

Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten.

Von

Carl Rabl.

Mit Tafel XXII und XXIII und 35 Figuren im Text.

»Ich sage immer und wiederhole es, die Welt
könnte nicht bestehen, wenn sie nicht so einfach
wäre.«

GOETHE, in den Gesprächen mit
ECKERMANN, 11. April 1827.

Vorbemerkung.

Die vorliegende Abhandlung ist aus einem Vortrag entstanden, welchen ich am 27. Mai 1901 auf der Anatomenversammlung in Bonn hielt. Bei der Kürze der Zeit, die mir damals zur Verfügung stand, war es mir nicht möglich, den Gegenstand in einer, seiner Bedeutung auch nur einigermaßen entsprechenden Art zu behandeln. Ich musste mich darauf beschränken, die Grundgedanken zu skizziren, zu denen mich die Beschäftigung mit dem Gegenstande geführt hatte, und war gezwungen, auf eine strenge Beweisführung ganz zu verzichten. Daher habe ich auch von der Veröffentlichung des Vortrages Abstand genommen und mich entschlossen, den Gegenstand in anderer Form und Fassung zur Sprache zu bringen.

Ich theile den Stoff in zwei Theile: Der erste behandelt den Ursprung der paarigen Flossen, der zweite den Ursprung und die allmähliche Ausbildung der pentadactylen Extremität. In einem Anhange füge ich eine kurze historisch-kritische Darstellung der Archipterygiumtheorie bei.

I. Über den Ursprung der paarigen Flossen.

Es ist in den letzten Jahren wiederholt der Versuch gemacht worden, der Archipterygiumtheorie, deren Glanz unter dem Einflusse der Untersuchungen über die Entwicklung der paarigen Extremitäten schon sehr im Verblassen begriffen war, wieder zu neuem Ansehen

zu verhelfen. Allen diesen Versuchen wohnt die Tendenz inne, zu zeigen, dass keine einzige der Thatsachen, mit denen uns die Entwicklungsgeschichte bekannt gemacht hat, mit der Archipterygiumtheorie im Widerspruche steht. Diese Tendenz ist indessen eine durchaus verkehrte; sie schlägt den Thatsachen direkt ins Gesicht. Nach Allem, was wir über die Entwicklung der paarigen Flossen der Selachier und Störe wissen, kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass diese Flossen eine metamerische Anlage haben und dass ihnen ein metamerischer Bau zukommt. Es handelt sich hier nicht etwa um mehr oder weniger sichere Deutungen, sondern um leicht zu konstatirende, vollkommen sicher stehende Thatsachen. Jeder, der im Stande ist, vorurtheilslos ein Präparat einer Flossenanlage eines Selachiers zu betrachten, wird nicht einen Augenblick darüber im Zweifel bleiben können, dass Muskeln, Skelet und Nerven der Flossen metamerische Bildungen sind¹ und er wird sich daher auch ein Urtheil darüber bilden können, welcher Werth solchen Behauptungen zukommt, wie derjenigen von BRAUS, welche lautet: »Der wahre Sachverhalt zeugt gerade entgegengesetzt der Meinung RABL's für eine ursprüngliche Discrepanz zwischen Muskel und Skelettheilen, welche erst allmählich und successive einer annähernden oder völligen Konkordanz beider Platz macht².«

Ich brauche kaum zu erwähnen, dass die Thatsache der metamerischen Anlage und des metamerischen Baues der Selachier- und Ganoidenflossen allein genügt, um der Kiemenbogen-Archipterygiumtheorie GEGENBAUR's jeden Boden zu entziehen.

Als ich mich vor neun Jahren³ auf Grund meiner Untersuchungen über die Entwicklung der paarigen Flossen der Selachier für die BALFOUR-THACHER'sche Seitenfaltentheorie⁴ aussprach, war ich mir wohl bewusst, dass auch diese Theorie, wenn sie auch den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen ungleich mehr Rechnung trägt, als die Archipterygiumtheorie, doch noch eine ganze Reihe von Fragen offen lässt, auf die man gern eine Antwort haben möchte. Sie schien mir in erster Linie den Werth einer Arbeitshypothese zu haben, und ich hoffte, bei ihrer Berücksichtigung auf Thatsachen und Verhältnisse aufmerksam zu werden, die sonst der Beobachtung leicht entgehen können.

Wenn wir nun im Sinne dieser Theorie annehmen wollen, dass es thatsächlich einmal Thiere gegeben habe, bei denen sich ein Flossensaum — oder sagen wir zunächst lieber, eine Hautfalte — jederseits von der Kiemen- bis zur Aftergegend erstreckte und dass

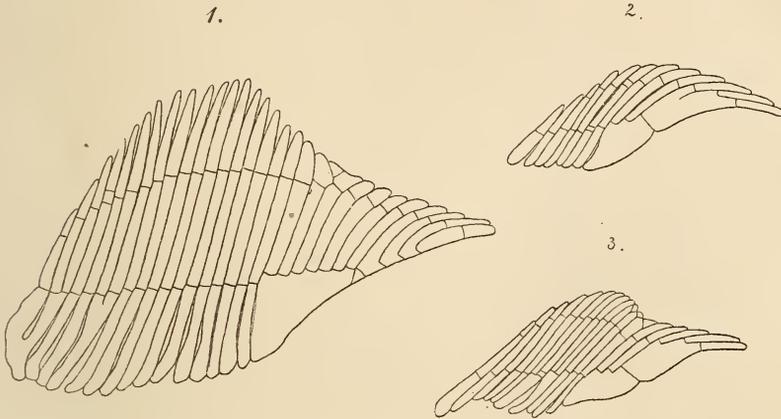
dann diese Hautfalte zum Mutterboden für die Entwicklung der paarigen Flossen wurde, so bleibt es doch zunächst völlig unverständlich, warum aus diesem Flossen- oder Hautsaum sich jederseits immer nur zwei Flossen entwickelt haben, warum es, mit anderen Worten, nicht auch Fische giebt, die eine größere Zahl von paarigen Flossen besitzen⁵. Eine größere Zahl paariger Extremitäten kann doch von vorn herein nicht als schädlich oder der raschen Fortbewegung hinderlich bezeichnet werden. Bieten uns doch die Arthropoden genug Beispiele einer größeren Zahl solcher Extremitäten dar. Den Insekten sind ihre drei Beinpaare sicherlich nicht hinderlich bei der Bewegung und, wer einmal versucht hat, eine Scolopendra zu erheben, wird sich überzeugt haben, dass auch den Tausendfüßern ihre zahlreichen Beinpaare alles eher, als hinderlich oder schädlich sind.

Eine solche Frage ist um so mehr am Platze, als wir wissen, dass sich auch aus dem ursprünglich einheitlichen unpaarigen, medianen Flossensaum im Laufe der Entwicklung bei verschiedenen Formen eine sehr verschieden große Zahl unpaariger Flossen differenzieren. So kann die Zahl der sogenannten Flösschen von *Polypterus* zwischen acht und achtzehn betragen (GÜNTHER), wozu dann von anderen unpaarigen Flossen noch die Schwanz- und Afterflosse kommen. Und ähnliche Beispiele finden wir auch bei den Knochenfischen. Besonders interessant sind in dieser Hinsicht die Scombriden, bei denen hinter der zweiten Rücken- und hinter der Afterflosse noch acht bis zehn Flösschen sitzen können. Es macht in der That den Eindruck, als sei die Zahl der unpaarigen Flossen in keiner Weise beschränkt, während andererseits bekanntlich nie mehr als ein Paar Brust- und ein Paar Bauchflossen zur Ausbildung kommen.

Es muss dies wohl einen tieferen, in der Funktion der Flossen liegenden Grund haben. Um nun diesen Grund zu erfahren, wollen wir fürs Erste die Skelete der unpaarigen und paarigen Flossen solcher Fische, denen wir nach ihrer gesammten Organisation eine besonders tiefe Stellung im System anzuweisen gewohnt sind, mit einander vergleichen; fürs Zweite wollen wir uns über die funktionelle Bedeutung der paarigen und unpaarigen Flossen klar zu werden suchen.

Ich beginne mit einer kurzen Betrachtung des Baues der unpaarigen Flossen der Selachier. In den nebenstehenden Textfigg. 1—3 habe ich nach THACHER die beiden Rücken- und die Afterflosse einer *Eulamia*, eines Squaliden, abgebildet. Die Ähnlichkeit der drei Flossen fällt sofort in die Augen; sie giebt sich nicht bloß in der

Art der Gliederung der Radien zu erkennen, sondern vor Allem darin, dass es bei allen dreien in der hinteren Hälfte zu einer mehr oder weniger ausgedehnten Verschmelzung basaler Gliedstücke gekommen ist. Statt, wie sonst, schmale, schlanke Stäbe anzutreffen, findet man hier breite, massige Knorpelplatten. Ganz ähnliche Bilder geben uns die unpaarigen Flossen zahlreicher anderer Squaliden; ich



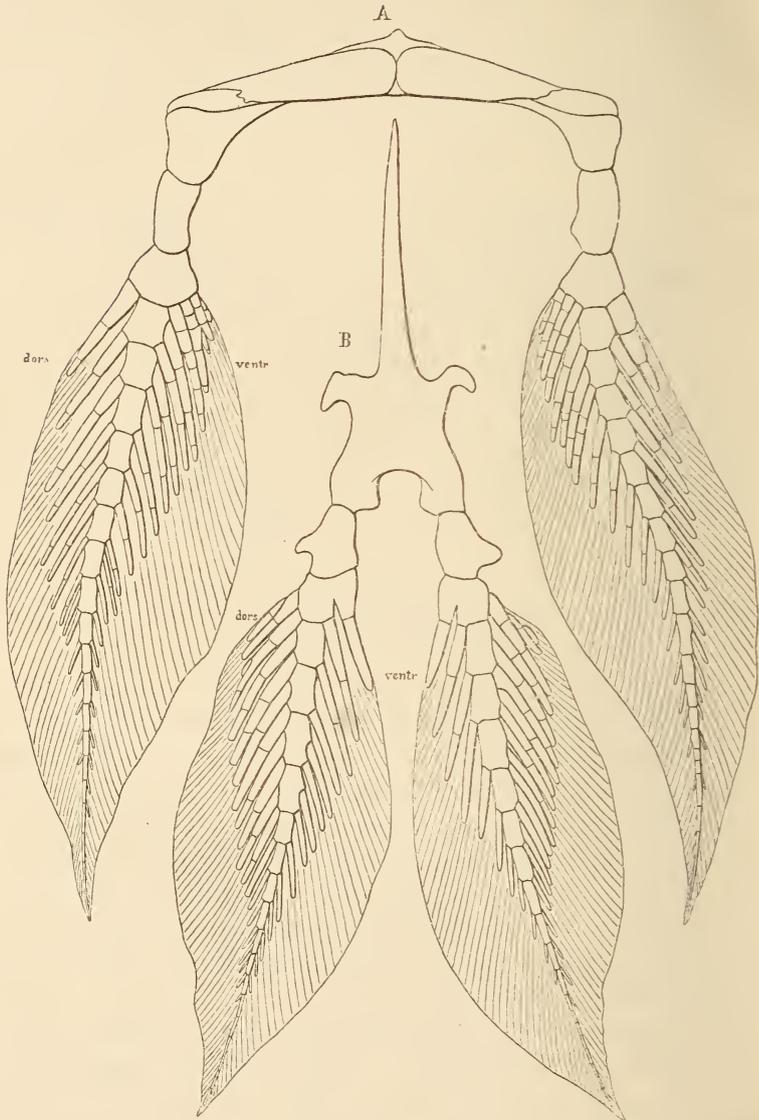
Textfigg. 1—3.

Textfigg. 1. Erste Rückenflosse. Textfigg. 2. Zweite Rückenflosse. Textfigg. 3. Afterflosse von *Eulamia Milberti* nach THACHER.

hebe als besonders typische Beispiele *Mustelus* und *Sphyrna* heraus und verweise außerdem auf die auch noch in anderer Hinsicht interessante Ähnlichkeit zwischen der ersten Rücken- und der Afterflosse von *Heptanchus* (MIVART⁶ und P. MAYER⁷). Stets ist das Bestreben einzelner Radienglieder, zu größeren Platten mit einander zu verschmelzen, in der hinteren Hälfte der Flosse mehr ausgesprochen, als in der vorderen. Eine Ausnahme machen natürlich solche Flossen, deren Vorderrand, wie bei *Acanthias* und *Spinax*, durch einen Stachel gestützt ist; dadurch wird der ganze Skeletbau der Flosse in sehr auffälliger Weise beeinflusst⁸.

Nun vergleichen wir damit das Skelet der paarigen Flossen⁹. Ich will dabei von den Dipnoern ausgehen und an eine Thatsache erinnern, die, seitdem SCHNEIDER¹⁰ im Jahre 1886 zuerst auf sie aufmerksam gemacht hat, alle Forscher, welche diese merkwürdigen Thiere untersuchten, aufs lebhafteste beschäftigte und sie zum Theil zu sehr kühnen Erklärungsversuchen veranlasste. SCHNEIDER hat darauf aufmerksam gemacht, dass, wie er sich ausdrückte, Brust- und Bauchflosse von *Ceratodus* um 180° gegen einander gedreht

sind. Der Rand der Brustflosse, welcher in der Ruhelage dorsalwärts sieht, ist demjenigen Rande der Bauchflosse ähnlich, welcher in der



Textfig. 4.

Vordere und hintere Extremitäten eines 66 cm langen *Ceratodus Forsteri* der Prager Sammlung. (Sammlung des deutschen anatomischen Institutes.) $\frac{3}{4}$ nat. Größe.

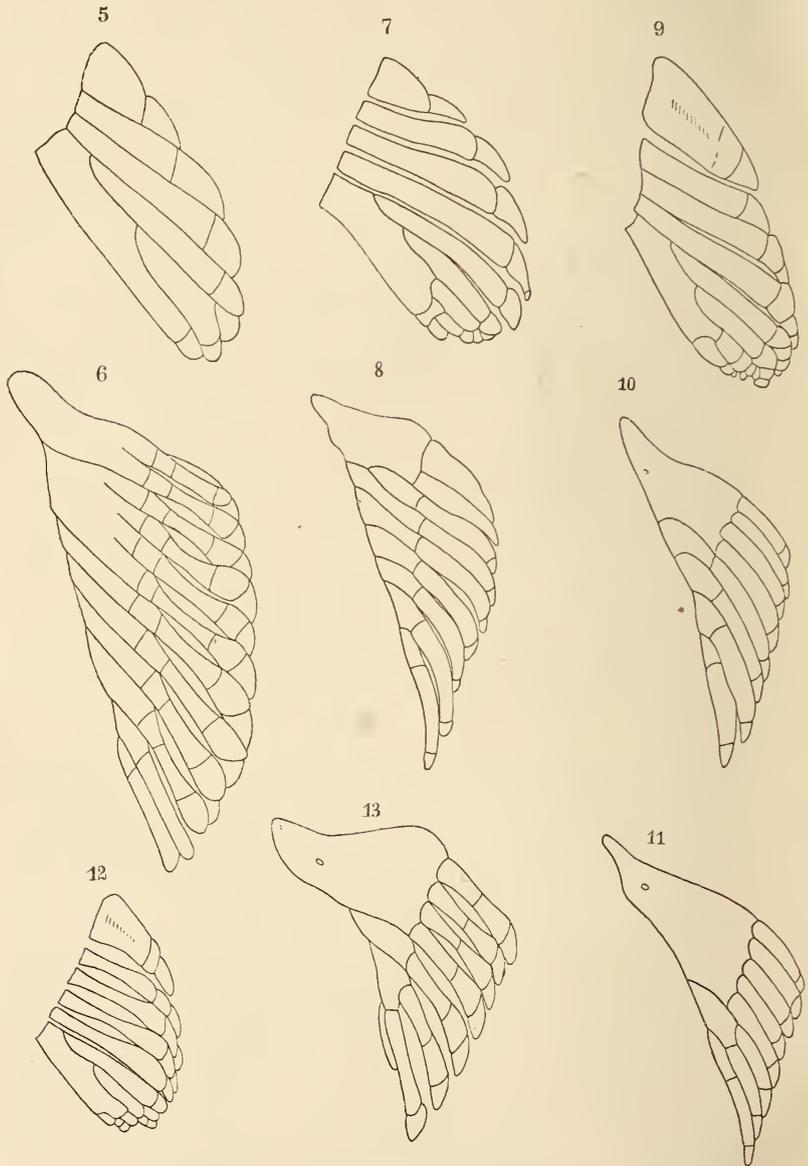
Ruhelage ventralwärts sieht. Dieses Verhalten giebt sich nicht bloß in der äußeren Form, sondern eben so im inneren Bau der Flossen

zu erkennen. »Die Seitenstrahlen der dorsalen Hälfte der einen Flosse entsprechen denjenigen der ventralen Hälfte der anderen« (vgl. Textfig. 4). Auf die, wie gesagt, zum Theil sehr kühnen Erklärungsversuche dieser Thatsache¹¹ will ich nicht weiter eingehen, sondern will mich zunächst mit der Erwähnung der Thatsache selbst begnügen. SCHNEIDER hat dann weiter mitgetheilt, dass der von PETERS¹² zuerst unter einem anderen Namen beschriebene *Protopterus amphibius* vom Quellimane Flossen besitze, die bloß auf einer Seite einen Saum tragen und deren Skelet nicht, wie beim *Ceratodus*, zwei, sondern nur eine Reihe von Nebenstrahlen besitzt. Dabei steht — und das ist das Merkwürdigste — der Flossensaum der Brustflosse am ventralen, der der Bauchflosse am dorsalen Rande. Der knorpelige, wie bei *Ceratodus* gegliederte Hauptstrahl trägt einseitig an jedem Gliede mehrere kurze Nebenstrahlen und diese ragen in den Theil des Hautsaumes hinein, der von Hornfasern gestützt wird. So sind also auch die Flossen von *Protopterus amphibius* ganz ähnlich denen von *Ceratodus* um 180° gegen einander gedreht. — Bei *Protopterus annectens* trägt der knorpelige Hauptstrahl keine Nebenstrahlen, wohl aber besitzt die Brustflosse an ihrem ventralen Rand einen Hautsaum, der von Hornfasern gestützt wird. Ein solcher Saum fehlt der Bauchflosse. — Bei Lepidosiren endlich besteht das Flossenskelet bloß aus einem einfachen, gegliederten, in der Achse verlaufenden Strahl; Seitenstrahlen, Hornfasern und Hautsaum fehlen sowohl an der Brust- als an der Bauchflosse.

