahl der Segmente der einzelnen Kiemenbögen eine ungleiche und schwankt hier zwischen zwei und fünf (Fig. 1).

Wenden wir uns nun zum Beckengürtel und seinen Flossen, so sehen wir, dass er aus fünf untereinander articulirenden Segmenten besteht (Fig. 2). Von ihnen sind drei vollkommen von einander getrennt, das erste, dritte und fünfte, die zwei übrigen aber, das zweite und vierte sind theilweise mit dem Nachbarstücke verbunden. Am unteren Rande jedes dieser Segmente sind die Basalstrahlen des Flossenskeletes befestigt (Fig. 2). Mit dem ersten Segmente articuliren von ihnen drei, mit dem zweiten zwei, mit dem dritten und vierten je einer, und mit dem fünften wieder zwei.

Diese Strahlen mit Ausnahme des ersten und der zwei letzten sind in Segmente getheilt, und untereinander mittels Bindeknorpel verbunden. Es werden folglich hier die Strahlen durch eine knorpelige Basis unterstützt, welche aus drei völlig und zwei nicht völlig gesonderten Gliedern besteht. Es ist augenscheinlich, dass diese Basis, sowohl ihrer Beziehung zu den Flossenstrahlen, als auch der Ebenbürtigkeit ihrer Theile nach, einem ganzen Bogen entspricht. Und wirklich, stellt man sich auf den Standpunkt Gegenbaur's, so muss man annehmen, dass nur das erste Segment dem Bogen, das heisst dem Beckengürtel entspricht, die übrigen aber den Segmenten des stärker entwickelten Strahles, dem Metapterygium; allein diesem widerspricht sowohl die Gleichheit der Bedeutung aller Segmente, wie sie niemals zwischen den Bögen und ihren Strahlen vorkommt, als auch das gänzliche Fehlen jeder beweglichen Articulation zwischen dem ersten Segmente und den übrigen. Ausserdem existirt kein Beispiel eines ähnlichen Verhältnisses zwischen den

Bogen und den Strahlen, wie das zwischen den beschriebenen Segmenten bestehende.

Um dasselbe zuzugeben, müsste man voraussetzen, dass der Beckengürtel hier im grössten Maasse reducirt, der Strahl, Stamm, Metapterygium aber dem entgegengesetzt sehr stark entwickelt wäre.

Uebrigens ist auch abgesehen davon, dass sich dieses Schema in der That nicht bestätigt, kein Grund vorhanden, zu denken, dass eine Form, deren Skelet auf einem solch primitiven Stadium steht, ein in so hohem Grade ausgeartetes Verhältniss zwischen dem Bogen und den Strahlen des Beckengürtels zeigen würde.

Ausser dem oben Auseinandergesetzten kann man vom Standpunkte der Gegenbaur'schen Theorie aus nur annehmen, dass entweder bei Acipenser huso der Beckengürtel gar nicht oder, dem gerade entgegengesetzt, ganz allein entwickelt ist. Die Unbegründetheit der ersteren Annahme versteht sich von selbst; in Hinsicht auf die zweite aber spricht die Aehnlichkeit der letzten Segmente mit dem Metapterygium der vorderen Extremität, selbst eines und desselben Thieres, deutlich genug für sich. Es bleibt folglich nur anzuerkennen, dass die Basis der hinteren Flosse des Acipenser huso aus dem Beckengürtel und dem Stamme des Metapterygium besteht, und dass der letztere kein stark entwickelter Strahl ist, wie Gegenbaur glaubt, sondern ein einziges oder eine Summe von mehreren Bogensegmenten. Von diesem Gesichtspunkt aus entspricht die Basis der hinteren Extremität des Acipenser huso nur einem ganzen Bogen, den ich deshalb auch Beckenbogen nenne.

Was den Schultergürtel anbelangt (Fig. 3), so tritt derselbe mit den Belegknochen in Verbindung. Seine primitiven, d. h. seine knorpeligen Theile zusammen mit den Extremitäten bestehen aus zwei, vielleicht aber auch aus drei Segmenten, an welchen sich die Strahlen befestigen. Diese Segmente befinden sich, wenn man den letzteren Fall zulässt, in demselben Verhältniss zu einander, wie das vierte und fünfte Glied der ersten zwei Kiemenbögen (Fig. 1) sich zum dritten Gliede derselben Bogen verhält. Eines der Segmente (Fig. 3) ist sehr stark entwickelt, und längs der unteren Fläche des Belegknochens ausgezogen; das andere dagegen ist sehr klein und steht nicht mit den Knochen im Verbande; das dritte aber liegt fest dem äussersten Stachel der Flosse an. Am ersten sind drei starke Strahlen befestigt, am zweiten vier kleinere, das dritte jedoch trägt ein, sich mit dem benachbarten Strahle verbindendes Segment, welches ebenso, wie die folgenden vier, mit einem kleinen Gliede versehen ist. Diese Knorpel dienen zur Verbindung der Strahlen unter sich.

Vergleicht man die beschriebenen Theile mit dem Beckengürtel und

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

seinen Strahlen, so entsprechen dem ersteren selbst die die Strahlen unterstützenden Segmente, weshalb ich selbe auch mit dem Namen Schulterbogen bezeichne.

Nach Gegenbaur's Auffassung werden diese letzteren dem Schultergürtel, dem Stamm des Metapterygium und dem Mesopterygium entsprechen, insofern man das dritte keine Strahlen tragende Segment als einen Bogentheil, nicht aber als einen abgeänderten Strahl betrachtet.

Aus Allem bisher Gesagten geht hervor, dass der Schulterbogen dem Beckenbogen homolog ist, folglich entsprechen beide, wenn nicht unbedingt den Kiemenbögen, so doch auf jeden Fall einem ganzen, aus einer verschiedenen Zahl von Segmenten bestehenden Bogen. Die übrigen Störe bestätigen diese Annahme. Bei ihnen allen sind die Kiemen-, Schulter- und Beckenbogen im höchsten Grade übereinstimmend mit dem, was wir bei Acipenser huso sahen.

Bei Acipenser ruthenus z. B. besteht der Kiemenapparat aus dem Zungenbein- und fünf Kiemenbögen. Der erstere besteht aus vier Segmenten (Fig. 4), dem Hyomandibulare, dem Symplecticum und zwei eigentlichen Hyoidaltheilen. Die zwei ersten Kiemenbögen bestehen je aus fünf Segmenten, welche sich zu einander wie bei Acipenser huso verhalten. Der dritte Bogen schliesst drei, die zwei letzten aber je zwei Segmente in sich.

Der Beckengürtel besteht bei demselben Acipenser ruthenus aus fünf Segmenten, von denen eines nicht ganz vollständig ist (Fig. 5), bei Acipenser stellatus aber aus drei (Fig. 6).

Im Wesentlichen verhält sich die Sache bei Acipenser Güldenstädtii, und so viel ich aus einem ziemlich schlecht conservirten Exemplare ersehen konnte, auch bei Spatularia folium ganz eben so.

Die Schultergürtel aber sind bei ihnen allen im Allgemeinen ganz und gar dem ähnlich, was wir bei Acipenser huso sahen[1]).

Folglich wird die von mir ausgesprochene Ansicht von allen von mir untersuchten knorpeligen Ganoiden (Acipenser sturio und Scaphyrhynchus konnte ich nicht untersuchen) bestätigt.

Die zunächst folgende höhere Stufe in Bezug auf die Entwicklung des Skelets zeigen die Selachier. Ich beginne mit der Durchsicht des am tiefsten stehenden von ihnen, der Chimaera monstrosa.

Der Kiemenapparat zeigt hier einen höchst originellen Bau (Fig. 8). Der Zungenbeinbogen besteht aus drei Hauptsegmenten, dem Hyomandibulare und zwei Hyoidalgliedern, welche grosse Kiemenstrahlen tragen. Das innere Glied ist durch einen Verbindungsknorpel mit seinem be-

1) cfr. Gegenbaur, »Brustflosse der Fische«. Taf. VIII, Fig. 3.

nachbarten, durch einen anderen aber mit dem folgenden Kiemenbogen verbunden. Die drei ersten Kiemenbogen bestehen jeder aus vier Segmenten, und ist das zweite, das grösste von ihnen, mit gleichartigen Knorpelstrahlen versehen (Fig. 8, 9). Alle diese Bogen verbinden sich mit ihren Nachbarbogen sowohl, als auch unter sich selbst mittels Verbindungsknorpel, wie dies auf Fig. 8 gezeigt wird. Der vierte und fünfte Bogen besitzen nur je ein deutlich abgetheiltes mittleres Segment, die äusseren Segmente aber verschmelzen untereinander (Fig. 8, 9). Von ihnen bildet das innere eine Art Verbindungsknorpel, so dass diese Bogen hier nicht nur unter sich, sondern auch mit ihren Nachbarbogen verbunden sind. Wir sehen hier folglich ein Beispiel der unmittelbaren Verbindung der Bogen untereinander.

Wenden wir uns nun zum Beckenbogen (Fig. 10). — Ich werde denselben beim Weibchen untersuchen, da die Untersuchung desselben beim Männchen durch die Gegenwart der Anhänge der Geschlechtstheile, wie auf Fig. 11 abgebildet, erschwert ist. Der Beckenbogen besteht hier aus vier Theilen, die sich sehr leicht zu den Bögen überführen lassen. Er besitzt zwei Segmente, von denen das erste dem Beckengürtel entspricht (Fig. 10, 11), das zweite aber die Strahlen unterstützt. Der neue Umstand, dass diese Segmente beweglich articuliren, erklärt sich ganz einfach durch functionelle Anpassung. Ueberhaupt zeigt der Beckenbogen der Chimaera, obwohl er sehr einfach erscheint, doch noch eine Complication, die sich darin ausspricht, dass derselbe der gegenwärtigen Beziehung seiner Theile nach sich mehr zu dem Schulter- als zu dem Beckengürtel der störartigen Fische hinneigt. Abgesehen davon, besitzt derselbe noch solche Eigenschaften, Dank deren er als verbindendes Glied zwischen den Stören und Selachiern dient. Diese Eigenschaft besteht darin, dass hier die Bogen eines und desselben Paares nicht untereinander verbunden sind, während sich bei den höheren Formen dieses primitive Kennzeichen verliert.