Man hat die geschilderte Eigenthümlichkeit der Dipnoerflossen bisher für etwas ganz Singuläres angesehen, für etwas, was bei keiner anderen Thiergruppe wiederkehrt oder auch nur eine Analogie findet. Man hat aber dabei übersehen, dass sich ein ganz ähnliches Verhalten auch im Bau anderer paariger Flossen nachweisen lässt. Freilich, so auffallend wie bei *Ceratodus* oder *Protopterus amphibius* tritt es nirgends zu Tage und namentlich lässt die äußere Form der Flossen nie etwas erkennen, was an das Verhalten der Dipnoerflossen erinnerte; ja in manchen Fällen, wie z. B. bei den Holocephalen, zeigen sogar Brust- und Bauchflosse in ihrer äußeren Form eine große Ähnlichkeit. Aber trotzdem giebt sich im Bau des Skeletes der Brustflosse eine Art Gegensatz zu dem des Skeletes der Bauchflosse zu erkennen.

Betrachten wir zuerst das Skelet der paarigen Flossen der Polyodontiden und Acipenseriden¹³. Bei *Polyodon* besteht das Brustflossenskelet (Textfig. 5) aus vier Radian, von denen der hinterste unvollständig dichotomisch getheilt ist. Das größte Stück dieses

getheilten Radius, das GEGENBAUR als Basale metapterygii auffasst, liegt dem hinteren medialen Rande der Flosse zu Grunde. Ähnlich



Textfigg. 5—13.

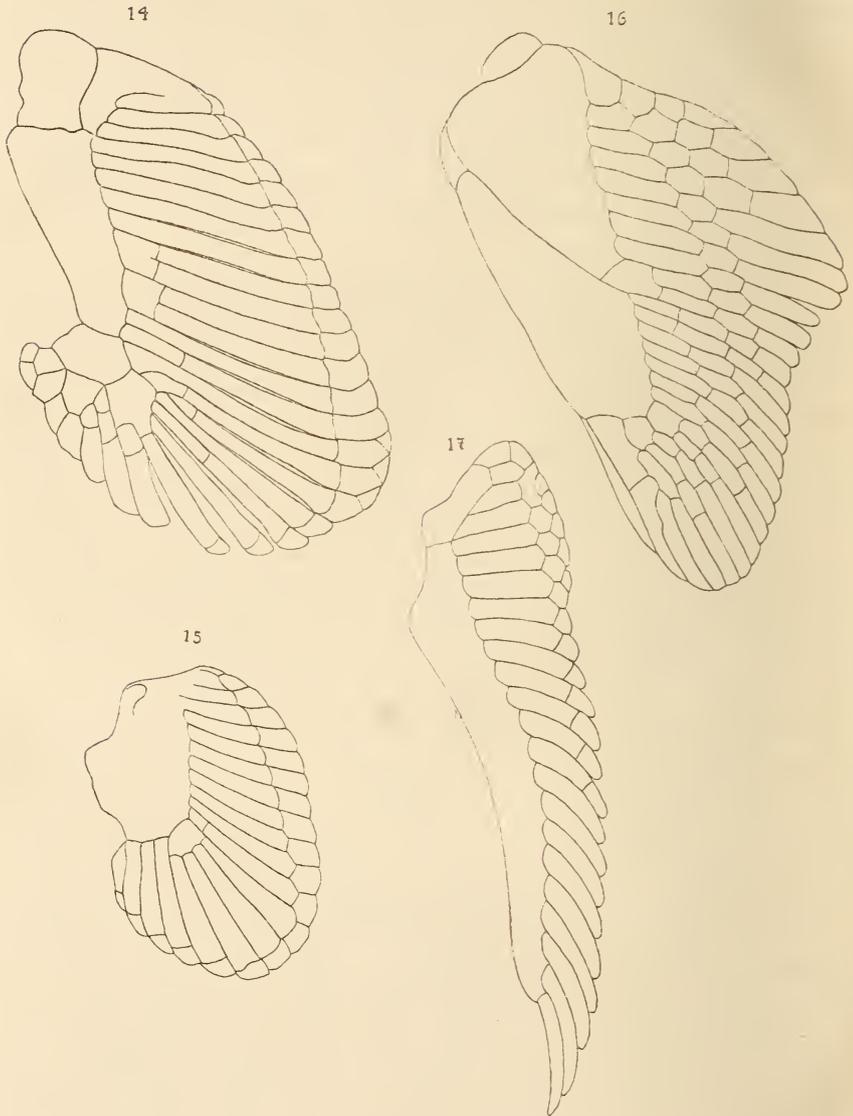
Textfig. 5 Brustflosse und Textfig. 6 Bauchflosse von *Polyodon folium*. 2mal vergr. Textfig. 7 Brustflosse und Textfig. 8 Bauchflosse von *Acipenser ruthenus*. Textfig. 9 Brustflosse und Textfigg. 10 und 11 Bauchflossen von *Acipenser sturio*. Textfig. 12 Brustflosse und Textfig. 13 Bauchflosse von *Scaphirhynchus platyrhynchus*. Die Figuren 5—11 sind nach Präparaten der Prager Sammlung, die Figuren 12 und 13 nach einem Präparate des naturhistorischen Hofmuseums in Wien gezeichnet.

ist das Brustflossenskelet der Acipenseriden gebaut, nur besteht es bei *Acipenser ruthenus* (Textfig. 7) und *Acipenser sturio* (Textfig. 9) aus fünf, bei *Scaphirhynchus* (Textfig. 12) aus sechs Radien; überall ist der hinterste, am meisten medial gelegene Radius unvollständig dichotomisch getheilt, nur geht die Theilung bei den Acipenseriden weiter als bei *Polyodon*; überall endlich liegt das größte Knorpelstück des getheilten Radius, das Basale metapterygii GEGENBAUR's, dem hinteren, medialen Flossenrande zu Grunde. Den höchsten Grad der Differenzirung zeigt das Flossenskelet bei allen Formen am abgerundeten hinteren, lateralen Rande.

Ganz anders verhält sich das Skelet der Bauchflosse. Bei *Polyodon* (Textfig. 6) besteht es aus dreizehn Radien, von denen jeder in mindestens zwei Glieder getheilt ist. In der vorderen Hälfte der Flosse finden sich zwei große Knorpelplatten, von denen die vordere aus der Verschmelzung von zwei, die hintere aus der Verschmelzung von vier Basalgliedern entstanden ist; beide lassen am lateralen Rande noch deutliche Verwachsungsspuren erkennen. In der hinteren Hälfte sind die Basalglieder der Radien vollständig von einander getrennt¹⁴. — Bei *Acipenser ruthenus*, dessen Bauchflossenskelet aus neun Radien besteht, hat am Vorderende der Flosse eine Verschmelzung von zwei bis drei Basalgliedern stattgefunden¹⁵ (Textfig. 8) und an dieses Verhalten schließt sich, wie aus den Untersuchungen THACHER's hervorgeht, *Acipenser brevirostris* an¹⁶. Noch weiter ist die Verschmelzung basaler Radienglieder in den vorderen zwei Dritteln der Bauchflosse von *Acipenser sturio* gediehen. Hier besteht das Skelet aus acht Radien und die Basalglieder der ersten vier (Textfig. 10) oder fünf (Textfig. 11) verschmelzen mit einander zu einer großen Knorpelplatte. Bei *Scaphirhynchus* endlich setzt sich das Bauchflossenskelet aus sieben Radien zusammen, denen sich am hinteren, medialen Rande der Flosse noch ein rudimentärer achter anschließt (Textfig. 13); wie bei *Acipenser sturio* verschmelzen auch hier die Basalglieder der ersten vier oder fünf Radien mit einander¹⁷.

Wie mir scheint, muss man, wenn man das Skelet der Brustflosse der Chondrosteiden mit dem der Bauchflosse vergleicht, auf den Umstand Bedacht nehmen, dass der erste Radius der Brustflosse einen wenn auch nur kurzen, so doch sehr kräftigen Knorpel darstellt, der mit breiter Basis dem Schultergürtel aufsitzt. Dieser Knorpel dient dem »knöchernen Randradius« (GEGENBAUR) zur Stütze; seine Stärke steht also lediglich in Beziehung zur Ausbildung eines Theiles des Dermalskeletes und darf daher wohl als eine Erschei-

nung von mehr sekundärer Bedeutung angesehen werden. Abgesehen davon ist aber dasjenige Knorpelstück, das GEGENBAUR als Basale



Textfig. 14—17.

Textfig. 14 Brustflosse und Textfig. 15 Bauchflosse von *Callorhynchus antarcticus*. Textfig. 16 Brustflosse und Textfig. 17 Bauchflosse von *Heptanchus cinereus*. Textfigg. 14—17 nach MIVART.

metapterygii auffasst, der weitaus stärkste und größte Knorpel der Brustflosse; dieser Knorpel liegt aber dem hinteren, medialen Rande

der Flosse zu Grunde. Dagegen sind in der Bauchflosse die größten Knorpelstücke stets in der vorderen Hälfte gelegen und es besteht also zwischen Brust- und Bauchflosse in Beziehung auf die Lage der größten Knorpel eine sehr merkwürdige Differenz. Dadurch werden wir an die früher erwähnte, zuerst von SCHNEIDER bemerkte Differenz zwischen der Brust- und Bauchflosse der Dipnoer erinnert.

Aber auch die Holocephalen und Selachier¹⁸ tragen noch ganz deutliche Spuren eines derartigen Gegensatzes zwischen Brust- und Bauchflosse zur Schau. Werfen wir zunächst einen Blick auf das Brustflossenskelet eines *Callorhynchus* (Textfig. 14). Es kann nicht einen Augenblick ein Zweifel darüber bestehen, dass die hintere Hälfte oder das hintere Drittel einer solchen Flosse einen viel höheren Grad der Ausbildung, eine viel mannigfaltigere Komplikation des Baues, zeigt, als die vordere Hälfte oder die vorderen zwei Drittel. Es spricht sich dies nicht bloß in der viel reicheren Gliederung der Radien und in der Verschmelzung einer größeren oder geringeren Zahl basaler Gliedstücke zu mehr oder weniger umfänglichen Knorpelplatten aus, sondern auch in der sehr eigenthümlichen Durcheinanderschiebung der einzelnen Skeletstücke. Und ganz ähnlich, wie die Brustflosse von *Callorhynchus* ist auch diejenige von *Chimaera* gebaut.

Aber auch das Brustflossenskelet der Squaliden, u. z. nicht bloß das der tiefst stehenden Formen, wie *Heptanchus* (Textfig. 16) und *Hexanchus*, sondern auch das aller pentanchen Haie ohne eine einzige Ausnahme führen uns dieselbe merkwürdige Erscheinung vor Augen. Überall zeigt sich — im Allgemeinen gesprochen — die hintere Hälfte des Flossenskelets höher differenzirt, weiter ausgebildet, als die vordere. In vielen Fällen kommt zu den schon erwähnten Eigenthümlichkeiten noch eine neue, indem die Radien oder Radienglieder von vorn nach hinten an Breite allmählich abnehmen. Während sie vorn oft große, breite, manchmal geradezu unförmlich plumpe Platten vorstellen, werden sie nach hinten allmählich zu schlanken, dünnen Spangen.

Den geraden Gegensatz hierzu bildet das Skelet der Bauchflosse. Gehen wir von dem Bild aus, das uns die Bauchflosse eines *Heptanchus* darbietet (Textfig. 17). Diese Flosse trägt gewöhnlich 23—24 Radien. Davon sind die hintersten, in dem abgebildeten Falle neun, ungliedert, darauf folgen acht, die in je zwei Glieder getheilt sind, und der Rest, also die am weitesten nach vorn gelegenen, zeigt eine Gliederung in drei Stücke. Überdies sind die basalen Gliedstücke der vordersten Radien zu einer größeren, meist schief gestellten

Platte, dem Basale des Propterygiums nach GEGENBAUR'S Auffassung, mit einander verschmolzen. Das Flossenskelet zeigt also vorn den höchsten, hinten den geringsten Grad der Ausbildung. Ganz eben so verhält sich das Bauchflossenskelet aller anderen Squaliden. Auch hier ist nicht eine einzige Ausnahme von dieser Regel bekannt. Es braucht dabei wohl kaum erst ausdrücklich darauf hingewiesen zu werden, dass die Umbildung, welche die hintersten Radien beim männlichen Geschlechte erfahren (Pterygopodium PETRI, Mixipterygium GEGENBAUR), eine Differenzirung ganz anderer Art ist. Sie ist eine Anpassung an eine der Flosse von Hause aus ganz fremde Funktion und ist nur als Folge dieser Anpassung verständlich. Das Skelet der Bauchflosse der Holocephalen scheint auf den ersten Blick der Thatsache, die uns das Skelet der Bauchflossen der Squaliden gelehrt hat, zu widersprechen, indem es vorn einfacher gebaut ist, als hinten (Textfig. 15). Aber der Widerspruch ist eben nur ein scheinbarer. Die Einfachheit dieser Flosse ist keine primäre, sie ist vielmehr durch eine weitere Ausbildung des Skelets hervorgerufen. Gerade so, wie einzelne Radien oder einzelne Gliedstücke von Radien sekundär, bei fortschreitender Weiterbildung des Skelets, mit einander verschmelzen können, so können sie auch sekundär mit dem Basipterygium verschmelzen. Diesen Fall sehen wir nun in der That am Vorderende der Bauchflossen von *Callorhynchus* und *Chimaera* realisirt.

Aber auch die Batoiden, die Rochen, machen keine Ausnahme von der Regel. Ich brauche, um dies zu erweisen, nur daran zu erinnern, dass man am Hinterende ihrer Brustflossen Spuren einer zweiten Reihe von Seitenradien hat erkennen wollen und dass andererseits an der Bauchflosse der vorderste Radius stets stärker entwickelt ist als die folgenden, und dass im Zusammenhange damit häufig einige Seitenradien auf diesen stärkeren »Randradius« hinaufrücken.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so können wir sagen, dass bei allen Fischen, deren Gliedmaßenskelet knorpelig bleibt, bis zu einem gewissen Grade eine Übereinstimmung zwischen dem vorderen Rande der Brustflosse und dem hinteren Rande der Bauchflosse, sowie andererseits zwischen dem Hinterrande der Brustflosse und dem Vorderende der Bauchflosse existirt. Am weitesten geht diese Übereinstimmung bei *Ceratodus* und *Protopterus amphibius*, sie ist aber auch bei den Chondrosteiden, den Holocephalen und den Selachiern nachzuweisen.

Dieser Unterschied zwischen Brust- und Bauchflosse steht in merkwürdigem Gegensatz zu der früher erwähnten Übereinstimmung der unpaarigen Flossen. Bei diesen schreitet, wie wir gesehen haben, die Vereinfachung des Skeletes ganz gleichmäßig von vorn nach hinten fort und bei allen treffen wir die größten, aus der Verschmelzung einzelner Gliedstücke von Radien entstandenen Knorpelplatten in der hinteren Hälfte.

Bevor ich versuchen will, eine Erklärung dieser Differenz zu geben, muss ich ein paar Worte über die funktionelle Bedeutung der paarigen und der unpaarigen Flossen sagen.

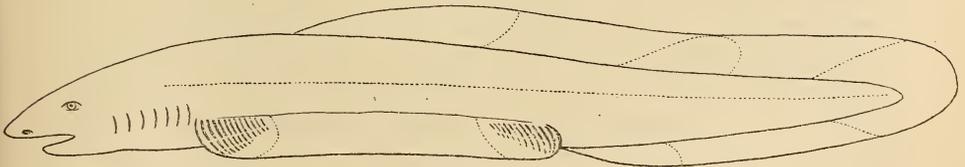
Es haben darüber in neuerer Zeit namentlich HANS STRASSER¹⁹, PAUL MAYER²⁰ und ALBERT GÜNTHER²¹ sehr interessante Experimente angestellt. STRASSER ist durch seine gründlichen Untersuchungen zu dem Schlusse gekommen, dass die Fische im Wesentlichen durch seitliche Krümmungen des Rumpfes und Schwanzes sich fortbewegen, nicht aber mit Hilfe ihrer paarigen Flossen. MAYER stimmt hierin STRASSER vollkommen bei und fügt noch hinzu: »Ein Blick auf das erste beste Scyllium im Aquarium der zoologischen Station genügt, um zu erkennen, dass in der That der Schwanztheil des Körpers das Movens ist und der Rumpfteil vergleichsweise starr bleibt.« Die Fortbewegung des Fisches im Wasser geschieht in erster Linie dadurch, dass der Schwanz und der hintere Theil des Rumpfes abwechselnd nach rechts und links gebogen werden; im Zusammenhange damit geht die Bedeutung der unpaarigen Flossen im Wesentlichen dahin, die bei der Fortbewegung auf das Wasser drückende Körperoberfläche zu vergrößern. Ganz anders ist die Funktion der paarigen Flossen. Wie GÜNTHER schreibt, ist »ihre Hauptfunktion die, das Gleichgewicht des Fisches im Wasser zu erhalten, welches stets ein sehr labiles ist, wenn er eines Gewichtes zur Senkung im Wasser entbehrt; wenn die Brustflosse der einen Seite oder die Brust- und Bauchflosse derselben Seite entfernt werden, verliert der Fisch sein Gleichgewicht und fällt auf die entgegengesetzte Seite; werden beide Bauchflossen entfernt, so sinkt der Kopf des Fisches herab; bei Entfernung der Rücken- und Afterflossen nimmt die Bewegung des Fisches eine Zickzackrichtung an. Ein sämtlicher Flossen beraubter Fisch schwimmt, wie ein todter Fisch mit dem Bauch nach oben, da der Rücken der schwerere Theil des Körpers ist«. So dürfen wir also sagen, dass die unpaarigen Flossen im Dienste der Fortbewegung stehen, dass sie — und dies gilt, wie P. MAYER mit Recht betont, in erster Linie von der Schwanzflosse — »propulsato-

rische Organe« sind, während andererseits die paarigen Flossen nur in sehr beschränktem Sinne als Bewegungsorgane bezeichnet werden dürfen; sie sind vielmehr in erster Linie Organe zur Erhaltung des Gleichgewichts.