Bei Weitem complicirter ist der Schulterbogen (Fig. 12). Zu seinem Complex gehören fünf Segmente, welche nach Gegenbaur dem Schultergürtel und dem Pro-, Meso- und Metapterygium entsprechen. Bezieht man alle diese Theile auf den Beckenbogen, so werden seinem keine Strahlen tragenden Segmente (Fig. 12) der Schultergürtel, dem Strahlen tragenden Theile aber das Meta-, Meso- und Propterygium entsprechen. Es ist auch möglich, dass dieses Glied des Beckenorgans aus einer Verschmelzung der oben genannten Theile, wie z. B. der äusseren Theile des vierten und fünften Kiemenbogens zusammengesetzt ist, oder es hatte sich dem entgegen aus ihnen nur allein gebildet. Den Schultergürtel mit dem Beckengürtel vergleichend, setze ich auch bei dem erste-

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

ren eine ähnliche Veränderung voraus. — Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Zersplitterung eines jeden seiner Bogen (Fig. 12) in zwei Segmente eine secundäre Erscheinung ist. Auf das Verschwinden der primären Eigenschaften am Schultergürtel weist auch die Thatsache hin, dass beide denselben zusammensetzende Bogen mit den Rändern ihrer inneren Segmente nach Art eines Verbindungsknorpels verschmolzen sind (Fig. 12). Eine ähnliche Vereinigung wird, wie aus dem schon früher Gesagten hervorgeht, bei den störartigen mit einem primitiveren Skelet versehenen Fischen nicht angetroffen. Und so zeigt es sich, dass, wenn man den Schulterbogen der Chimaera mit deren Beckenbogen vergleicht, die Aehnlichkeit zwischen ihnen in Folge der Zersplitterung des Schultergürtels in eine grössere Zahl von Segmenten und durch die Verschmelzung der inneren Glieder der den Schultergürtel bildenden Bogen verloren gegangen ist.

Diese Voraussetzung ist natürlich schematisch, aber sie stützt sich auf die eben auseinander gesetzte Thatsache der Verschmelzung der zwei letzten Kiemenbogen bei der nämlichen Chimaera (Fig. 8, 9).

Ich will ferner auch noch auf die in die Augen springende Aehnlichkeit zwischen der Organisation einiger Theile des Zungenbeins- und Schulterbogens hinweisen (Fig. 8, 9 und 12).

Eine vollkommene Homodynamie kann man freilich nur in Bezug auf die ersten drei grossen Segmente *a*, *b*, *c* des Zungenbeinbogens mit dem Meta-, Meso- und Propterygium verfolgen, dem Schultergürtel selbst aber entspricht vielleicht der Verbindungsknorpel, welcher den Zungenbeinbogen mit dem Aufhängeapparat verbindet (*d*). — Es ist überhaupt sehr gewagt, hier genaue Substitutionen durchzuführen, da sich diese Knorpel zu sehr ausgeartet oder rudimentär zeigen.

Ich gehe jetzt zur Durchsicht der Haifische, das heisst der Selachier über, die eine Stufe höher als Chimaera stehen; werde aber keine ausführliche Beschreibung ihrer Kiemenapparate und Schulterbogen geben, da alles Dieses bereits bei Gegenbaur geliefert ist[1]).

Als eine der am niedrigsten stehenden Haifischformen zeigt sich Heptanchus cinereus. Sein Kiemenapparat besitzt nichts Aussergewöhnliches. Der Zungenbeinbogen besteht aus dem Hyomandibulare und den Hyoides, welche unter sich durch Verbindungsknorpel vereinigt sind. Alle sieben Kiemenbögen befestigen sich mit ihren unteren Enden an

1) Gegenbaur, Unters. z. vergl. Anat. d. Wirbelth. »Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskeletes der Wirbelthiere« und »Schultergürtel der Wirbelthiere und Brustflosse der Fische.« 2. und 3. Theil.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dem allgemeinen Knorpel und bestehen jeder aus vier Segmenten. An den zwei mittleren Gliedern sitzen die Kiemenstrahlen [1]).

Der Beckenbogen besteht aus drei Segmenten (Fig. 13), welche sich etwa so zu einander verhalten, wie die Theile des Schulterbogens bei den störartigen Fischen (Fig. 3, 7), und aus zwei anderen am unteren Theile des Metapterygium vertheilten Stücken. Es verbindet sich aber hier das grössere Segment mit dem ihm entsprechenden Gliede des Bogens der Gegenseite, ohne jedoch mit demselben zu verschmelzen. Ueberhaupt verliert, von den Haifischen anfangend, der Beckenbogen seine primitive Selbständigkeit. An den übrigen Segmenten des Beckenbogens des Heptanchus sind die, wie auf Fig. 13 gezeigt, an den Enden mit kurzen Gliedern versehenen Strahlen befestigt. Der Schulterbogen [2]) besteht aus dem Schultergürtel, dem Meta-, Meso- und Propterygium. Der erstere hat die Form eines verlängerten in der Mitte breiter werdenden Knorpels. Seine äusseren Enden sind frei, die inneren aber untereinander durch Verbindungsknorpel vereinigt. Mit seinem verbreiterten Theile verbindet sich der Schultergürtel mit den übrigen drei Segmenten des Schulterbogens. Von ihnen trägt nur das Meso- und Metapterygium Strahlen. Das letztere theilt sich noch in zwei weitere kleine Glieder, so dass der Schulterbogen eigentlich aus sechs Segmenten besteht. Er unterscheidet sich folglich bei Heptanchus von dem Beckenbogen durch die Gegenwart eines überzähligen Segmentes, des Propterygium, und durch den Umstand, dass die Bogen seines Gürtels untereinander nicht unmittelbar, sondern durch die Copula verbunden sind. Ausserdem ist auch das Verhältniss zwischen dem Schultergürtel und den übrigen Bogentheilen anders.

So geht in diesem Falle, wo sich beim Beckenbogen der Gürtel mit seinem äusseren Ende mit den übrigen Segmenten verbindet, beim Schulterbogen diese Verbindung vermittels des mittleren verbreiterten Theiles des Schultergürtels vor sich.

Das Verhältniss zwischen den Theilen des Beckenbogens ist primitiver, wie daraus hervorgeht, dass dasselbe dem gegenseitigen Verhältnisse der Kiemenbogentheile ähnlicher ist.

Es ist dieses Verhältniss, wie aus dem Weiteren zur Genüge hervorgeht, bei den Selachiern und, wie bereits beschrieben, auch bei den störartigen Fischen sehr beständig. Es erhält dasselbe dadurch die Bedeutung, dass es die Primitivität des Beckenbogens bestätigt.

Als eine dem Heptanchus sehr nahestehende Form erweist sich

1) l. c. Theil 3. Taf. XVIII, Fig. 1.

2) Gegenbaur, Theil 2. Taf. IV, Fig. 1 und Taf. IX, Fig. 2.

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

Scyllium. Ihr Kiemenapparat[1]) besteht aus einem zweigliedrigen Zungenbeinbogen, der sich mit seinen paarigen Bogen durch einen stark entwickelten Knorpel verbindet, und aus fünf Paar Kiemenbögen; vier von ihnen bestehen aus je vier Gliedern, einer aber besteht nur aus drei. Alle sind mit ihren inneren Enden am Verbindungsknorpel befestigt. — Der Beckenbogen (Fig. 14) besteht aus drei grossen Segmenten, dem Beckengürtel, dem Meso- und Metapterygium und drei kleineren, die unteren Enden desselben vorstellenden. Die Bogen des Beckengürtels sind so enge mit einander verbunden, dass sie auf den ersten Blick als ganz ungetheilt erscheinen. Auf dem Meso- und Metapterygium sitzen, in zwei ungleiche Segmente getheilt, die Strahlen, wie auf Fig. 14 abgebildet ist. — Der Schultergürtel bei Scyllium ist ebenfalls mit seinen Bogen fast vollständig zu einem Ganzen verschmolzen. Ausserdem gehört in den Complex des Schulterbogens noch das Pro-, Meso- und Metapterygium, von denen jedes in zwei Segmente getheilt ist. An diesen sind die drei- und viergliederigen Strahlen befestigt[2]).

Eine noch grössere Verschmelzung der den Beckengürtel bildenden Bogen zeigt Centrophorus (Fig. 15). Dieser Bogen bietet das Bild einer vollständig ganzen, etwas buckligen Platte, an welche sich auf jeder Seite die übrigen gewölbten Segmente des Beckenbogens, nämlich das Meso- und das dreigliedrige Metapterygium befestigen. An ihnen sitzen die zweigliedrigen Strahlen (Fig. 15).

Bei Spinax acanthias endlich (Fig. 16) hat der Beckengürtel das Aussehen eines wirklichen Verbindungsknorpels. An ihm findet man schon keine eigentlichen Spuren secundärer Abstammung mehr. Ich glaube jedoch, dass dieser Knorpel nichts Anderes ist, als zwei verschmolzene Segmente paariger Bogen des Beckengürtels, und zwar auf Grund dessen, dass wir von den niedrigsten bis zu den höchsten Formen fortschreitend sahen, wie die beiderseitigen Bogen der Becken- und Schultergürtel sich immer mehr näherten und endlich sich mit einander vereinigten. Ein Beispiel der Atrophie dieser Bogen und ihres Ersatzes durch Verbindungsknorpel kam bis jetzt nicht vor. Auf jeden Fall geht die Verschmelzung des Beckengürtels hier sehr früh vor sich, weil an den von mir beobachteten, freilich nicht sehr frühen Embryonalstadien diese Verschmelzung schon eine vollständige war. Ausser dem Gürtel besteht der Beckenbogen des Spinax acanthias aus dem Meso- und Metapterygium, an welche die zum grössten Theil zweigliederigen Strahlen befestigt sind (Fig. 16). Der Schulterbogen aber besteht aus dem Gürtel,

1) cfr. Gegenbaur, Theil 3. Taf. XVIII, Fig. 4.
2) cfr. Gegenbaur, l. c. Theil 2. Taf. IX, Fig. 8.