Und nun kehren wir wieder zu jenen hypothetischen Urformen der gnathostomen Wirbelthiere zurück, von denen früher gesprochen wurde. Fragen wir uns, welche Bedeutung ihr unpaariger medianer und ihre paarigen seitlichen Flossensäume wohl besessen haben mögen. Wie mir scheint, können wir nicht weit fehlgehen, wenn wir annehmen, dass ihnen im Wesentlichen dieselbe Bedeutung zugekommen sei, wie den einzelnen Flossen, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung sich aus ihnen hervorgebildet haben. Wir werden also dem unpaarigen medianen Flossensaum der Hauptsache nach dieselbe Bedeutung zuschreiben, wie den unpaarigen Flossen, und den beiden seitlichen Flossensäumen ungefähr dieselbe, wie den paarigen Flossen. Die seitlichen Flossensäume werden also wohl sicher nicht »propulsatorische Organe« gewesen sein, sondern Organe, deren Hauptfunktion darin bestand, das Gleichgewicht der Thiere im Wasser zu erhalten. Sie werden eine Art Fallschirm vorgestellt haben, der namentlich dann in Thätigkeit zu treten bestimmt war, wenn die Vorwärtsbewegung aufhörte und die Thiere langsam zu Boden sanken²². Wenn aber diese Voraussetzung richtig ist, so wird es verständlich, wesshalb sich aus jedem der beiden seitlichen Flossensäume im Laufe der weiteren phylogenetischen Entwicklung nur zwei, nicht mehr, nicht eine beliebig große Zahl von Flossen herausgebildet haben. Zur Sicherung der Funktion der seitlichen Flossensäume als eines Fallschirmes musste sich wohl zunächst Muskulatur in sie hineinbilden. Diese konnte aber nach der ganzen Anlage des Wirbelthierkörpers nur von der seitlichen Rumpfmuskulatur kommen und musste von Ästen der Spinalnerven innervirt werden. Es brauchten aber die Flossensäume durchaus nicht mit einem Schlage in ihrer ganzen Länge »muskularisirt« zu werden, sondern es genügte vollkommen, wenn sich eine solche Muskulatur zunächst nur in der Nähe des vorderen und hinteren Endes der Säume bildete. Von hier aus schritt dann die Ausbildung der Muskulatur weiter: also vom Vorderende nach hinten und vom Hinterende nach vorn. Wahrscheinlich wird sich in der Folge die Muskulatur, welche sich von den einzelnen Myomeren aus in die Flossensäume hinein bildete, ähnlich, wie während der individuellen Entwicklung, bald in je einen dorsalen und einen ventralen Muskelstreifen oder, wenn wir so sagen dürfen, in

je einen Streck- und einen Beugemuskel getheilt haben, und zwischen diesen wird aus dem Bindegewebe des Flossensaumes je ein Flossenstrahl entstanden sein. So werden sich also auch die Knorpelstrahlen allmählich vom Vorderende des Flossensaumes nach hinten und vom Hinterende nach vorn ausgebildet haben. Waren dann die beiden Enden des Saumes hinlänglich gestützt und waren sie für sich allein im Stande, die Funktion des ganzen Flossensaumes zu übernehmen, und sie besser zu versehen, als es Anfangs der ganze, noch ungestützte Flossensaum zu thun vermochte, so konnte es zum Schwunde der Mitte des Saumes kommen, während seine beiden Enden als Brust- und Bauchflosse bestehen blieben und sich allmählich noch mehr vervollkommneten. Da sich nun aber das Skelet in dem Theile des Flossensaumes, der sich zur Brustflosse entwickelte, in der Richtung von vorn nach hinten, in dem Theil aber, der zur Bauchflosse wurde, umgekehrt von hinten nach vorn ausbildete, so musste naturgemäß der Vorderrand der Brustflosse einen Bau zeigen, der mehr oder weniger an den Bau des Hinterrandes der Bauchflosse erinnerte und umgekehrt. Es musste sich also jener Gegensatz der beiden Flossen herausbilden, den SCHNEIDER am besten dadurch charakterisiren zu können glaubte, dass er sagte, Brust- und Bauchflosse seien um 180° gegen einander gedreht.

Ich habe versucht, das Gesagte durch nebenstehendes Schema (Textfig. 18) anschaulich zu machen.



Textfig. 18.

Schema der Entstehung der unpaarigen und paarigen Flossen aus dem unpaarigen und den paarigen Flossensaumen (Hautflossen).

Da der unpaarige Flossensaum von Hause aus eine ganz andere funktionelle Bedeutung hatte, als die paarigen, so war erstens die Zahl der Flossen, die sich aus ihm entwickelten, nicht in der Weise beschränkt, wie die der paarigen Flossen, und zweitens konnte sich, da ihre Ausbildung ausnahmslos in der gleichen Richtung, nämlich in der Richtung von vorn nach hinten, erfolgte, kein solcher Gegensatz zwischen den einzelnen unpaarigen Flossen ausbilden, wie er uns bei den paarigen entgegentritt. So erklärt sich uns auch in

ungezwungener Weise jene merkwürdige Übereinstimmung im Bau der dorsalen und ventralen unpaarigen Flossen, wie sie uns z. B. bei *Eulamia* (Figg. 1--3) in so auffallender Weise entgegengetreten ist.

Die Hypothese, welche ich vorgetragen habe, ist demnach im Stande, eine ganze Reihe von Erscheinungen, für die wir bisher keine Erklärung hatten, unserem Verständnisse näher zu bringen. Diese Erscheinungen sind: 1) die Übereinstimmung im Bau der dorsalen und ventralen unpaarigen Flossen; 2) der Gegensatz zwischen Brust- und Bauchflosse in Beziehung auf die Anordnung ihrer Skeletstücke; 3) die große Variabilität in der Zahl der unpaarigen Flossen und 4) die Beschränkung der Zahl der paarigen Flossen und der paarigen Extremitäten der gnathostomen Wirbeltiere überhaupt auf ein vorderes und hinteres Paar. Alle diese Erscheinungen erklären sich aus der Funktion der unpaarigen und paarigen Flossen, beziehungsweise aus der Funktion des unpaarigen medianen und der paarigen seitlichen Flossensäume. —

Ich komme nun zu einer anderen Frage. Sind die verschiedenen Formen der paarigen Flossen, wenn sie sich auch alle in letzter Linie von paarigen seitlichen Flossensäumen ableiten, auf eine gemeinsame Ur- oder Stammform zurückzuführen, von der sie sich durch Weiterbildung oder durch Reduktion entwickelt haben? Und ferner: Ist die pentadactyle Extremität, das Chiridium oder Chiropterygium, gleichfalls auf eine solche Urform zurückzuführen oder leitet sie sich von einer bereits specialisirten Flossenform ab oder endlich ist sie eine ganz selbständige, von den übrigen Flossenformen unabhängige Bildung? — Diese Fragen sind ungemein schwer zu beantworten und Alles, was sich darüber sagen lässt, kann über den Werth einer mehr oder weniger begründeten Vermuthung nicht hinauskommen. Aber ich halte es trotzdem nicht nur für erlaubt, sondern geradezu für nothwendig, sie aufzuwerfen und nach einer Antwort zu suchen; nur darf diese Antwort den Principien physiologischen Denkens nicht zuwiderlaufen. Und eben so selbstverständlich ist es, dass sie mit den Thatsachen der Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie im Einklange stehen muss.

Die Hauptschwierigkeit, auf diese Fragen eine Antwort zu geben, liegt darin, dass wir über die Stammverwandtschaft der niederen gnathostomen Wirbelthiere nichts, rein gar nichts wissen. Zwar fehlt es an Hypothesen darüber nicht und es wäre ein Leichtes, aus der Litteratur ein halbes Dutzend von solchen zusammenzustellen. Eine hat immer die andere zu verdrängen gesucht und doch war sie nicht

besser, als ihre Rivalin. Wir wissen nicht einmal, wie sich die Holocephalen zu den Selachiern stellen, ja sogar, welche der beiden großen Gruppen der letzteren, die Haie oder die Rochen, die ursprünglichere ist. Und wie sieht es erst mit den Ganoiden aus! Seitdem JOHANNES MÜLLER den Satz aufstellte: »Jeder Fisch mit Fulera am vorderen Rande einer oder mehrerer Flossen ist ein Ganoid«, ist die Klasse der Ganoiden zu der Rumpelkammer der Ichthyologen geworden. Jeder Fisch, der sonst nirgends unterzubringen war, wurde zu den Ganoiden gestellt. GÜNTHER hat auch die Dipnoer zu ihnen gerechnet. Was haben aber die Störe mit den Dipnoern oder mit den Crossopterygiern oder mit den Lepidosteiden und Amiaden zu thun? Soll man wirklich einem Gebilde des Integumentes einen so großen klassifikatorischen Werth beimessen? Schon zu MÜLLER's Zeiten hat KNER, einer der tüchtigsten Ichthyologen seiner Zeit, die Definition MÜLLER's für fehlerhaft erklärt und die Erfahrungen der folgenden Jahrzehnte haben ihm hierin vollkommen Recht gegeben. Es wäre in der That das Beste, die Klasse der Ganoiden ganz aufzulösen und daraus eben so viele Klassen oder Ordnungen zu bilden, als man heute Familien unterscheidet. — Holocephalen, Squaliden, Batoiden, Dipnoer, Chondrosteiden, Crossopterygier —, sie alle können den Anspruch erheben, für uralte, ursprüngliche Formen zu gelten und doch wissen wir über ihre gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse nicht das Geringste. Und nun kommt dazu noch unsere Unwissenheit in Betreff der Stellung der Amphibien. Stammen sie von Crossopterygiern oder von Dipnoern oder vielleicht direkt von cyklostomenähnlichen Vorfahren ab? Für jede dieser Ansichten sind Gründe beigebracht worden, bald ist die eine, bald die andere in die Mode gekommen, um dann eben so schnell wieder unmodern zu werden.

Weder die vergleichende Anatomie, noch die Entwicklungsgeschichte haben bisher auf diese Fragen eine befriedigende Antwort zu geben vermocht. Jedenfalls haben sie nicht das geleistet, was von ihnen erwartet worden ist. Und doch scheint mir bei richtiger Beurtheilung der entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen die Antwort nicht allzu fern zu liegen. Man darf nur nicht erwarten, dass ein Organismus während seiner individuellen Entwicklung seine Stammesgeschichte, wenn auch noch so gekürzt und entstellt, wiederhole. Man muss sich stets vor Augen halten, dass die Entwicklungseinheiten der verschiedenen Thierformen specifisch von einander verschieden sind, dass die Wesenheit der Organismen ihre Entwicklung

beherrscht und dass wir nach dem Grade der Übereinstimmung der einzelnen Entwicklungseinheiten den Grad der natürlichen Verwandtschaft zweier oder mehrerer Thierformen zu beurtheilen haben. Je länger zwei oder mehr Entwicklungseinheiten einander parallel laufen, um so näher ist, unserem Urtheile nach, ihre natürliche Verwandtschaft²³.

Wenn ich nun von diesen Gesichtspunkten ausgehe, so scheint mir die Entwicklungsgeschichte der niederen gnathostomen Wirbelthiere, so weit sie bekannt ist, nach einer ganz bestimmten Richtung zu weisen, in welcher vielleicht eine Lösung jener Fragen zu finden sein dürfte. Ich will nur eine Thatsache erwähnen, die in dieser Hinsicht von großer Wichtigkeit zu sein scheint. Bei der Entwicklung der Brustflosse des Störs wachsen nach MOLLIER von fünf Myotomen Muskelknospen in die Flossenanlage hinein. Jede dieser Primärknospen, wie MOLLIER sie nennt, theilt sich dann in zwei sekundäre, der dorsalen und ventralen Oberfläche der Flossenanlage anliegende Knospen, die wir als Streck- und Beugeknospen bezeichnen können, und darauf kommt es zwischen je einer Streck- und einer Beugeknospe zur Bildung eines Knorpelstrahles. Bei den Selachiern dagegen nehmen, wie DOHRN gefunden und ich und MOLLIER bestätigt haben, nicht bloß sehr viel mehr Myotome Antheil an der Bildung der Flossenmuskulatur, sondern es wachsen auch von jedem der beteiligten Myotome zwei Primärknospen in die Flossenanlage hinein. Jede dieser Knospen zerfällt dann, wie beim Stör, in eine Streck- und eine Beugeknospe und zwischen je einer Streck- und einer Beugeknospe bildet sich schließlich, auch wieder, wie beim Stör, ein Knorpelstrahl aus. Beim Stör sind also eben so viel Knorpelstrahlen in der Flosse vorhanden, als Myotome am Aufbau ihrer Muskulatur beteiligt sind, bei den Selachiern dagegen doppelt so viel. Dasselbe gilt auch von der Entwicklung der Muskulatur und des Skeletes der Bauchflossen. Es kann daher keine vollkommene Homologie zwischen den Knorpelstrahlen einer Störflosse und denjenigen einer Selachierflosse bestehen. Darin spricht sich, wie in zahlreichen anderen Punkten, die Eigenart des Baues und die Eigenart der Entwicklung der beiderlei Flossen aus. — Solche und viele ähnliche Thatsachen weisen darauf hin, dass die Störe nicht, wie GEGENBAUR und Andere annehmen, von selachierähnlichen Vorfahren abstammen, sondern sie scheinen vielmehr mit großer Bestimmtheit darauf hinzudeuten, dass Selachier und Störe getrennt und unabhängig von einander von Formen ihren

Ursprung genommen haben, die zwar schon eine Seitenfalte besaßen, bei denen sich aber noch keine Muskulatur und kein Skelet in dieser Falte entwickelt hatten.

Wie jene Urform der gnathostomen Wirbelthiere beschaffen gewesen ist, wissen wir nicht; aber wir dürfen mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, dass solche Eigenthümlichkeiten des Baues, welche bei allen tiefstehenden gnathostomen Wirbelthieren wiederkehren, auch bei ihr schon zur Ausbildung gekommen waren. So werden, um nur ein paar Beispiele anzuführen, die Myomeren in einen dorsalen und ventralen Abschnitt getheilt gewesen sein; der Kiemendarm wird sich durch mindestens sieben, vielleicht aber durch mehr Kiemenspalten nach außen geöffnet haben; der Darm wird durch eine Spiralklappe ausgezeichnet gewesen sein²⁴; die Sinnesorgane und im Zusammenhange damit das Gehirn und der Schädel werden sich auf einer beträchtlich höheren Stufe der Ausbildung befunden haben, als bei den Cyclostomen; namentlich wird das Geruchsorgan durch die Theilung in zwei symmetrische Säcke oder Gruben und das Gehörorgan durch den Besitz von drei auf einander senkrecht stehenden Bogengängen ausgezeichnet gewesen sein. Dagegen wird wahrscheinlich noch in ähnlicher Weise wie bei den Petromyzonten der Schädel mit der, zum Durchtritt des Vagus dienenden Öffnung seinen Abschluss gefunden haben; auch wird, wie die Holocephalen, Knorpelganoiden und Dipnoer zeigen, von einer Wirbelsäule im strengen Sinne des Wortes noch keine Rede gewesen sein; wohl aber werden dorsale und — wenigstens in der Schwanzregion — auch ventrale knorpelige Bogen bestanden haben, deren Zahl vielleicht doppelt so groß als die Zahl der Myomeren war²⁵. Endlich wird, wie schon erwähnt, diese Urform durch einen unpaarigen medianen, hauptsächlich in der Schwanzregion entwickelten und durch zwei paarige seitliche, von der Kiemen- zur Aftergegend reichende Flossensäume charakterisirt gewesen sein. — Diese Urform der gnathostomen Wirbelthiere wird sich vielleicht in zahlreichen Varietäten über die ganze Erde verbreitet haben; die meisten dieser Varietäten werden die Meere, einige von ihnen aber wohl auch die Flüsse und Binnenseen bewohnt haben oder sie werden, ähnlich wie die Petromyzonten und Störe, zur Laichzeit aus den Meeren in die Flüsse gestiegen sein.