©Naturwissenschaftliche Universitätsbibliothek Heidelberg; download unter www.biologiezentrum.at

dem zweigliedrigen Pro- und Mesopterygium und dem dreigliedrigen Metapterygium[1]. Die Bogen des Schultergürtels verschmelzen nicht, sondern vereinigen sich untereinander.

So sehen wir bei den Haifischen den Verlust eines der hauptsächlichsten primitiven Kennzeichen des Bogens, — seiner Selbständigkeit erfolgen.

---

Die Rochen unterscheiden sich in der Hauptsache sehr wenig von den Haifischen. Ihre Hauptunterscheidungszeichen concentriren sich auf dem häufigen Fehlen des Mesopterygium beim Beckenbogen und darin, dass die äusseren Enden des Schultergürtels nicht wie bei den Haifischen frei bleiben, sondern sich nach innen biegend an der Wirbelsäule befestigen. Die inneren Enden jedoch verschmelzen fast immer.

Eine Uebergangsform zwischen den Haien und Rochen stellt Rhinobatus dar (Fig. 17). Sein Kiemenapparat mit dem originalen Verbindungsknorpel ist bei Gegenbaur beschrieben und abgebildet[2] und deshalb lasse ich mich über ihn nicht weiter aus. Was aber den Beckenbogen betrifft, so besteht derselbe aus dem Beckengürtel und dem viergliedrigen Meso- und Metapterygium (Fig. 17). An der Aussenseite des Mesopterygium sind ungefähr sieben Strahlen befestigt, von welchen der erste das Aussehen einer breiten kurzen Platte hat. Die Strahlen des Metapterygium dagegen sind lang und dünn und bestehen je aus drei Gliedern (Fig. 17). — Der Beckengürtel ist fast vollständig ganz, er bewahrte kaum Spuren seiner paarigen Abstammung. Seine äusseren Enden, an welche das Meso- und Metapterygium befestigt sind, sind verbreitert und in zwei Fortsätze ausgezogen, von denen der eine nach oben, der andere nach unten gerichtet ist.

Der Schultergürtel ist ausführlich bei Gegenbaur beschrieben[3]. Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass die den Schultergürtel bildenden Bogen sich mit den unteren Enden miteinander verbinden, mit ihren oberen Enden aber zur Wirbelsäule treten und folglich eine Art eigentlichen Gürtels bilden.

Vergleicht man denselben mit dem Schultergürtel der Haie, so zeigt sich, dass der Unterschied zwischen ihnen nur darin besteht, dass die äusseren Enden der Bogen des Schultergürtels bei Rhinobatus anstatt, wie bei den Haien, frei zu bleiben, sich nach innen zu gegen die Wirbelsäule einbiegen, die inneren Enden sich aber enge miteinander verbinden. Hieraus entsteht auch die originelle Form des Schultergürtels der

1) cfr. Gegenbaur, l. c. Theil 2. Taf. IV, Fig. 9. Taf. IX, Fig. 4.
2) l. c. Theil 3. Taf. XIV, Fig. 1 und Taf. XV, Fig. 3.
3) l. c. Theil 2. Taf. V, Fig. 1. p. 82.

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

Rochen überhaupt; ein greller Unterschied aber mit dem, was wir bei den Haifischen sahen, geht in der Hauptsache daraus nicht hervor.

Das was über Rhinobatus gesagt wurde, ist annäherungsweise auch auf die übrigen Rochenarten anzuwenden.

So zeigt der von Gegenbaur[1]) beschriebene Kiemenapparat des Torpedo in der Hauptsache selbst keinerlei Unterschied. Ebenso ist der Beckenbogen dem vorhergehenden sehr ähnlich. Sein Gürtel vereinigt sich mit seinem Bogen fast vollständig in eine fast ganze Platte, an deren verbreiterten Enden sich das Metapterygium und der verbreiterte erste Flossenstrahl befestigen. Die äusseren Enden des Beckengürtels verlängern sich wie bei Rhinobatus in lange und dünne Fortsätze (Fig. 18). Das Metapterygium ist ganz und gar nicht entwickelt, obwohl es auf den ersten Blick scheint, dass ihm der erste Flossenstrahl entspricht. Es ist jedoch derselbe in so hohem Maasse übereinstimmend mit den übrigen Strahlen und trägt, wie aus den vorhergehenden Fällen zu ersehen ist, auch keine Nebenstrahlen, so dass es zu weit hergeholt wäre, ihn für das Mesopterygium zu halten.

Es stört diese Ansicht auf jeden Fall den Einklang des Vorhergegangenen nicht, da, wie wir gesehen haben, die Zahl der Segmente sehr veränderlich ist.

Was den Schulterbogen betrifft, so ist die Form seines Gürtels sehr originell. Ich werde denselben nicht beschreiben, da Gegenbaur[2]) ihn bereits beschrieben und mit dem Schultergürtel des Rhinobatus verglichen hat. An dem Schultergürtel sind, wie bei allen Rochen, die übrigen drei Segmente des Schulterbogens befestigt. Von ihnen sind das Pro- und Metapterygium sehr stark entwickelt und durch das gebogene Mesopterygium von einander getrennt[3]).

Bei Trygon pastinaca zeigt der Beckenbogen in der Hauptsache nichts Neues. Sein Beckengürtel trägt im höchsten Grade schwache Spuren der Theilung. An den äusseren Enden ist er verbreitert und bildet zwei Fortsätze, von denen einer sehr dünn und lang ausgezogen, — der andere aber kurz und stumpf ist. Mit diesem Ende articulirt das andere Segment des Beckenbogens, — das Metapterygium, — welches aus vier Gliedern und dem ersten Flossenstrahle besteht. An dem Metapterygium sind die an ihren Enden getheilten Strahlen befestigt (Fig. 19). Was den Schultergürtel betrifft, so ist derselbe bei Gegenbaur[4]) beschrieben, und gewährt mit Ausnahme dessen, dass das Mesopterygium sehr schwach entwickelt ist, kein besonderes Interesse.

1) l. c. Theil 3. Taf. XX, Fig. 1.
2) l. c. Theil 2. Taf. V, Fig. 5. p. 84.
3) l. c. Taf. IX, Fig. 12. 4) l. c. Taf. V, Fig. 3 und Taf. IX, Fig. 11.

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


Ich ziehe noch einen sehr interessanten Repräsentanten der Rochen, Raja clavata, in Betrachtung. Sein Kiemenapparat, dessen letzter Bogen mit dem Schultergürtel articulirt, ist bei Gegenbaur abgebildet[1]). Die Bogen des Beckengürtels sind ganz miteinander verwachsen (Fig. 20). An den verbreiterten und in die Länge gezogenen Enden des Beckengürtels befestigen sich der erste Flossenstrahl und das Metapterygium. Der erste sitzt auf einem hervorstehenden Gelenkkopf, das zweite aber auf einer schwachen Erhöhung des unteren Randes des Bogens des Beckengürtels. An dem dreigliedrigen Metapterygium befestigen sich die in eine verschiedene Zahl von Segmenten getheilten Strahlen. Die Zahl dieser Strahlensegmente wird von vorn nach hinten immer grösser. Alle diese Strahlen haben eine sehr sonderbare krallenartige Form. — Bei dem Männchen befestigt sich, wie in Fig. 20 abgebildet ist, am Ende des Metapterygium ein sehr stark entwickelter Fortsatz, der die Rolle eines Anhanges der Geschlechtsorgane spielt.

Der Schultergürtel der Raja zeigt ebenfalls ganz verschmolzene innere Enden; die äusseren dagegen sind sehr stark entwickelt[2]) und nehmen eine sehr originelle Gestalt an. An ihnen befestigt sich das sehr stark entwickelte Mesopterygium. In dem Zwischenraum zwischen dem letzteren und dem Metapterygium sind mit dem Schultergürtel unmittelbar fünf Flossenstrahlen verbunden[3]). Der Umstand, dass sowohl der Becken- als der Schultergürtel Flossenstrahlen trägt, ist als Beweis der Erhaltung einer derjenigen primitiven Eigenschaften, welche man nur bei den störartigen Fischen findet, sehr interessant.

Ich führe keine weiteren Beispiele an, weil ich glaube, dass das Vorgebrachte zur Bestätigung meiner Ansicht über die Herkunft des Schulter- und Beckenbogens hinreicht, und zwar um so mehr, als die übrigen störartigen Fische und Selachier im Ganzen in der Hauptsache keine scharfen Unterschiede zeigen.

---

Es bleibt jetzt nur noch übrig, das Gesagte in ein Ganzes zusammenzufassen.

Als Ausgangspunkt den Beckenbogen der störartigen Fische, deren Skelet sich am primitivsten zeigt, annehmend, fand ich, dass er aus einer Summe von Segmenten besteht, welche Flossenstrahlen tragen. Aus den vorgebrachten Gründen ist zu ersehen, dass diese Segmente einen ganzen Bogen darstellen. Der Schultergürtel der störartigen Fische bezieht sich, wie gesagt, auf den Beckengürtel und ist mit demselben

1) l. c. Theil 3. Taf. XVII, Fig. 1.
2) cfr. Gegenbaur, l. c. Theil 2. Taf. V, Fig. 4.
3) l. c. Taf. IX, Fig. 13.