Bekanntlich hat DARWIN die Varietäten »beginnende Arten« genannt und eben so können die aus den Varietäten hervorgehenden Arten zu den Stammeltern ganzer Ordnungen und Klassen geworden sein. Die einzelnen Varietäten jener hypothetischen Urform werden

sich, abgesehen von anderen Charakteren, vielleicht auch durch die Zahl der Radien, die sich in ihren paarigen Flossensäumen bildeten, von einander unterschieden haben. Vielleicht werden sich bei der einen Varietät von beiden Enden der Säume her sehr zahlreiche Radien entwickelt haben, bei einer zweiten weniger zahlreiche und bei einer dritten nur je einer an jedem Ende des Säumes. Die erste Varietät wird vielleicht größere Tiefen des Meeres bevorzugt haben, die zweite Stellen von mäßiger Tiefe, die dritte seichte sandige oder schlammige Plätze. Mit der allmählichen Umbildung der Enden der Flossensäume zu Flossen wird die Zwischenstrecke geschwunden sein, und so werden sich bei den einzelnen Varietäten verschiedene Flossenformen mit einer verschieden großen Zahl von Radien ausgebildet haben. Immer werden sich die Flossen in Anpassung an ihre Funktion entwickelt und weiter gebildet haben, Form und Funktion werden stets Hand in Hand mit einander gegangen sein. Ein Fisch, der sich auf hoher See in tiefem Wasser umhertrieb, brauchte andere Flossen als einer, der seichte Stellen mit sandigem oder schlammigem Grunde liebte. Für diesen werden breite Platten, die zur Erhaltung des Gleichgewichtes dienten und von zahlreichen Knorpelstrahlen gestützt waren, gewiss weniger vorthellhaft gewesen sein, als stab- oder pfriemenförmige, nur von einem einzigen gegliederten Knorpelstrahl gestützte Fortsätze oder Anhängsel des Körpers. Solche Fortsätze werden die Thiere bei ihren Bewegungen unterstützt, sie werden aber auch eine wesentlich andere funktionelle Bedeutung erlangt haben, als jene Flossen der Tiefseeformen.

In dieser Weise haben wir uns, wie mir scheint, auch die Entstehung der Flossen der Dipnoer zu denken. Dass die Vorfahren der Dipnoer keine Tiefseeformen waren, sondern seichte Stellen des Wassers bewohnten, scheint mir, abgesehen von dem Bau und der Entwicklung der Flossen, namentlich aus dem Umstande hervorzugehen, dass sie wirkliche, als solche funktionirende Lungen zur Ausbildung gebracht haben. Ein *Protopterus annectens* bewegt seine sogenannten Flossen ganz ähnlich wie ein Triton seine Beine. In dieser Hinsicht ist von großem Interesse, was GRAY²⁶ über einen in der Gefangenschaft beobachteten *Protopterus* mittheilt. Er schreibt: He »uses its tail to propel itself forward and upward towards the surface of the water. The subulate limbs . . . are exceedingly mobile and flexible and are used by the animal to direct its motions, and are more like feet than fins, especially when they are within reach of some fixed body, which the animal can use as fulcrum.

Indeed, all the motions of the animal much more resemble those of a Triton or Lissotriton, than of an eelshaped fish«. In ähnlichem Sinne äußert sich, nach den Mittheilungen SEMON's, auch W. N. PARKER. GRAY'S Beschreibung hat mich lebhaft an die Beobachtungen erinnert, die ich selbst vor einer Reihe von Jahren an einigen, durch längere Zeit in der Gefangenschaft gehaltenen Exemplaren von *Protopterus annectens* anstellen konnte. Die Thiere setzen bei ihren Kriechbewegungen ihre Extremitäten in einer Weise, welche sehr an die Schreitbewegungen der urodelen Amphibien erinnert*.

Von diesen Gesichtspunkten aus kann ich auch in der *Ceratodus*-Flosse nicht die Urform der Dipnoerflosse erblicken²⁷, sondern muss es für viel wahrscheinlicher halten, dass diese Urform einen Bau besessen habe, ähnlich dem der Flosse von Lepidosiren. Die Flossen von Lepidosiren und *Protopterus* sind also, meiner Auffassung nach, nicht durch Reduktion der seitlichen Radien einer *Ceratodus*-Flosse entstanden²⁸, sondern die *Ceratodus*-Flosse ist durch seitliche Knospung des Hauptstrahles aus einer der Flosse von Lepidosiren ähnlichen Form hervorgegangen. Ich nehme an, dass diese Umbildung wieder in Anpassung an die geänderte Funktion stattgefunden habe, dass also auch für sie biologische Momente maßgebend waren. Als die Vorfahren von *Protopterus* und *Ceratodus* wieder tieferes Wasser aufsuchten, mussten sich ihre Flossen zu

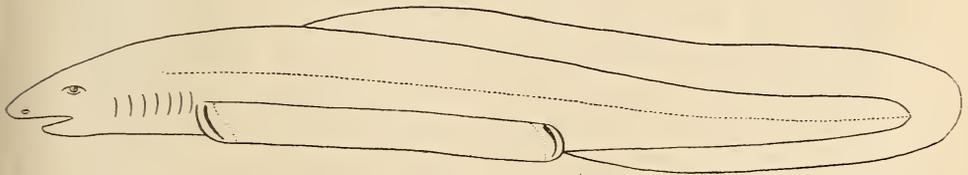
* Zusatz bei der Korrektur. Eine sehr interessante und äußerst willkommene Bestätigung der hier vorgetragenen Anschauungen erblicke ich in den Beobachtungen KERR's über die Lebensgewohnheiten und die Bewegungsweise von Lepidosiren (J. GRAHAM KERR, The external Features in the Development of Lepidosiren paradoxa, Fitz. Philosoph. Transactions of the Royal Society of London. Series B. Vol. CXCII. p. 299—330). Leider bin ich erst nach Abschluss des Manuskriptes mit KERR's Arbeiten bekannt geworden und muss mich daher begnügen, nur ein paar Sätze daraus hierher zu setzen. Es heißt da u. A.: »In habits it (the Lepidosiren) is normally sluggish, wriggling slowly about at the bottom of the swamp, using its hind limbs in irregular alternation as it clambers through the dense vegetation. More rapid movement is brought about by lateral strokes of the large and powerful posterior end of the body« (p. 302; ferner heißt es: »The hind limbs are strikingly long compared with the fore limbs. They are used a good deal in clambering about the water plants, etc., in irregular alternation;« und: »The young Lepidosiren swims by lateral strokes of the hind part of the body, the hind limbs are then folded close to the body, the fore limbs are merely inclined backwards somewhat« (p. 319). KERR hält es für sehr wahrscheinlich, dass sich die Extremitäten aus äußeren Kiemen entwickelt haben, eine Ansicht, die schon früher GOELDI und CLEMENS ausgesprochen hatten (vgl. darüber auch: KERR, Note on Hypotheses as to the Origin of the Paired Limbs of Vertebrates. Proc. of the Cambridge Philosoph. Society. Vol. X. Part IV. Dec. 1899).

Organen umbilden, deren Hauptfunktion wieder in der Erhaltung des Gleichgewichtes bestand. Sie mussten breiter werden und die Form von Platten annehmen, die zunächst, wie bei *Protopterus amphibius*, nur auf einer und später, bei *Ceratodus*, auf beiden Seiten von Knorpelradien gestützt wurden. Dabei musste es ganz ähnlich, wie bei der Ausbildung anderer Flossen von gleicher funktioneller Bedeutung, also ähnlich, wie bei der Ausbildung der Stör- und Selachierflossen, zur Entwicklung jenes merkwürdigen, früher erwähnten Gegensatzes zwischen Brust- und Bauchflossen kommen, der uns beide gewissermaßen um 180° gegen einander gedreht erscheinen lässt. So ist aus einer Lepidosirenflosse zunächst ein uniseriales und aus diesem ein biseriales Archipterygium entstanden. Aber diese beiden Formen des Archipterygiums haben mit jenen Formen, welche wir bei den Selachiern und, falls die Xenacanthiden und ihre Verwandten wirklich den Selachiern zuzurechnen sein sollten²⁹, auch bei ihnen finden, genetisch gar nichts zu thun. Es liegt hier eine Konvergenzerscheinung vor, nicht eine Erscheinung, die auf einen gemeinsamen Ursprung hinweist. Die Radien einer Selachier- oder Störflosse sind metamerische Gebilde, die Seitenradien einer *Ceratodus*-Flosse dagegen entstehen, wie SEMON gezeigt hat, ganz unabhängig vom metamerischen Bau des Körpers; sie verdanken einer seitlichen Knospung des Hauptradius ihre Entstehung. Gerade die Entwicklungsgeschichte und nur diese hat uns ein Verständnis dieser verschiedenen Flossenformen eröffnet³⁰.

Ähnlich, wie die Dipnoer werden sich wahrscheinlich auch die Amphibien aus einer Varietät jener Urform der gnathostomen Wirbeltiere entwickelt haben, welche seichte, sandige oder schlammige Stellen des Meeres oder, was viel wahrscheinlicher ist, der Binnenwässer bewohnte. Es ist ganz wohl denkbar, ja in Anbetracht der zahlreichen, von SEMON kürzlich³¹ beigebrachten Argumente sogar sehr wahrscheinlich, dass diese Varietät in ihrem Bau und Habitus eine große Ähnlichkeit mit jener Varietät zeigte, aus der sich die Dipnoer entwickelten³². Auch bei der zu den Amphibien hinüberführenden Varietät werden sich aus den Enden der beiden seitlichen Flossensäume zunächst kurze, pfriemenförmige Anhängsel des Körpers entwickelt haben, die sich vielleicht nur dadurch von denen der Vorfahren der Dipnoer unterschieden, dass sie etwas kürzer waren und dass der sie stützende Knorpelstrahl keine oder nur eine sehr geringe Gliederung aufwies. Die funktionelle Bedeutung dieser Anhängsel des Körpers wird aber eine ähnliche gewesen sein, wie die

der sogenannten Flossen einer Lepidosiren oder eines *Protopterus*. Sie werden, wenn sie sich auch aus Organen hervorgebildet hatten, welche zur Erhaltung des Gleichgewichtes dienten, doch Bewegungsorgane im strengen und eigentlichen Sinne des Wortes gewesen sein. Freilich werden diese Bewegungsorgane zunächst noch funktionell sehr minderwerthige Gebilde repräsentirt haben. Sie werden nur die Kriechbewegungen am Boden der Gewässer, nicht aber die Schwimmbewegungen unterstützt haben.

Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Verfahren der Amphibien ähnlich, wie noch heute die urodelen Amphibien, sowohl schwimmen als kriechen konnten. Schneidet man nun einem Triton alle vier Extremitäten dicht am Rumpfe weg und setzt ihn ins Wasser, so schwimmt er eben so rasch wie ein unverletztes Thier, nur ist er nicht im Stande den Körper so sicher, wie dieses, zu balanciren; er schwankt etwas um seine Längsachse. Setzt man ein solches Thier aufs Land, so kommt es kaum von der Stelle. Etwas besser geht dies, wenn man die Oberarme und Oberschenkel stehen lässt. Schneidet man die Extremitäten einer Seite weg, so schwimmt das Thier eben so rasch wie vorher; aber es neigt sich, wenn es zur Ruhe kommt, etwas nach der unverletzten Seite, wohl



Textfig. 19.

Schema der Entstehung der Extremitäten aus den paarigen Flossensäumen (Hautflossen) bei den Vorfahren der Dipnoer und Amphibien.

desshalb, weil diese die schwerere ist. Schneidet man die vorderen oder hinteren Extremitäten allein weg, so sind die Kriechbewegungen zwar sehr gestört, das Thier kommt aber doch noch mit einiger Geschwindigkeit von der Stelle, rascher, wie es scheint, wenn die vorderen, als wenn die hinteren Extremitäten erhalten sind. Ins Wasser gesetzt, schwimmen solche Thiere so rasch wie unverletzte. Nie schwimmt ein Triton, dem alle Extremitäten weggeschnitten sind, wie ein Fisch, der aller paarigen Flossen beraubt ist, mit dem Bauche nach oben; beim Fisch ist eben der Rücken, beim Triton und wohl bei allen Landthieren dagegen der Bauch der schwerere Theil des Körpers.

Solche Versuche zeigen, dass bei den urodelen Amphibien gerade

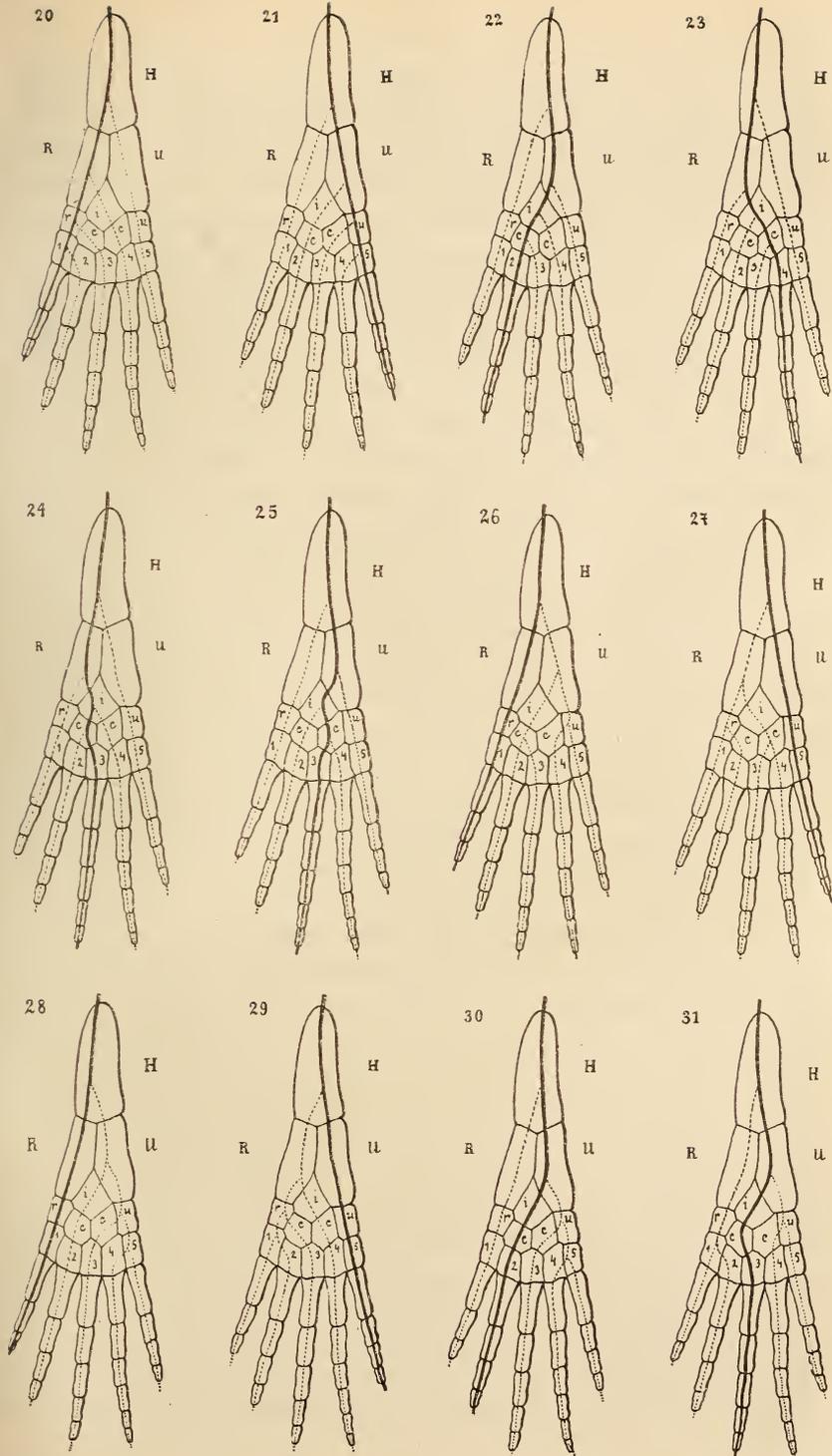
so wie bei den Fischen für die Schwimmbewegungen lediglich die Seitenmuskulatur des Körpers in Anspruch genommen wird. Mit der allmählichen Ausbildung der Kriechbewegungen aber werden sich auch die Anfangs ganz kleinen, stummelförmigen Extremitäten weiter vervollkommen haben, und diese Vervollkommnung wird selbstverständlich alle an der Zusammensetzung der Extremitäten beteiligten Gebilde, wie die Muskeln, das Skelet, die Nerven und die Gefäße betroffen haben.

Ich habe versucht, in dem vorstehenden Schema die erste Entstehung der Extremitäten der Dipnoer und Amphibien aus dem seitlichen Flossensaume zur Anschauung zu bringen (Textfig. 19).

II. Über die Entstehung der pentadactylen Extremität und über den Carpus und Tarsus der urodelen Amphibien.

Ich will zunächst die Frage erörtern, ob, wie GEGENBAUR und seine Schüler glauben, die Archipterygiumtheorie für die pentadactyle Extremität, das Chiridium oder Chiropterygium, Geltung beanspruchen kann. Die Anhänger dieser Theorie sind bestrebt, in das Skelet der pentadactylen Extremität ein Radiensystem einzutragen, welches dem Radiensystem des uniserialen oder biserialen Archipterygiums entspricht, und sie glauben darin, dass thatsächlich diese Möglichkeit besteht, einen Beweis für die Richtigkeit ihrer Theorie erblicken zu dürfen. Ich habe nun in den nebenstehenden Figuren dasjenige Skelet der pentadactylen Extremität, das GEGENBAUR für das typische und ursprüngliche hält und von dem er bei seinen Betrachtungen ausgegangen ist, zwölfmal neben einander gezeichnet und in jede Skizze ein Radiensystem eingetragen, das der Hauptforderung GEGENBAUR's, dass jeder Radius nur eine einzige Reihe von Skeletstücken passirt und nie zwei Radien durch ein und dasselbe Skeletstück ziehen, vollkommen entspricht³³. Man sieht sofort, wie mannigfaltig diese Radiensysteme beschaffen sind. Ja, ich hätte leicht noch ein zweites Dutzend von Skizzen geben können mit eben so vielen anderen, neuen Radiensystemen.

Es ist vielleicht nicht ohne Interesse, einen Augenblick bei diesen Radiensystemen zu verweilen. Die erste Figur zeigt das Radiensystem, das GEGENBAUR³⁴ ursprünglich für das beste hielt: ein uniserials Archipterygium, dessen Hauptstrahl durch den Radius und den Daumen zieht. Die zweite Figur illustriert die spätere Ansicht GEGENBAUR's, an der er auch heute noch festhält: der Hauptstrahl läuft durch die Ulna und den kleinen Finger. Die dritte Figur zeigt ein biserials Archipterygium, dessen Hauptstrahl durch Ulna und Zeigefinger zieht; sie illustriert eine Ansicht, die eine Zeit lang von



Textfigg. 20—31. Radiensysteme, eingezeichnet in die GEGENBAUR'SCHE Urform der pentadactylen Extremität.