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

homodynam. — Da zum Complex des ersteren die Basis des Meso- und Metapterygium gehören, so ziehe ich den Schluss, dass diese Theile den Segmenten des Bogens, nicht aber Strahlen, entsprechen, wie Gegenbaur meint. Alle weiteren Beispiele bestätigen diesen Schluss. So zeigt die Untersuchung der Chimaera, dass ihr Beckenbogen sich in einfachster Weise auf den Schulterbogen der störartigen Fische bezieht; der Schulterbogen aber, obwohl er sich ziemlich complicirt zeigt, bezieht sich doch, wie schon angeführt, ebenfalls nicht nur auf den Becken-, sondern vielleicht auch auf den Zungenbeinbogen. In den Bereich dieses Schulterbogens tritt ein neues Element — das Propterygium —, welches ebenfalls einem einzelnen Gliede eines ganzen Bogens entspricht.

Weiter zeigte die Untersuchung der entsprechenden Theile der Haifische und Rochen, dass sie in der That homolog sind, und dass die Unterschiede, welche sich zwischen ihnen finden, wie die Gegenwart oder das Fehlen des Mesopterygium am Beckenbogen und des Propterygium am Schulterbogen, die Vollständigkeit des Schulter- und Beckengürtels — die Resultate entweder der Verluste primitiver Kennzeichen, oder der Aneignung neuer Kennzeichen sind, wie z. B. die Veränderung der Form und der Lage des Schultergürtels bei den Rochen.

Die Verschiedenheit der Segmentzahl hat keine wesentliche Bedeutung; auch die Kiemenbogen zeigen in dieser Beziehung das Nämliche. Der Umstand, dass der Schulterbogen stets eine grössere Segmentzahl in sich schliesst, steht aller Wahrscheinlichkeit nach mit seiner im Allgemeinen stärkeren Entwicklung in Verbindung. Bei einigen Formen (Heterodontus und Scymnus) ist am Schulterbogen ebenfalls nur der Gürtel, das Meso- und Metapterygium entwickelt.

Daraus, dass ich die Becken- und Schultergürtel aller durchgesehenen Formen auf den Beckengürtel der störartigen Fische beziehe, entnehme ich, dass alle Theile, welche in den Bereich dieser Bogen gehören, nämlich der Becken- und Schultergürtel und die Stämme des Pro-, Meso- und Metapterygium die Theile eines ganzen Bogens darstellen.

Es scheint mir, dass diese Ansicht schon dadurch bestätigt wird, dass sich mit ihr Umstände vereinigen, die sich auf so primitive Formen, wie die störartigen und quermäuligen Fische beziehen.

Von selbst versteht sich, dass dieser Schluss der Theorie Gegenbaur's, nach welcher er die Gliedmassen der höheren Thiere auf die Flosse der Fische bezieht, nur in der Beziehung widerspricht, dass sein Archipterygium nicht dem Stamme eines einseitig entwickelten Strahles, sondern einer Reihe von, in den Bereich des Becken- oder Schulterbogens gehörenden, Segmenten entspricht.

Nach Gegenbaur hat sich neuerdings Huxley in bemerkenswerther

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Weise über den Ursprung des Flossenskelets ausgesprochen[1]). Seine Ansichten unterscheiden sich namentlich durch die verschiedene Auffassung des Archipterygium und der Beziehungen zwischen dem Flossenskelete der Fische und der höheren Wirbelthiere. In der Frage aber, welche das Hauptthema meiner Arbeit ausmacht, d. h. die Homologie zwischen den Theilen des Flossenskelets und denen des Bogens, hat Huxley keine besondere Meinung ausgesprochen. Was seine Theorie des Ichthyopterygium (p. 54) resp. Chiropterygium (p. 56) anbelangt, so kann auf dieselbe Dasjenige bezogen werden, was ich so eben über die Theorie des Archipterygium bemerkte. —

Da im Vorhergehenden einige Male die Frage berührt wurde, welche morphologische Verwandtschaft zwischen dem Schulter- und Beckenbogen und den Kiemenbögen besteht, so halte ich es für nöthig, zur Vermeidung von irgend welchen Missverständnissen, folgenden Zusatz zu machen.

Wenn ich auch, gleich Owen und Gegenbaur, in Bezug auf die Gürtel der Extremitäten annehmen kann, dass die Becken- und Schulterbogen den Kiemenbogen homodynamisch sind, so bezieht sich meine dargelegte Auffassung zunächst nicht eigentlich auf diese Homodynamie. Ich behaupte nur, dass der Beckenbogen der störartigen Fische einem ganzen Bogen homolog ist, ohne dabei auf seiner Homodynamie mit dem Kiemenbogen zu bestehen. Ob sich schliesslich in Wirklichkeit, wie man jetzt mit grosser Wahrscheinlichkeit annimmt, zeigt, dass zwischen den Kiemenbögen und den Bogen der Extremitäten eine Homodynamie besteht oder nicht, das ist den hier entwickelten Ansichten gegenüber gleichgültig.

Spezia, 15. Mai 1879.

1) Proceedings of the Zoological Society of London. 1876. p. 24.