GOETTE³⁵ und WIEDERSHEIM³⁶ vertreten, später aber wieder fallen gelassen wurde. Die vierte Figur zeigt das Spiegelbild der dritten: der Hauptstrahl zieht durch Radius und Ringfinger. Unlängst hat BRAUS³⁷ nicht übel Lust verspürt, dieses Radiensystem in das Extremitätenschema zu legen; er hat sich aber rasch besonnen und das GEGENBAUR'sche System für das beste erklärt. Das fünfte Bild zeigt ein biseriales Archipterygium, dessen Hauptstrahl durch den Radius, das radiale Centrale und den Mittelfinger zieht; das sechste ein eben solches Archipterygium, bei dem aber der Hauptstrahl durch die Ulna und das ulnare Centrale läuft. Diese beiden Radiensysteme des biserialen Archipterygiums entsprechen — wenigstens in so fern, als der Hauptstrahl durch den Mittelfinger geht — der Ansicht, die SEMON³⁸ unlängst ausgesprochen hat. Die siebente und achte Figur bringen eine Ansicht zum Ausdruck, die BRÜHL³⁹ einmal als »dichotomische Theorie« bezeichnet und der Archipterygiumtheorie GEGENBAUR's gegenüber zu stellen gesucht hat. Die vier letzten Figuren endlich führen uns Kombinationen von Theilungs- und Knospungsvorgängen einzelner Radien vor Augen. Es ließen sich zu Gunsten eines jeden dieser und zahlreicher anderer Radiensysteme sehr gelehrte Gründe anführen; aber ich denke, ein Blick auf die Figuren genügt, um zu zeigen, dass allen derartigen Versuchen, wenn sie, statt von den realen Verhältnissen auszugehen, irgend ein durch Abstraktion gewonnenes Schema des Extremitätenskeletes zu Grunde legen, jede wissenschaftliche Berechtigung fehlt und dass sie höchstens dazu dienen können, die Phantasie zu üben.

Ich habe angenommen, dass die Ansicht GEGENBAUR's, nach welcher die Urform des Chiropterygiums durch den Besitz zweier Centralia ausgezeichnet war, richtig sei. Dies ist aber durchaus nicht erwiesen. Erstens ist es keineswegs ausgemacht, dass diese Urform eine fünfzehige Extremität gewesen ist, und zweitens ist es fraglich, ob die Zahl der Carpal- und Tarsalstücke ursprünglich wirklich so groß gewesen ist, als GEGENBAUR angenommen hat. Als GEGENBAUR seine Theorie aufstellte, kannte man zwei Centralia nur vom Tarsus des *Cryptobranchus*; sie waren von HYRTL⁴⁰ beschrieben worden. Später hat allerdings WIEDERSHEIM noch bei einigen anderen ostasiatischen Urodelenarten sowohl im Carpus als Tarsus zwei Centralia gefunden⁴¹; aber noch ein paar Jahre später hat er gezeigt, dass unter Umständen beim Axolotl sogar drei Centralia vorkommen können⁴², und einen ähnlichen Fall von drei Centralia im Tarsus eines *Cryptobranchus* hat BAUR⁴³ beschrieben. Auch bei *Menopoma* können, wie

ZWICK⁴⁴ gezeigt hat, im Carpus statt eines einfachen zwei oder selbst drei Centralia vorhanden sein, und derselbe Autor hat einen Fall beschrieben, wo sich im Tarsus eines Axolotls nicht weniger als fünf Centralia fanden. Mehr als zwei Centralia im Carpus und Tarsus vertragen sich nun aber nicht mit der Theorie GEGENBAUR'S.

Bekanntlich hat GEGENBAUR das Chiropterygium vom Metapterygium der Selachier abzuleiten gesucht; HUXLEY⁴⁵ dagegen betrachtete das Mesopterygium der Selachier für homolog mit dem Achsenstrahl der *Ceratodus*-Flosse, und MIVART⁴⁶ sprach die Vermuthung aus, dass der Achsenstrahl des Chiropterygiums oder, wie er sich ausdrückte, »the limb-axis of air-breathing vertebrates« durch das Propterygium ging. HUXLEY, der das Vorhandensein eines einfachen Centrale für das ursprüngliche Verhalten ansah, meinte einmal, die pentadactyle Extremität könnte sich aus einer Form entwickelt haben, welche der *Ceratodus*-Flosse ähnlich war; dabei leitete er den Hauptstrahl durch den Humerus, das Intermedium, das Centrale, das Carpale III und den Mittelfinger. SEMON, der, wie erwähnt, den Hauptstrahl gleichfalls durch den Mittelfinger ziehen ließ, wich von HUXLEY, abgesehen von zahlreichen anderen Punkten, auch in so fern ab, als er die anderen Finger von proximalen Seitenradien einer *Ceratodus*-Flosse abzuleiten suchte, während es HUXLEY für wahrscheinlicher hielt, dass sie aus distalen Seitenradien hervorgegangen seien.

Auf die Versuche, das Chiropterygium vom Crossopterygium — der Brustflosse des *Polypterus* und *Calamoichthys* — abzuleiten, sowie auf die Versuche, das Crossopterygium auf das biseriale Archipterygium zurückzuführen, will ich hier nicht eingehen; auf die letzteren werde ich im Anhang zurückkommen und die ersteren sind so rein spekulativer Natur, dass ich ihnen nicht zu folgen vermag. Ein Verständnis des Crossopterygiums wird uns, meiner Überzeugung nach, einzig und allein die Entwicklungsgeschichte vermitteln können; die vergleichende Anatomie war hierzu nicht im Stande⁴⁷.

Für die Anhänger der Archipterygiumtheorie ist der Satz, dass die pentadactyle Extremität vom Archipterygium — sei es nun das uniseriale oder das biseriale — abgeleitet werden müsse, zu einer Art Glaubensartikel geworden, und nachdem alle Forscher, die nicht zur Schule GEGENBAUR'S gehören, sich von diesem Glaubensartikel losgesagt haben, ist die Theorie zu einer Schulmeinung herabgesunken, der nicht mehr Werth und Bedeutung zukommt, als dem Dogma irgend einer gläubigen Sekte. Als HUXLEY seine früher erwähnte Hypothese aufstellte, war er weit entfernt, die Wissenschaft

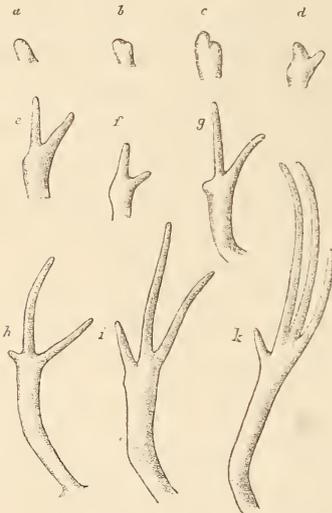
in dogmatische Fesseln schlagen zu wollen; er war ein kritischer Forscher vom Scheitel bis zur Sohle und er betonte ausdrücklich, dass »the confirmation or refutation of this hypothesis is to be sought in development and in the condition of the limbs in the Palaeozoic Amphibia«; und um dieser Überzeugung noch mehr Nachdruck zu geben, bemerkte er, dass er seine Hypothese aufgestellt habe, »mainly in the hope of stimulating investigation in both these directions«.

Leider hat uns die Paläontologie bisher keine Anhaltspunkte geliefert, welche uns in der Frage nach dem Ursprung des Chiropterygiums vorwärts bringen könnten. Vom Carpus und Tarsus der Stegocephalen ist wenig bekannt und, was die fossilen Perenni-branchier betrifft, so wissen wir nicht einmal bestimmt, ob sie überhaupt Extremitäten besessen haben⁴⁸. Dagegen hat uns die Entwicklungsgeschichte mit einer großen Reihe außerordentlich wichtiger und interessanter Thatsachen bekannt gemacht. Bei der Beurtheilung dieser, über die Entwicklung der Extremitäten der urodelen Amphibien vorliegenden Untersuchungsergebnisse ist zu beachten, dass zur Zeit, als die ersten genauen Beobachtungen darüber angestellt wurden, die Archipterygiumtheorie auf der Höhe ihres Ansehens stand und dass es nur wenige Forscher gab, die es wagten, sich die Freiheit des Denkens zu wahren. Immerhin ist es bezeichnend, dass STRASSER⁴⁹, dem wir eine ausgezeichnete Untersuchung über die Entwicklung der äußeren Form der Extremitäten und die Bildung der Extremitätenknorpel von Salamandern und Tritonen verdanken, zu dem Schlussergebnisse gelangte, dass die Thatsachen der Entwicklung »nicht direkt« der Archipterygiumtheorie widersprechen. GOETTE⁵⁰ dagegen glaubte auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskeletes der Molche sich entschieden zu Gunsten der Archipterygiumtheorie aussprechen zu dürfen. Freilich war das Archipterygium GOETTE's ein anderes als das Archipterygium GEGENBAUR's. GOETTE glaubte nämlich, wie schon erwähnt, die pentadactyle Extremität vom biserialen, nicht vom uniserialen Archipterygium ableiten zu dürfen, wobei er den Hauptstrahl durch den zweiten Finger leitete. Indessen hat GOETTE, wie er mir unlängst mittheilte, seinen Fehler längst eingesehen und die »Archipterygiumtheorie mit allen dazu gehörenden Voraussetzungen und Folgerungen aufgegeben«⁵¹. — Vor einigen Jahren hat ZWICK⁵² an Larven von *Triton taeniatus* und *cristatus* die Entwicklung des Extremitätenskeletes untersucht und einige Widersprüche aufgeklärt und beseitigt, die zwischen den Angaben STRASSER's und GOETTE's bestanden oder

zu bestehen schienen. Die Auffassung, zu der er gelangte, steht mit der Archipterygiumtheorie in offenem Widerspruch. — Der jüngste Forscher auf diesem Gebiete, SHITKOV⁵³, hat die Entwicklung des Extremitätenskeletes von *Isodactylum* untersucht, von einer Form, die besonders deshalb interessant ist, weil sie im erwachsenen Zustande sowohl im Carpus, als im Tarsus zwei Centralia besitzt, also nach GEGENBAUR'S Auffassung ein sehr primitives Verhalten aufweist. SHITKOV'S Untersuchungen, die einen durchaus verlässlichen Eindruck machen, haben nicht eine einzige Thatsache ergeben, die für die Archipterygiumtheorie verwerthbar wäre; nichtsdestoweniger ist er von dieser Theorie noch so befangen, dass er es nicht wagt, ihr offen entgegenzutreten, sondern sogar bemüht ist, seine Resultate in ihrem Lichte erscheinen zu lassen. Freilich ist seine Auffassung von derjenigen GEGENBAUR'S weit entfernt; sie lehnt sich zum Theil an diejenige HUXLEY'S, zum Theil an die frühere, jetzt verlassene Ansicht GOETTE'S und WIEDERSHEIM'S an: an diejenige HUXLEY'S in so fern, als auch er den Hauptstrahl direkt aus dem Humerus ins Intermedium treten lässt, an GOETTE und WIEDERSHEIM in so fern, als er den Hauptstrahl durch den zweiten Finger leitet.

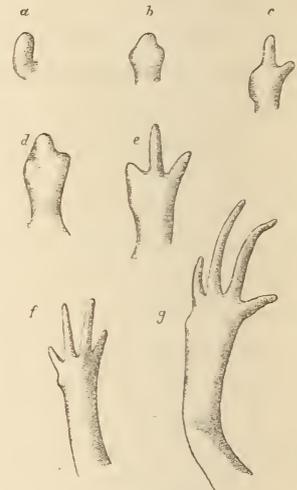
Ich habe nun, um mir ein eigenes Urtheil in dieser Frage zu bilden, schon vor mehreren Jahren die Entwicklung der Vordergliedmaßen von *Triton taeniatus* untersucht und diese Untersuchungen in neuerer Zeit durch einige Beobachtungen an *Necturus* ergänzt. Schon die Entwicklung der äußeren Form der Gliedmaßen, über welche namentlich STRASSER sehr genaue Angaben veröffentlicht hat, ist ungemein lehrreich. Bekanntlich stellt die erste Anlage der Extremitäten der urodelen Amphibien ein kleines, rundliches Höckerchen dar, dessen Durchmesser an der Basis die Länge eines Urwirbels kaum überschreitet. Später, wenn das Höckerchen zu einem Stummel auswächst, wird die Basis etwas breiter, reicht aber auch dann nicht weit über eine Urwirbellänge hinaus. Nun wachsen aus dem Ende des Stummels zwei kleine Knötchen hervor, die Anlagen der ersten und der zweiten Zehe. Sobald diese länger zu werden beginnen, bildet sich an der ulnaren Seite der Basis der zweiten Zehe eine Art Knospe, die alsbald in die Länge wächst und zur dritten Zehe wird. Kaum hat diese eine gewisse Länge erreicht, so bildet sich auch schon an der ulnaren Seite ihrer Basis wieder eine Art Knospe, aus der in der Folge die vierte Zehe wird. An der hinteren Extremität eines Triton oder Salamanders geht die Bildung der Zehen noch einen Schritt weiter, indem sich von der Basis der vierten Zehe aus noch eine fünfte entwickelt (Textfigg. 32 und 33).

Bei *Necturus*, der bekanntlich auch im entwickelten Zustande vorn und hinten nur vier Zehen besitzt, macht die Entwicklung der Zehen hinten früher Halt. Im Allgemeinen aber erfolgt die Entwicklung der Zehen so, wie bei unsern einheimischen Urodelen; nur entsteht die hintere Extremität entschieden relativ früher, als bei diesen. In einem Stadium, in welchem die vordere Extremität die Anlagen von drei Zehen erkennen lässt, bildet sie schon einen ganz ansehnlichen, aber am Ende noch abgerundeten Stummel; und sobald dann an der vorderen Extremität die vierte Zehe in die Erscheinung getreten ist, sind an der hinteren schon drei Zehen entwickelt.



Textfig. 32.

Textfig. 32. Entwicklung der vorderen Extremität von *Triton cristatus* nach STRASSER.



Textfig. 33.

Textfig. 33. Entwicklung der hinteren Extremität von *Triton taeniatus* nach STRASSER.

Schon diese Entwicklung der äußeren Form der Extremitäten der urodelen Amphibien spricht mit aller Entschiedenheit gegen die Archipterygiumtheorie. Dass man dies nicht von allem Anfang an erkannte, erklärt sich lediglich daraus, dass man sich der Theorie ganz gefangen gab und der Spekulation mehr traute, als der unmittelbaren Wahrnehmung. Nach der Archipterygiumtheorie bleibt das allmähliche Auftreten der Zehen ganz unverständlich; es ist gar nicht abzusehen, warum bei den urodelen Amphibien nicht in ähnlicher Weise, wie bei den Amnioten, alle Zehen gleichzeitig in die Erscheinung treten sollten. Man wird, um dies erklären und mit der Theorie in Einklang setzen zu können, zu dem oft erprobten, aber nachge-

rade schon etwas abgebrauchten Mittel greifen müssen, den ganzen Process als einen cänogenetischen zu bezeichnen. Wir haben ja in den letzten Jahren oft genug erfahren, wie leichtfertig und willkürlich mit dem Begriff der Cänogenese gewirthschaftet wird und wie man damit im Handumdrehen jeder entwicklungsgeschichtlichen Thatsache ihre Bedeutung und Beweiskraft nehmen kann.

Ich meinerseits erblicke darin, dass gerade bei den tiefststehenden pentadactylen Wirbelthieren die Zehen nicht gleichzeitig, sondern nach einander auftreten, eine höchst bedeutungsvolle entwicklungsgeschichtliche Erscheinung, eine Erscheinung, deren einfachste und natürlichste Deutung mir dahin zu gehen scheint, dass auch während der phylogenetischen Entwicklung des Chiropterygiums die Zehen nicht gleichzeitig, sondern nach einander zur Ausbildung gekommen sind. Dabei brauche ich, wie aus meinen Erörterungen in der Arbeit über den Bau und die Entwicklung der Linse hervorgeht, durchaus nicht anzunehmen, dass ein Triton oder *Necturus* während seiner individuellen Entwicklung seine Stammesentwicklung »wiederhole«, wohl aber nehme ich an, dass ein gewisser Parallelismus zwischen der Entwicklung eines Triton oder *Necturus* und der Entwicklung ihrer ausgestorbenen Vorfahren bestehe.

Der Entwicklung der äußeren Form der Extremitäten entspricht diejenige des Skelets. Ich will auf diesen Gegenstand etwas ausführlicher eingehen und mich dabei zunächst an meine eigenen Untersuchungen halten.

In dem Stadium, von dem ich ausgehe, war der Extremitätenstummel an seinem Ende nicht mehr so abgerundet, wie zur Zeit seiner Entstehung und, wenn er auch noch nicht in zwei Knötchen auslief, so ließ er doch schon eine Neigung zur Knötchenbildung deutlich erkennen. Der Extremitätenstummel zeigte eine Form, welche ungefähr die Mitte hielt zwischen den in den Skizzen *a* und *b*, Fig. 32 nach STRASSER abgebildeten Stummeln. Ich habe in Fig. 1, Taf. XXII, denjenigen Schnitt der Serie gezeichnet, der mir der wichtigste und am meisten charakteristische zu sein schien. Die radiale Seite ist nach rechts, die ulnare nach links gekehrt. In der Mitte des Stummels verläuft von der Basis aus eine ungemein dichte Gewebsmasse, die sich ungefähr in der Mitte des Stummels in zwei Äste theilt. Die beiden Äste treten gegen das Ende des Stummels wieder mit einander in Verbindung. Der ungetheilte Stamm dieser Gewebsmasse enthält die Anlage des Humerus, die sich von dem übrigen Gewebe durch die quere Stellung der Zellkerne unterscheidet. Die beiden

Äste enthalten die Anlagen von Radius und Ulna und vielleicht auch eines Theiles ihrer distalen Fortsetzungen; diese Anlagen grenzen sich aber gegen das übrige Gewebe der beiden Äste noch nicht ab. Der ulnare Ast scheint um eine Spur dicker zu sein, als der radiale. Zwischen den Ästen sieht man den Schiefschnitt einer Arterie (*ai*); es ist dies die Arteria interossea, welche, wie ZUCKERKANDL gezeigt hat, die direkte Fortsetzung der Arteria brachialis bildet und, wie bei allen pentadactylen Wirbelthieren, die primitive Hauptarterie des Vorderarmes darstellt. Sie tritt in ihrem weiteren Verlaufe zwischen den beiden Ästen von der Beuge- zur Streckseite.

In dem nächsten Stadium (Fig. 2) lief der Extremitätenstummel schon in zwei kleine Knötchen aus, von denen das ulnare etwas länger war, als das radiale. Die Knötchen sind, wie schon früher erwähnt, die Anlagen der beiden ersten Finger. Wie der abgebildete Schnitt zeigt, hebt sich der Humerus jetzt viel deutlicher als früher von dem umgebenden Gewebe ab. Seine Zellen sind plattgedrückt, senkrecht zur Achse des Oberarms gestellt, aber augenscheinlich noch durch keine Zwischensubstanz von einander getrennt. Auch Radius und Ulna beginnen sich zu differenzieren; wenigstens erscheinen die an den Humerus sich anschließenden Zellen der beiden Äste etwas abgeplattet. Zwischen den beiden Gewebsästen sieht man wieder den Schiefschnitt der Arteria interossea. — Distalwärts davon treten die beiden Äste mit einander in breite Verbindung, um sodann in die beiden Fingeranlagen auszulaufen. Während nun aber die Zellen der Verbindungsbrücke noch völlig indifferent erscheinen, sind die in der Achse der Fingeranlagen verlaufenden Gewebsstränge dadurch ausgezeichnet, dass ihre Zellen quer gestellt und deutlich abgeflacht sind.

Im dritten Stadium (Fig. 3) waren die beiden ersten Finger länger geworden und an der ulnaren Seite des zweiten (bei 3) war ein kleiner Wulst bemerkbar, als erste Spur eines dritten Fingers. Am Humerus hat die Bildung von Intercellularsubstanz begonnen; Radius und Ulna heben sich deutlich von ihrer Umgebung ab, namentlich in ihren proximalen Theilen, wo die Zellen stark abgeplattet und dabei quer gestellt sind. Am distalen Ende des Vorderarmes hat die Differenzierung begonnen, was sich freilich zunächst nur darin kund giebt, dass die Zellen nicht mehr kugelig sind, sondern sich abzuplatten und quergestellt beginnen. Deutlich quergestellt und stark abgeplattet sind dann wieder die Zellen der in den Achsen der beiden ersten Finger verlaufenden Stränge; aber zur Knorpelbildung ist es hier noch nicht gekommen. In den kleinen Wulst an der ulnaren Seite,

der die erste Anlage des dritten Fingers darstellt, erstreckt sich eine dichte Gewebsmasse, welche von der ulnaren Seite der Verbindungsbrücke der beiden im Vorderarm gelegenen Äste, in welche Radius und Ulna übergehen, ausläuft. Diese Verbindungsbrücke ist, wie früher, distalwärts von der Stelle gelegen, an welcher die Arteria interossea (*ai*) von der Beuge- zur Streckseite tritt.

Das nächste Stadium (Fig. 4) ist vor Allem deshalb wichtig, weil sich in ihm die Bildung des ersten Skeletstückes des Carpus einleitet. Äußerlich ist die Extremität nur wenig weiter entwickelt als die vorige. Der Humerus ist deutlich knorpelig, seine Zellen durch reichliche Intercellularsubstanz von einander getrennt. Wie in jedem jungen Knorpel und auch in jedem Vorknorpel zeichnen sich einzelne Zellen durch die stärkere Färbbarkeit ihrer Kerne vor den übrigen aus. Es sind dies Zellen, welche stärker abgeplattet und deren Kerne daher wohl auch stärker komprimirt sind, als die übrigen. Radius und Ulna zeigen den Beginn der Bildung von Intercellularsubstanz. Sie verlieren sich wieder distalwärts in der, ihre Enden verbindenden Gewebsmasse, welche, wie früher, bei *ai* von der Arteria interossea durchbohrt wird. In dieser Gewebsmasse beginnt sich eine Stelle aufzuhellen und sich dadurch als etwas Besonderes kundzugeben. Diese Stelle (*bp*) liegt genau an der Basis der zwei ersten Finger und stellt die erste Anlage eines Carpalstückes dar, das ich als primäres Basale (Basale primarium) bezeichnen will. In den ersten zwei Fingern hat die Knorpelbildung eben begonnen. Sie sind auf dem abgebildeten Schnitte nicht voll getroffen; der erste ist bloß angeschnitten, der zweite bloß in seiner proximalen Hälfte in der Mitte durchschnitten. Von der ulnaren Seite des die distalen Enden von Radius und Ulna verbindenden chondrogenen Gewebes erstreckt sich eine Fortsetzung in die Anlage des dritten Fingers, an der aber noch keine weitere Differenzirung wahrzunehmen ist.

In dem folgenden Stadium (Fig. 5) sind bereits drei Elemente des Carpus differenzirt. Die Knorpelbildung im Humerus, Radius und der Ulna und den ersten zwei Fingern hat schon weite Fortschritte gemacht. Im dritten Finger aber befindet sich das Gewebe noch im Vorknorpelstadium, in dem die Zellen zwar abgeplattet und quer gestellt, aber noch nicht durch Intercellularsubstanz von einander getrennt sind. Das primäre Basale (*bp*) an der Wurzel der ersten zwei Finger ist größer geworden und deutlich knorpelig. In der direkten Verlängerung des Radius hat sich aus dem, Radius und Ulna verbindenden, chondrogenen Gewebe ein länglicher Knorpel differenzirt,

den ich als primäres Radiale (Radiale primaria, *rp*) bezeichnen will. Ulnarwärts davon, nicht genau in der Fortsetzung der Ulna, aber doch mehr in der der Ulna als des Radius, findet sich ein ganz ähnlich gestalteter Knorpel, den ich als primäres Intermedium (Intermedium primarium, *ip*) bezeichnen will. Es besteht also der Carpus, so weit er knorpelig ist, jetzt aus dem primären Basale, das sich schon im vorhergehenden Stadium gebildet hatte, dem primären Radiale und dem primären Intermedium. An der ulnaren Seite des primären Intermedium und des primären Basale ist das chondrogene Gewebe noch nicht weiter differenziert. Von diesem Gewebe nun zieht eine Abzweigung in die Anlage des dritten Fingers und zeigt hier, wie gesagt, schon deutlich den Charakter des Vorknorpels; außerdem zweigt sich aber auch noch ein ganz kleiner, unscheinbarer Seitenast (bei 4) ab, welcher die erste Andeutung der Skelettanlage des vierten Fingers darstellt. Zwischen dem chondrogenen Gewebe an der ulnaren Seite des primären Intermedium und diesem selbst liegt der Querschnitt der Arteria interossea (*ai*), welche hier von der volaren auf die dorsale Seite tritt.

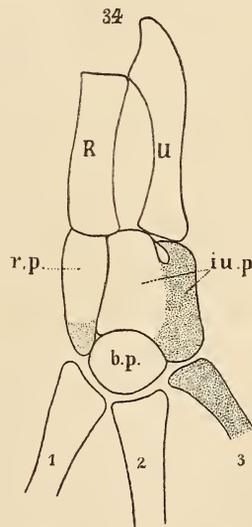
Ich habe nun auch noch die Bildung des vierten Fingers und die weitere Differenzierung des Carpus untersucht; unglücklicherweise sind aber die Schnitte so geführt, dass es mir nicht möglich ist, Bilder ähnlich den bisher gebrachten zu geben. Dieser Mangel wird aber aufgewogen durch die Untersuchungen von STRASSER und GOETTE. Wenn auch meine Auffassung des Baues und der Entwicklung des Carpus und Tarsus von der ihrigen abweicht, so lassen sich doch meine Beobachtungen mit den ihrigen sehr leicht und ungezwungen in Übereinstimmung bringen. Entsprechend der verschiedenen Auffassung ist auch meine Nomenclatur eine andere, als die der genannten Autoren. GOETTE nennt den Knorpel, den ich als primäres Basale bezeichne und dessen Lagebeziehungen er genau eben so angiebt, wie ich, *Carpale medianum tertium*; STRASSER hat ihm *Basale commune* genannt; auch er beschreibt ihn so, wie ich es gethan habe. Dieser Knorpel entspricht dem *Carpale III* GEGENBAUR's. Für die beiden anderen primären Knorpel des Carpus müsste man nach der Nomenclatur GOETTE's die Ausdrücke *Carpale radiale I + II* und *Carpale medianum I + II* gebrauchen. Ich will indessen auf diese Differenzen nicht näher eingehen; die Hauptsache ist, dass die Beobachtungen der beiden Forscher sich mit den meinigen sehr leicht in Einklang setzen lassen.

Aus diesen Beobachtungen geht nun aber auch hervor, dass das primäre Basale während der ganzen weiteren Entwicklung ungetheilt

bleibt und dass es seine typische Lage an der Basis der beiden ersten Finger stets beibehält; es wird zum zweiten Carpale. Das primäre Radiale theilt sich später in das definitive oder sekundäre Radiale (Radiale GEGENBAUR's) und das erste Carpale (Carpale II nach GEGENBAUR); das primäre Intermedium theilt sich in das definitive oder sekundäre Intermedium (Intermedium GEGENBAUR's) und das Centrale. Aus dem ulnarwärts sich anschließenden chondrogenen Gewebe endlich entwickeln sich das Ulnare und das dritte und vierte Carpale (Carpale IV und V nach GEGENBAUR).

Ich betrachte nun dieses chondrogene Gewebe an der ulnaren Seite des Carpus als ein embryonales, mächtig entwickeltes Perichondrium des primären Intermedium, von welchem die Bildung neuer Knorpelstücke ausgeht. Dass dieses Perichondrium gerade nur an der ulnaren Seite so mächtig entwickelt ist, bringe ich mit der Thatsache in Zusammenhang, dass gerade nur hier die Bildung neuen Knorpels vor sich geht. Primäres Intermedium sammt dem ihm ulnarwärts angeschlossenen chondrogenen Gewebe fasse ich als ein primäres Intermediulnare auf und komme demnach zu folgender einfacher Deutung des Carpus einer Urodelenlarve, bei welcher zwei Finger gut entwickelt, der dritte in Bildung begriffen ist: der Carpus besteht aus drei primären Elementen, dem primären Basale, Radiale und Intermediulnare;

das primäre Basale ist das zuerst entstandene Element des Carpus und bleibt stets ungetheilt und unverändert in seiner Lage; das primäre Radiale liefert das sekundäre Radiale und das Carpale I, das Intermediulnare zunächst das primäre Intermedium, das dann weiter in das sekundäre Intermedium und Centrale zerfällt, und sodann in weiterer Folge das Ulnare, Carpale III und IV. Ich kann also für den Carpus nebenstehendes Schema, in welchem das chondrogene Gewebe, bezw. das embryonale Perichondrium punktiert dargestellt ist, entwerfen (Textfig. 34). Ob dieses Schema gerechtfertigt ist, werden auch noch die weiteren Auseinandersetzungen zeigen.



Textfig. 34.

Primäres Skelet des Carpus einer Urodelenlarve. *R*, Radius; *U*, Ulna; *r.p.*, Radiale primarium; *i.u.p.*, Intermediulnare primarium; *b.p.*, Basale primarium; 1, 2, 3, Finger.

Zuvor aber will ich noch auf einige andere Thatsachen der Entwicklung aufmerksam machen. Es ist schon seit Langem bekannt, dass bei jungen Salamanderlarven Intermedium und Ulnare von einander getrennt sind, während bei entwickelten Thieren beide zusammen ein einheitliches Stück, das Intermedioulnare, bilden, das, wie ZUCKERKANDL⁵⁴ gezeigt hat, von der Arteria interossea durchbohrt wird. Im Tarsus bleiben die entsprechenden Skeletstücke auch beim erwachsenen Thiere von einander getrennt und zwischen ihnen tritt, ähnlich wie im Carpus, die Arteria interossea von der Planta zum Fußrücken. So sehen wir, dass ursprünglich einheitliche Skeletstücke sich theilen, ursprünglich getrennte verschmelzen können. Beispiele der ersten Art liefern das primäre Radiale und das primäre Intermedium, ein Beispiel der zweiten die eben erwähnte Verschmelzung von Intermedium und Ulnare. Ganz dasselbe hat SHIRKOV bei *Isodactylum* gefunden. Er giebt an, dass bei 30 mm langen Larven Tibiale und Tarsale I einen einzigen Knorpel bilden, der später in zwei Stücke zerfällt, dass ferner ursprünglich ein einfaches Centrale vorhanden ist, das sich erst im weiteren Verlauf in zwei Centralia theilt, und er schließt daraus mit Recht, dass »die Anwesenheit zweier Centralia in den Extremitäten einiger Amphibien . . . in keinem Fall als Beweis dafür gelten könne, dass die betreffende Form genetisch niedrig gestellt ist«. Eben so sei es möglich, dass die beiden, aus der Theilung eines Anfangs einheitlichen Knorpels entstandenen Centralia sekundär wieder verschmelzen. So werden uns nun wohl auch die von WIEDERSHEIM, BAUR und ZWICK beobachteten Fälle einer größeren Zahl von Centralia nicht Wunder nehmen können.

Es braucht wohl nicht erst bemerkt zu werden, dass von den geschilderten Thatsachen der Entwicklung auch nicht eine einzige als Argument für die Archipterygiumtheorie ins Feld geführt werden kann. Sie alle sind Zeugen gegen, keine einzige ein Zeuge für die Theorie. — Aber auch die von der Archipterygiumtheorie ganz unabhängige Ansicht, dass die Finger und Zehen den Radien einer Selachier- oder Störflosse homolog seien, findet in der Entwicklung ihre Widerlegung. Die Finger und Zehen entwickeln sich ganz anders, als die Radien einer Flosse; diese sind metamerische Gebilde, jene entstehen ganz unabhängig von der Metamerie des Körpers. Die Gliederung des Carpus und Tarsus erfolgt in einer Weise, die auch nicht im entferntesten an die Gliederung einer Flosse erinnert. Zwischen einer Fischflosse und einem Chiropterygium besteht eine

tiefe Kluft, die sich durch keine der bisherigen Theorien überbrücken lässt. —

Ich will mich nun zur Beschreibung des Carpus und Tarsus der urodelen Amphibien wenden.

Über diesen Gegenstand liegen bekanntlich zahlreiche, zum Theil ausgezeichnete Untersuchungen vor. Ohne auf Vollständigkeit Anspruch zu erheben, erwähne ich nur die Arbeiten HYRTL'S, GEGENBAUR'S, GOETTE'S, WIEDERSHEIM'S, BAUR'S und ZWICK'S⁵⁵. Als ich aber diese Arbeiten durchstudirt hatte, war ich eben so wenig, wie früher, im Stande, mir eine völlig klare und befriedigende Vorstellung vom Aufbau des Carpus und Tarsus zu bilden. Es schien mir ganz unmöglich, die scheinbar so verschiedenartigen Befunde auf einander zu beziehen und daraus das Bild einer Urform der Amphibienextremität abzuleiten. Ich ging daher daran, den Gegenstand selbst zu untersuchen, und fertigte zunächst von den Extremitätenskeleten aller wichtigen, hier in Frage kommenden Formen Zeichnungen an, in welchen ich so genau, als es mir nur irgend möglich war, die gegenseitigen Lagebeziehungen und Größenverhältnisse der einzelnen Elemente des Carpus und Tarsus wiedergab. Der Erfolg dieser Untersuchung übertraf alle meine Erwartungen und zeigte mir wieder, was für eine wichtige und unerlässliche Methode der Beobachtung das Zeichnen ist.

Ich habe auf Taf. XXIII die Zeichnungen übersichtlich zusammengestellt und sie dabei so orientirt, dass die radiale, bezw. tibiale Seite sämtlicher Extremitäten nach links gekehrt ist. Die Bilder stellen also scheinbar durchwegs Extremitäten der linken Seite dar; in Wirklichkeit gehörten aber mehrere der gezeichneten Extremitäten der rechten Seite an. In diesen Fällen habe ich die Zeichnungen umgekehrt und die Figuren geben also die Spiegelbilder der betreffenden Extremitäten wieder. So gehörten z. B. die in den Figg. 3 und 4 gezeichneten Extremitäten von *Amphiuma* in Wirklichkeit der rechten Seite an; die in den Figg. 5 und 6 gezeichneten hinteren Extremitäten stammten von einem und demselben Thier; die eine der beiden wurde also im Spiegelbilde gezeichnet. Es ist dies deshalb geschehen, damit die Bilder leichter auf einander bezogen werden können; die Genauigkeit der Darstellung hat selbstverständlich darunter nicht im mindesten gelitten⁵⁶.