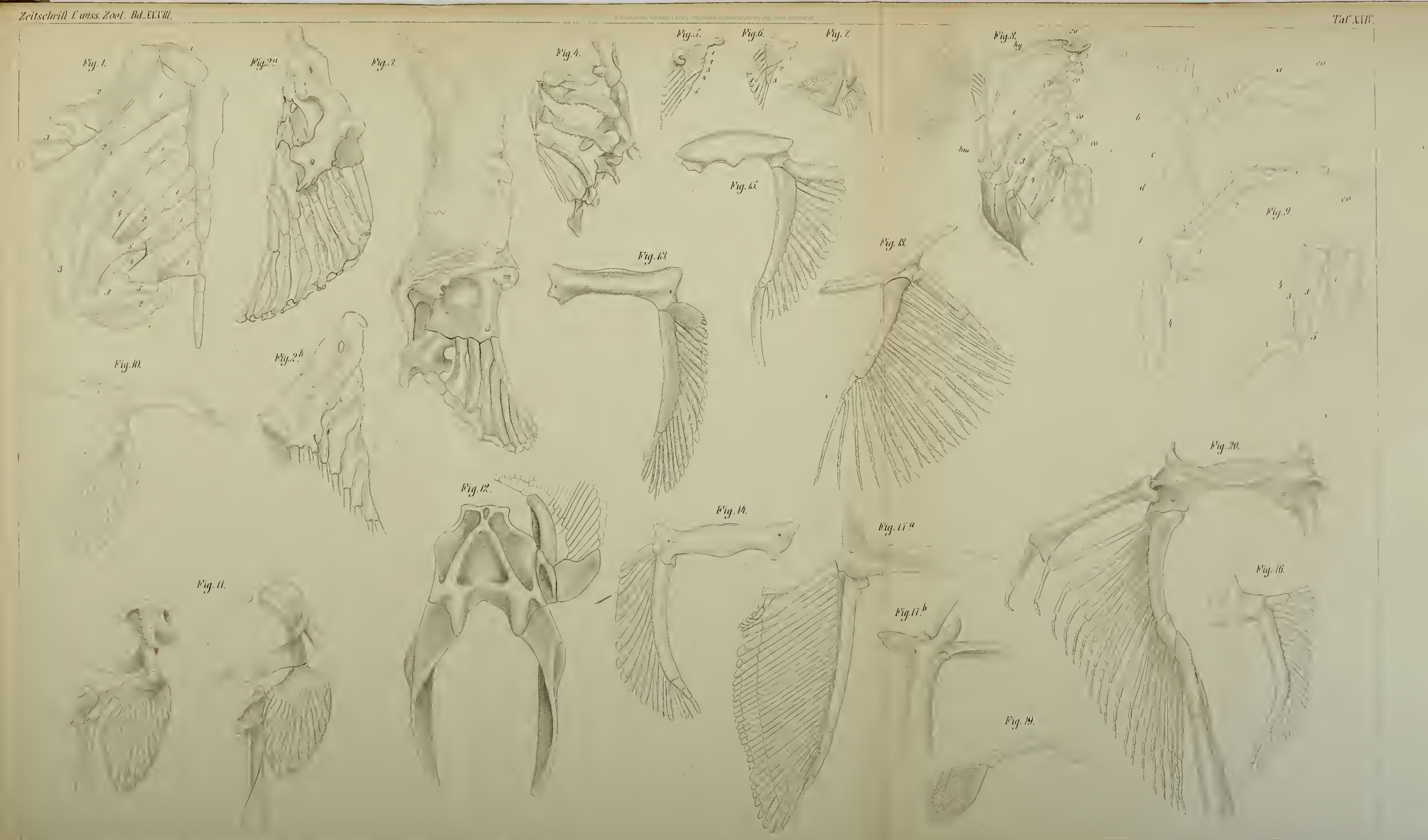
©Biodiversity Heritage Library, http://biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIV.

Fig. 1. Kiemenapparat von Acipenser huso.
Fig. 2. Beckenbogen desselben.
Fig. 3. Schulterbogen desselben.
Fig. 4. Kiemenapparat von Acipenser ruthenus.
Fig. 5. Beckenbogen von Acipenser ruthenus.
Fig. 6. Beckenbogen von Acipenser stellatus.
Fig. 7. Schulterbogen desselben.
Fig. 8. Kiemenapparat von Chimaera monstrosa.
Fig. 9. Der Zungenbeinbogen und Kiemenbogen von einander getrennt.
Fig. 10. Beckenbogen des Chimaeraweibchens.
Fig. 11. Beckenbogen des Chimaeramännchens.
Fig. 12. Schulterbogen von Chimaera monstrosa.
Fig. 13. Beckenbogen von Heptanchus cinereus.
Fig. 14. Beckenbogen von Scyllium.
Fig. 15. Beckenbogen von Centrophorus.
Fig. 16. Beckenbogen von Spinax acantias.
Fig. 17. Beckenbogen von Rhinobatus.
Fig. 18. Beckenbogen von Torpedo Galvanii.
Fig. 19. Beckenbogen von Trygon pastinaca.
Fig. 20. Beckenbogen von Raja clavata.

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




Wilhelm Engelmann

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1879-1880

Band/Volume: 33

Autor(en)/Author(s): Metschnikoff Olga

Artikel/Article: Zur Morphologie des Becken- und Schulterbogens der Knorpelfische 423-438