Gewöhnlich geht man bei der Betrachtung der Amphibienextremitäten von denjenigen Formen aus, welche, wie dies bekanntlich die Regel ist, vorn vier und hinten fünf Zehen besitzen. Ich gehe

nun den umgekehrten Weg und beginne mit der Beschreibung des Extremitätenskelets des *Proteus*. Diese Form hat bekanntlich vorn drei, hinten zwei Zehen. Der Carpus (Fig. 2) besteht aus drei Knorpeln, die ich als primäres Radiale (roth), primäres Intermedioulnare (blau) und primäres Basale (gelb) bezeichnen will. Das Radiale verbindet den Radius mit der Basis des ersten Metacarpale, das Intermedioulnare den Radius und die Ulna mit dem primären Basale und dieses geht distalwärts eine Verbindung mit den Basen aller drei Metacarpalia ein. — Wesentlich denselben Bau zeigt der Tarsus (Fig. 1); nur sind das primäre Tibiale (roth) und das primäre Intermediofibulare (blau) etwas kürzer, und das primäre Basale (gelb), das sich mit den Basen der beiden Zehen verbindet, schmaler, als die korrespondirenden Knorpel des Carpus. Ganz in der gleichen Weise waren Carpus und Tarsus bei allen von mir darauf hin untersuchten Exemplaren von *Proteus* beschaffen⁵⁷.

Die Figg. 3 und 4 stellen Hand und Fuß eines 70 cm langen, ausgezeichnet konservirten Exemplars von *Amphiuma* dar. Die Ähnlichkeit seines Extremitätenskeletes mit dem von *Proteus* springt sofort in die Augen, zugleich aber auch die Ähnlichkeit des Baues von vorderer und hinterer Extremität. Bei allen von mir untersuchten Exemplaren war die hintere Extremität kräftiger, als die vordere, zeigte aber im Übrigen eben so wie im Bau des Skeletes, auch in der äußeren Form eine große Ähnlichkeit mit der vorderen. Carpus und Tarsus bestanden aus je drei Knorpeln, dem primären Radiale, Intermedioulnare und Basale, bezw. an der hinteren Extremität dem primären Tibiale, Intermediofibulare und Basale. Die gegenseitigen Lageverhältnisse waren dieselben, wie bei *Proteus*, nur hatte das Intermedioulnare, bezw. Intermediofibulare einen Anschluss an die Basis des dritten Fingers gewonnen. Von den drei Knorpeln war der ulnare, bezw. fibulare der größte. — Von einem zweiten, kleineren Exemplar habe ich nur eine Vorderextremität untersucht und dabei den Bau des Carpus genau eben so gefunden, wie er in Fig. 3 gezeichnet ist. Auch bei einem dritten, 55 cm langen Exemplar waren im Carpus beider Vorderextremitäten drei Knorpel vorhanden; jedoch machte es beim ersten Anblick den Eindruck, als seien vier Knorpel vorhanden; die genauere Untersuchung zeigte aber, dass der dritte Finger weiter proximalwärts reichte, als sonst, und dass nun die große, proximale Epiphyse seines Metacarpale einen vierten Knorpel vortäuschte. Sehr interessant waren die Tarsi dieses Exemplars. Es fanden sich auf beiden Seiten vier Knorpel, indem an Stelle des

sonst einfachen Intermediofibulare zwei Knorpel vorhanden waren. An der einen Extremität (Fig. 5) war die Abgliederung in transversaler, an der anderen (Fig. 6) in longitudinaler Richtung erfolgt. Dieser Fall ist namentlich deshalb wichtig, weil er zeigt, in welcher Weise eine Vermehrung der primären den Tarsus oder auch den Carpus zusammensetzenden Elemente erfolgen kann⁵⁸.

Siren besitzt, wie ihr Name sagt, nur vordere Extremitäten. Fig. 7 zeigt die linke Extremität eines 48 cm langen Exemplars. Der Carpus lässt sich leicht auf den von *Amphiuma* und *Proteus* zurückführen. Er besteht aus fünf Stücken; das radiale (roth) entspricht zweifellos dem primären Radiale von *Amphiuma* und *Proteus*; das an der Basis des ersten und zweiten Fingers liegende (gelb) eben so sicher dem primären Basale der genannten Formen; und die drei anderen Knorpel (blau) repräsentiren zusammen ein primäres Intermedioulnare, von dem sich aber an der Basis des dritten und vierten Fingers zwei Basalia oder Carpalia (GEGENBAUR) abgelöst haben. Entsprechend der Vermehrung der Finger hat sich also auch der Carpus reicher gegliedert und, da die Vermehrung der Finger wahrscheinlich bei allen Amphibien an der ulnaren, bezw. fibularen Seite erfolgt, war es auch das primäre Intermedioulnare, das eine Gliederung in mehrere Elemente erfuhr⁵⁹.

Von *Cryptobranchus* habe ich nur ein kleines, nicht ganz 40 cm langes Exemplar untersucht. Da die linke Hand nur drei Finger hatte, wurde die rechte gezeichnet und die Fig. 10 stellt also das Spiegelbild derselben dar. Der Carpus bestand aus sieben Elementen, deren Deutung nach dem bisher Gesagten nicht schwer fällt. Der radiale Knorpel (roth) ist ein primäres Radiale, der große Knorpel an der Basis der ersten zwei Finger (gelb) ein primäres Basale und alle anderen zusammen stellen ein in fünf Stücke getheiltes Intermedioulnare vor. Diese fünf Stücke sind in zwei Reihen geordnet. In der proximalen Reihe folgen von der radialen zur ulnaren Seite auf einander: ein sehr großes, breit mit dem Radius sich verbindendes, also keineswegs central gelegenes Centrale (GEGENBAUR), sodann das Intermedium und das Ulnare; in der distalen Reihe liegen zwei, mit dem dritten und vierten Finger sich verbindende Basalia oder Carpalia. Auch das Verständnis des Tarsus (Fig. 11) bietet keine Schwierigkeiten. Das primäre Tibiale (roth) hat sich in zwei Theile getheilt: das sekundäre Tibiale (Tibiale GEGENBAUR's), das sich an die Tibia anschließt, und ein Basale (Tarsale I GEGENBAUR's), das sich mit der ersten Zehe verbindet. Das primäre Basale

(gelb) findet sich in derselben Lage, wie in den bisher betrachteten Formen. Dagegen ist das primäre Intermediofibulare (blau) wieder in eine größere Zahl von Stücken getheilt; es wird von folgenden fünf Stücken repräsentirt: proximalwärts von dem in meinem Fall einfachen Centrale, dem Intermedium und dem Fibulare und distalwärts von zwei Basalia oder Tarsalia, von denen das zweite, größere, den vierten und fünften Finger trägt. Es sind also hier vier Tarsalia (nach der Nomenclatur GEGENBAUR's) vorhanden. Das erste ist aus einem Theil des primären Tibiale hervorgegangen, das zweite stellt das primäre Basale vor, das dritte und vierte sind aus Theilen des primären Intermediofibulare entstanden⁶⁰.

Ganz ähnlich sind Carpus und Tarsus des mit *Cryptobranchus* nahe verwandten *Menopoma* gebaut, von dem ich ein 33,5 cm langes Exemplar untersuchte (Figg. 12 und 13). Nur hat sich im Carpus das primäre Radiale in ein mit dem Radius sich verbindendes sekundäres Radiale (Radiale GEGENBAUR's) und ein Basale oder Carpale (Carpale II GEGENBAUR's) getheilt. Wie immer, ist das primäre Basale, das jetzt das zweite Carpale (nach GEGENBAUR Carpale III) vorstellt, ungetheilt geblieben und hat seine typischen Lagebeziehungen bewahrt. Wie bei *Cryptobranchus* verbindet sich das Centrale carpi breit mit dem Radius. Der Tarsus von *Menopoma* ist in so fern reicher gegliedert, als derjenige von *Cryptobranchus*, als er fünf Basalia oder Tarsalia enthält. Das erste dieser Tarsalia ist aus dem primären Tibiale, das zweite aus dem primären Basale, die drei letzten aus dem primären Intermediofibulare entstanden. Wie bei *Cryptobranchus* war auch hier das Centrale tarsi einfach; es lag der Tibia näher, als bei *Cryptobranchus*⁶¹.

Bei dem von mir untersuchten Exemplar von *Necturus*, das eine Länge von etwas über 31 cm hatte, bestanden Carpus und Tarsus aus je sechs Elementen (Figg. 8 und 9). Das primäre Radiale, bezw. Tibiale war getheilt, das primäre Basale, wie immer, ungetheilt, an Stelle des primären Intermedioulnare, bezw. Intermediofibulare fanden sich drei Knorpel, nämlich ein durch seine Größe ausgezeichnetes, von einem Gefäßkanal durchsetztes sekundäres Intermedioulnare, bezw. Intermediofibulare, ein Centrale und ein großes mit zwei Fingern sich verbindendes Basale oder Carpale. Ob dieses Verhalten als ein dem primären sich näherndes angesehen werden muss, werden entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu entscheiden haben. Die Frage geht dahin, ob das Intermedioulnare und der korrespondirende Knorpel des Tarsus primär einfach oder aus einer sekundären Verschmelzung zweier,

Anfangs getrennter Elemente entstanden ist. Von mehr nebensächlicher Bedeutung ist dann noch die weitere Frage, ob das große Basale an der Basis des dritten und vierten Fingers aus einer sekundären Verschmelzung zweier Basalia hervorgegangen ist⁶².

Von sehr großem Interesse ist das Extremitätenskelet des *Axolotls*. Ich habe davon mehrere Exemplare untersucht und von dreien davon die Skelete abgebildet. Ich gehe von dem in Fig. 14 dargestellten Handskelet eines *Axolotls* von 19 cm Länge aus. Der Carpus war hier sehr einfach gebaut: das primäre Radiale war ungeteilt, das primäre Basale, wie immer, gleichfalls und das primäre Intermedioulnare wurde von vier Knorpeln repräsentirt, deren größter zweifellos ein Intermedium + Centrale darstellte. Es ging dies schon aus dem Verhalten der rechten Extremität hervor, an welcher ein Centrale vorhanden war. Ferner geht es aus dem Verhalten der in Fig. 16 gezeichneten Vorderextremität eines sehr alten, fast 25 cm langen Thieres hervor, bei welchem das Intermediocentrale unvollständig von der radialen Seite her geteilt war. Endlich geht dies auch aus dem Verhalten der in Fig. 18 abgebildeten Vorderextremität eines 18 cm langen Exemplars hervor, die ein vollkommen getrenntes Centrale enthielt. Gleichzeitig war hier das primäre Radiale in zwei Stücke geteilt, nämlich in ein sekundäres Radiale (Radiale GEGENBAUR'S) und ein Basale oder Carpale, das an einer, allerdings sehr beschränkten Stelle, einen Anschluss an die Basis des ersten Fingers fand, während in den beiden anderen Fällen das hier ungeteilte primäre Radiale den ersten Finger nicht erreichte. Weniger Interesse bietet der Tarsus. Fig. 15 zeigt ihn von dem 19 cm langen, Fig. 17 von dem 25 cm langen Exemplar. An Stelle des primären Tibiale fanden sich in beiden Fällen — und eben so auch in den andern von mir untersuchten — zwei Stücke: ein sekundäres Tibiale und ein erstes Basale oder Tarsale; das primäre Basale war, wie immer, ungeteilt und das primäre Intermedioulnare wurde von sechs Knorpeln repräsentirt: dem Intermedium, Fibulare, Centrale und drei Basalia oder Centralia. Bei dem ältesten Exemplare fanden sich im Intermedium, Fibulare und Centrale Knochenkerne von der in der Fig. 17 mit punktirten Linien angegebenen Größe und Form⁶³.

Bei *Salamandra maculosa* (Figg. 19 und 20) ist im Carpus das primäre Radiale, im Tarsus das primäre Tibiale in zwei Stücke geteilt, das primäre Basale des Carpus und Tarsus zeigt die gewöhnlichen Verhältnisse und das primäre Intermedioulnare, bezw. Intermedioulnare ist durch eine größere Reihe von Stücken repräsentirt. Im Carpus

besteht, wie dies beim erwachsenen Salamander wohl immer der Fall ist, ein großes Intermedioulnare, während, wie erwähnt, bei der Larve Intermedium und Ulnare getrennt sind; als weitere Bestandtheile eines primären Intermedioulnare finden sich ferner noch ein Centrale und zwei Carpalia. — Im Tarsus sind, selbst bei ganz alten Thieren, Intermedium und Fibulare getrennt. Größe und Form der Knochenkerne des Carpus und Tarsus sind wieder in den Figuren mit punktirten Linien angegeben⁶⁴.

Triton cristatus endlich zeigt ganz ähnliche Verhältnisse, wie der Salamander (Fig. 21 und 22); nur reicht das primäre Radiale, bezw. Tibiale, das stets in zwei Stücke getheilt ist, nicht so weit distalwärts, als dort. Alle Elemente des Carpus und Tarsus zeigten in dem den Figuren zu Grunde gelegten Falle große Knochenkerne, die wieder mit punktirten Linien angegeben sind; wie beim Salamander war der Knochenkern im Intermedioulnare nierenförmig, mit der Einbuchtung distalwärts gerichtet.

Fassen wir das Ganze zusammen, so können wir sagen: das primäre Basale bleibt stets einfach und ungetheilt, das primäre Radiale theilt sich höchstens in zwei, das primäre Intermedioulnare endlich erfährt eine weitgehende Gliederung. Alles, was für den Carpus gilt, gilt auch für den Tarsus. Die Theilung des primären Radiale ist stets eine transversale, die des primären Intermedioulnare sowohl eine transversale, als longitudinale. —

So weist also die vergleichende Anatomie mit der gleichen Entschiedenheit, wie die Entwicklungsgeschichte, darauf hin, dass die Urform der Amphibien und damit zugleich die Urform der dactylopoden Wirbelthiere überhaupt einen Carpus und Tarsus besessen habe, der durch die Zusammensetzung aus drei Skeletstücken ausgezeichnet war. Fragen wir uns nun weiter, wie viele Zehen diese Urform wohl besessen haben mag.

Man geht bei der Frage nach dem Ursprung der Extremitäten gewöhnlich von der Überzeugung aus, dass diese Urform der dactylopoden Wirbelthiere eine pentadactyle Extremität besessen haben müsse. Nun hat es allerdings einige Stegocephalen gegeben, welche vorn und hinten fünf Zehen besaßen (*Melanerpeton*, *Keraterpeton*, *Seeleya*); es waren dies Formen, die sich vor Allem dadurch auszeichneten, dass sie Wirbel hatten, deren Körper einheitliche, ungetheilte Knochenhülsen bildeten; ZITTEL hat sie daher als Hülsenwirbler oder Lepospondyli bezeichnet. Nun weisen aber, wie ich freilich hier nicht näher ausführen kann, zahlreiche Thatfachen der

Entwicklungsgeschichte und der vergleichenden Anatomie darauf hin, dass nicht diese, sondern Formen mit rhachitomen oder embolomeren Wirbeln die ursprünglicheren und älteren Formen vorstellen. Aber selbst, wenn dies nicht der Fall wäre, läge in dem vereinzelt Auftreten von fünf Zehen an den vorderen Extremitäten um so weniger ein Grund zur Annahme, dass auch die Vorfahren der Amphibien fünf Zehen besessen haben müssen, als wohl kein Zweifel darüber bestehen kann, dass sich die Stegocephalen schon weit von den Urformen der dactylopoden Wirbelthiere entfernt hatten.

GEGENBAUR geht bekanntlich so weit, dass er annimmt, den recenten Amphibien fehle der Daumen. Ich habe in seinen Arbeiten vergeblich nach einem Beweise für diese Annahme gesucht; mit seiner Bemerkung, an der Hand der Amphibien sei die Stammreihe verkürzt, wird doch wohl nichts bewiesen; eine solche Bemerkung ist eine Behauptung, die sich auf eine Hypothese stützt, und diese Hypothese hat GEGENBAUR später, als er den Hauptradius seines Archipterygiumschemas nicht mehr durch Radius und Daumen, sondern durch Ulna und kleinen Finger zog, selbst fallen gelassen; nichtsdestoweniger ist aber die Behauptung, dass den Amphibien der Daumen fehle, stehen geblieben. Gegen eine solche Annahme sprechen nun in gleicher Weise sowohl die Entwicklungsgeschichte als die vergleichende Anatomie; ein Blick auf die Figuren meiner zweiten Tafel lehrt, dass sie ganz unhaltbar ist. Das primäre Tibiale am Fuß hat ganz dieselben Lagebeziehungen zur Tibia und zur ersten Zehe, wie das primäre Radiale an der Hand zum Radius und zum ersten Finger.

Ferner hält GEGENBAUR die drei Finger des *Proteus* für Zeigefinger, Mittelfinger und Ringfinger. Diese Ansicht ist eben so willkürlich, wie etwa die Auffassung, die HYRTL von den Fingern und Zehen von *Amphiuma* hatte. Er meinte nämlich, die drei Finger eines *Amphiuma* entsprächen dem Daumen, Mittelfinger und Kleinfinger einer pentadactylen Extremität. Irgend einen Versuch, diese Ansicht zu beweisen, hat er nicht gemacht.

Über die Entwicklung der Extremitäten von *Amphiuma* ist meines Wissens nichts bekannt. Dagegen liegen über die Entwicklung der Extremitäten des *Proteus* einige dürftige Angaben von WIEDERSHEIM vor, welche zeigen, dass die Finger und Zehen hier genau in derselben Weise entstehen, wie beim Triton oder Salamander. WIEDERSHEIM sagt ausdrücklich: »In keinem Entwicklungsstadium sah ich eine Andeutung, welche dafür sprach, dass ursprünglich eine größere

Zahl von Fingern vorhanden war.« Gleichwohl aber ist er »weit davon entfernt, *Proteus* als eine typische Urform zu betrachten«. Ob *Proteus* »eine typische Urform« ist, mag dahingestellt bleiben; aber dass seine Extremitäten sehr primitive Verhältnisse bewahrt haben, scheint mir sicher zu stehen.

Oft ist auch auf die Kleinheit und Unansehnlichkeit der Extremitäten von *Amphiuma* hingewiesen worden. Schon HYRTL schreibt: »In *Amphiumate tridactylo* extremitates anteriores et posteriores adeo gracilescent, ut in ridiculas fere appendices degeneratae appareant, quae nec corporis molem sustentare, neque ejus motum natatorium facilitare possunt.« Nun besteht aber die Aufgabe der Extremitäten von *Amphiuma* weder darin, die Last des Körpers zu tragen, noch auch darin, seine Schwimmbewegungen zu erleichtern, sondern sie besteht lediglich darin, die Kriechbewegungen des Thieres zu unterstützen; und dessen dürften sie wohl sicher fähig sein. Ich habe leider bisher keine Gelegenheit gehabt, ein lebendes *Amphiuma* zu beobachten, aber schon der Bau seines Körpers weist darauf hin, dass es sich hauptsächlich schwimmend bewegen wird und dass die Kriechbewegungen bei ihm nur eine relativ untergeordnete Rolle spielen werden. Und ganz so musste es wohl auch bei den Vorfahren der Amphibien gewesen sein. Wenn die früher entwickelte Ansicht vom Ursprung ihrer Extremitäten richtig ist, mussten diese Anfangs ganz kleine, unscheinbare Stummel gewesen sein; sie konnten unmöglich die Form von Flossen gehabt haben und in breite Platten ausgelaufen sein. Es kann doch wahrlich kein Zufall sein, dass gerade unter den tiefststehenden urodelen Amphibien, den Perennibranchiaten und Derotremen, Formen mit oligodactylen Extremitäten vertreten sind. An *Proteus* und *Amphiuma* mit zwei und drei Zehen schließt sich noch *Necturus* an, dessen Zehenzahl vorn und hinten nur vier beträgt, und erst *Menopoma* und *Cryptobranchus* zeigen die für die übergroße Mehrzahl der Amphibien charakteristischen Zahlenverhältnisse. Unter den Salamandriden giebt es zwar einige Formen, welche ähnlich wie *Necturus*, vorn und hinten vier Zehen besitzen (*Isodactylum*, *Hemidactylum*, *Salamandrina* und *Batrachoseps*), aber keine einzige, die eine so geringe Zehenzahl hätte, wie *Amphiuma* und *Proteus*. Alles, was wir über die Entwicklung der Extremitäten von *Proteus*, *Necturus* und *Isodactylum* wissen, spricht gegen die Auffassung, dass es bei ihnen zu einem Ausfall oder einer Reduktion von Zehen gekommen sei.

Wenn wir alle diese Thatfachen überdenken und auf uns ein-

wirken lassen, und wenn wir damit die Resultate vergleichen, zu denen uns unsere Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Carpus und Tarsus geführt haben, so müssen wir, wie mir scheint, nothwendig zu dem Schlusse kommen, dass der pentadactylen Extremität eine oligodactyle vorausgegangen sei.

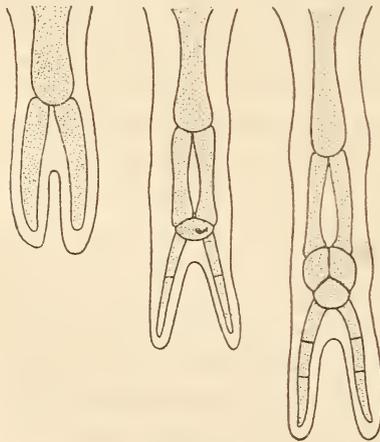
Und nun rufen wir uns noch einmal die Vorgänge ins Gedächtnis zurück, die sich in der ersten Zeit der Extremitätenbildung abspielen. Wir haben gesehen, dass sich zur Zeit, als das Ende des Extremitätenstummels seine rundliche Form verliert und sich der erste Ansatz zur Bildung von Fingern bemerkbar macht, das axiale chondrogene Gewebe in zwei Äste spaltet, welche in der Folge in die Anlagen der beiden ersten Finger auslaufen. An der Basis der Finger treten die beiden Äste mit einander in Verbindung. In demselben Maße als die Finger länger werden, wachsen auch die beiden Gewebsäste immer tiefer in sie hinein. In der Folge bildet sich dann an der Basis der beiden Finger aus der die beiden Äste verbindenden Gewebsbrücke die Anlage des primären Basale, das gewissermaßen einen Schlüssel oder eine Klammer vorstellt, die die beiden Äste zusammenhält. Noch später gliedern sich von den Ästen das primäre Radiale und das primäre Intermedioulnare ab, und damit sind die primären Elemente des Carpus gebildet. — Zu dieser Bildung der beiden ersten Finger tritt nun die der folgenden in einen gewissen Gegensatz. Dritter und vierter Finger gehen nicht aus einer fortgesetzten Spaltung des ulnaren Astes hervor, sondern sie entstehen durch eine Art Knospung an dessen ulnarer Seite. Es ist dies schon GOETTE aufgefallen; aber so lange er von der Archipterygiumtheorie befangen war, konnte er zu keinem wirklichen Verständnisse der Vorgänge gelangen. Die in den ersten und zweiten Finger auslaufenden Äste, in die sich die Skeletanlage der Extremität theilt, stellen, ich möchte sagen, etwas mehr Primäres dar im Vergleich mit den vom ulnaren dieser Hauptäste sich abzweigenden und in die übrigen Finger ziehenden Nebenäste.

So wird es uns auch einigermaßen verständlich, warum der Schlüssel der beiden Hauptäste, der ja, wie gesagt, keinem derselben ausschließlich angehört, das primäre Basale, immer seine typische Lage beibehält und nie einer Theilung unterliegt; warum sich ferner das primäre Radiale, das lediglich dem radialen Hauptast angehört, von welchem aus keine Neubildung von Fingern erfolgt, wenn überhaupt, so höchstens in zwei Stücke theilt und warum diese Theilung ausnahmslos in transversaler Richtung erfolgt; und warum endlich

drittens das primäre Intermedioulnare, an das sich die neu entstehenden Finger ansetzen, mit der Bildung dieser Finger eine fortschreitende, reiche Gliederung sowohl in transversaler, als longitudinaler Richtung erfährt. — So löst sich uns also das scheinbar so schwierige Problem von Carpus und Tarsus, von Hand und Fuß in wunderbarer einfacher und klarer Weise.

Wenn wir uns nun nicht damit begnügen wollen, eine »Urform« im alten Sinne aufzustellen, sondern wenn wir trachten, uns eine Vorstellung von der phylogenetischen Entwicklung dieser Urform zu bilden, so würden wir etwa zur Aufstellung von Stadien gelangen ähnlich denen, welche im nebenstehenden Schema dargestellt sind. Einer Erläuterung bedarf dieses Schema nach dem Gesagten nicht⁶⁵.

Sowohl die erste Entstehung als die weitere Ausbildung von Hand und Fuß war eine Folge funktioneller Anpassung. Schon die



Textfig. 35.

Schema der Bildung des primären Extremitätenskeletes.

Umbildung der Anfangs stummel- oder pfriemenförmigen Extremität in eine zweifingerige muss als ein Process angesehen werden, der an die allmähliche Vervollkommnung der Funktion gebunden war. Es ist doch gewiss eine physiologisch höchst bemerkenswerthe Erscheinung, dass auch bei den meisten auf dem Lande lebenden Wirbellosen, die einer raschen Ortsbewegung fähig sind, vor Allem bei den Insekten und der Mehrzahl der Spinnen, die Extremitäten in zwei Klauen auslaufen. Die zweifingerige Extremität bietet

vor der einfingerigen oder pfriemenförmigen einen entschiedenen Vortheil; sie ist zum Greifen und Festhalten, zur Fixirung des Körpers sehr viel tauglicher und geschickter, als diese.

Aber auch der Umstand, dass bei der Hand und dem Fuß die Weiterbildung stets an der gleichen Seite erfolgt, — bei der Hand an der ulnaren, beim Fuß an der fibularen, also bei beiden Extremitäten am ursprünglich hinteren Rande, — während Brust- und Bauchflosse sich hierin einander entgegengesetzt verhalten, muss als

eine Thatsache von großer entwicklungsmechanischer Bedeutung angesehen werden. Wenn auch die Extremitäten der dactylopoden Wirbelthiere in letzter Instanz von paarigen Flossensäumen, also von Organen, die zur Erhaltung des Gleichgewichtes dienten, abgeleitet werden können, so haben sie doch diese Funktion ganz oder fast ganz verloren; jedenfalls dienen sie dieser Funktion in ganz anderer Weise, als die paarigen Flossen; sie sind zu Bewegungsorganen im strengen und eigentlichen Sinne des Wortes geworden. Und gerade so wie bei den unpaarigen Flossen die Weiterbildung stets in der gleichen Richtung, stets in der Richtung von vorn nach hinten erfolgte, so auch bei den Extremitäten dieser dactylopoden Formen.

In Anpassung an die Funktion haben die Extremitäten eine immer weiter schreitende Gliederung erfahren und sich zu einem complicirten, den verschiedensten Verrichtungen dienenden Hebel-system umgebildet. So sind sie zu Organen geworden, deren Bau eine höchst eigenartige, von der des Rumpfes ganz unabhängige und von ihr verschiedene Gliederung oder Segmentirung aufweist. Die Gliedmaßen sind Organe von sekundär metamerischem Bau geworden, Organe, deren Metameren im Großen und Ganzen vom Gliedmaßengürtel nach der Peripherie an Länge und Stärke ab-, an Zahl aber zunehmen. Einer funktionell ganz gleichartigen Erscheinung begegnen wir bekanntlich auch an den Gliedmaßen der Arthropoden.

Diese Metamerie oder Segmentirung der Extremitäten stellt sich zur Segmentirung des Rumpfes in einen gewissen Gegensatz, so dass man sagen kann, dass sie um so schärfer ausgeprägt ist, je mehr die Segmentirung des Rumpfes zurücktritt und umgekehrt. Ich brauche nur an die Urodelen und Anuren unter den Amphibien oder an die Schlangen und Schildkröten unter den Reptilien zu erinnern, um dies zu erweisen. Auch hierin zeigen die Wirbellosen ein ganz analoges Verhalten. Man vergleiche nur die Anneliden und Onychophoren auf der einen mit den Crustaceen, Spinnen und Insekten auf der anderen Seite. Auch hier tritt die Segmentirung des Rumpfes um so mehr zurück, je reicher segmentirt und kräftiger entwickelt die Extremitäten sind.

So gestaltet sich die Frage nach dem Ursprung und der Ausbildung der Extremitäten zu einem entwicklungsmechanischen Problem von der größten Bedeutung.

Anhang.

Historisch-kritische Bemerkungen zur Archipterygiumtheorie.

Obwohl schon im Vorhergehenden wiederholt auf die Theorie GEGENBAUR'S Bezug genommen wurde, so erscheint es mir doch angezeigt, an der Hand einer kurzen historischen Skizze zu zeigen, wie diese Theorie entstanden ist, auf welchen Grundlagen sie aufgebaut wurde und nach welchen Methoden bei ihrer Errichtung und ihrem allmählichen Ausbau verfahren worden ist.

Im Jahre 1865 veröffentlichte GEGENBAUR eine ausgezeichnete Beschreibung der Brustflosse der Fische, in welcher namentlich auch diejenige der Selachier in mustergültiger Weise behandelt wurde⁶⁶. In dieser Arbeit wurde die Eintheilung des Brustflossenskeletes der Selachier in ein Propterygium, Mesopterygium und Metapterygium aufgestellt und begründet. Von dem Brustflossenskelet der Selachier, das er als die »Grundform« des Brustflossenskeletes bezeichnete, leitete GEGENBAUR dasjenige der anderen Fische ab. Auch machte GEGENBAUR hier zum ersten Male den Versuch, das Skelet der vorderen Extremität der pentadactylen Wirbelthiere vom Metapterygium der Selachier abzuleiten. — An der Bauchflosse der Selachier unterschied er ein Meso- und Metapterygium. Vom Metapterygium sei das Skelet der Hintergliedmaßen der höheren Wirbelthiere abzuleiten.

Im Jahre 1870 folgte eine kleine, sehr interessante Arbeit über das Gliedmaßenskelet der Enaliosaurier⁶⁷. Hier versuchte GEGENBAUR zu zeigen, dass »in der Selachierflosse eine Einrichtung vorkommt, die mit der Zusammensetzung der Ichthyosaurenflosse einige Ähnlichkeit besitzt: in Querreihen geordnete Skeletstücke, die mehr oder minder deutlich auf Längsreihen, resp. auf gegliederte, längs verlaufende Stücke (Radien) bezogen werden können« (p. 337). Er unterscheidet in der Ichthyosaurenflosse eine Haupt- oder Basalreihe, für die er auch den Ausdruck Stammreihe gebraucht, und davon ulnarwärts abgezweigte Nebenreihen. Sodann hebt er hervor, dass »auch für die höheren Wirbelthiere durch die im Carpus und Tarsus der Amphibien (und mancher Reptilien) wahrnehmbaren Einrichtungen eine Ableitung des Gliedmaßenskeletes von gleichen primitiven Zuständen ausführbar ist«. Er verweist dabei auf sein schon in der vorigen Arbeit gegebenes Schema, »nach welchem die Anordnung der bezüglichen Skelettheile aufzufassen ist: eine Basal- oder Stammreihe, welche für die vordere Extremität vom Humerus durch den Radius

zum Daumen verläuft und vier Radien, welche der Stammreihe lateral angefügt, in den vier Fingern enden«. GEGENBAUR giebt hier zum ersten Male eine bildliche Darstellung seines Radienschemas. — Er fasst zum Schlusse seine Betrachtungen über die Flosse von *Ichthyosaurus* folgendermaßen zusammen: Wir »begegnen in den Gliedmaßen der Ichthyosaueren einer Form, die zwar noch Manches aus einem niederen Zustande bewahrt hat, aber dennoch bereits alle Elemente höherer Gliedmaßenformen in sich trägt« (p. 342). Sodann giebt GEGENBAUR noch eine Beschreibung und Deutung der Flosse von *Plesiosaurus*.

Gleichfalls im Jahre 1870 erschien die zweite Auflage der Grundzüge der vergleichenden Anatomie; hier hebt er u. A. hervor, dass er »die Gliedmaßen der höheren Wirbelthiere in Beziehung auf die Selachier nicht als durch Reduktion entstanden ansehe, vielmehr in beiden eine in divergenter Weise vollzogene Weiterentwicklung aus einer gemeinsamen Grundform erkennen müsse«⁶⁸.

Es folgte dann im selben Jahre die wichtige Arbeit »über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmaßen der Selachier insbesondere«⁶⁹. In dieser Arbeit wird zum ersten Male die Archipterygiumtheorie entwickelt; auch wird hier der Name Archipterygium eingeführt. Jedoch ist es das später sogenannte uniseriale Archipterygium, das GEGENBAUR als die Grund- oder Urform des Extremitätenskeletes hinstellt und auf das er das Extremitätenskelet aller Wirbelthiere zurückzuführen sucht. GEGENBAUR geht bei seinen Betrachtungen vom Skelet der Hintergliedmaßen der Selachier aus und kommt zunächst zur Aufstellung einer »Grundform« des Bauchflossenskeletes, die dadurch ausgezeichnet sei, dass sie aus »einer Anzahl an einander gefügter Knorpelstücke gebildet wird, den Stamm des Flossenskeletes, an welchem lateral eine größere Zahl von schwächeren Knorpelstücken als Strahlen aufgereiht ist«. GEGENBAUR unterscheidet also an dieser Grundform eine Stammreihe und Seitenstrahlen. Diese Grundform stimmt im Wesentlichen durchaus mit jener überein, zu deren Aufstellung sieben Jahre später, auf ganz anderem Wege und von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehend, THACHER gelangt ist. Es muss hervorgehoben werden, dass zur Aufstellung derselben Grundform des Bauchflossenskeletes der Selachier auch die entwicklungs-geschichtlichen Untersuchungen geführt haben; nur haben diese noch weiter gelehrt, dass die Seitenstrahlen metamerische Bildungen sind.

Das zweite Kapitel führt den Titel: »Vergleichung des Skeletes

der vorderen und hinteren Gliedmaßen der Selachier. Nachweis der Grundform für beide.« Es handelt sich indessen weniger um eine »Vergleichung« der beiden Flossen, als vielmehr um eine Ableitung des Skeletes der Brustflosse von dem der Bauchflosse. Damit fällt GEGENBAUR in einen verhängnisvollen Irrthum. Homodynamie oder, wie man jetzt auch sagt, »serial homologe« Organe können zwar mit einander verglichen werden, man kann sie auf eine gemeinsame Grundform zurückführen, aber man kann sie nie und nimmer von einander ableiten. Ich kann beispielsweise den zweiten Kiemenbogen mit dem ersten vergleichen, ich kann für alle Kiemenbogen eine gemeinsame Grundform aufsuchen, aber ich darf nicht einen Kiemenbogen von dem anderen ableiten. Der Fehler in der Methode, den GEGENBAUR begeht, rächt sich auch alsbald bei seinem Versuch, die Brustflosse der Rochen von deren Bauchflosse abzuleiten. Die Ableitung lautet folgendermaßen: Der vorderste Radius der Bauchflosse der Rochen, den GEGENBAUR als Randradius bezeichnet und der in den meisten Fällen stärker ist als die folgenden, soll eine Stellungsänderung erfahren haben; statt schief nach außen und hinten zu ziehen, habe er sich zunächst rein quer, dann schief nach vorn und außen und endlich direkt nach vorn gerichtet. Gleichzeitig sei eine Anzahl von Radien auf ihn hinaufgerückt und so sei aus dem Randradius und den ihm angefügten schwächeren Radien ein Propterygium geworden. Die Brustflosse habe nun zwei Basalia gehabt: das Basale des Propterygiums und das Basale des Metapterygiums. Jedes Basale trug an seiner lateralen Seite die Radien. Indem nun die beiden Basalia an ihrem mit dem Schultergürtel artikulirenden Ende aus einander wichen, gelangten einzelne Radien zur direkten Artikulation mit dem Schultergürtel. Aus einer Verschmelzung der Basalglieder dieser Radien soll nun das Basale des Mesopterygiums entstanden sein.

GEGENBAUR meint, dass »bei dieser Ableitung keine Erscheinung in Anspruch genommen wird, die nicht ihre thatsächliche Begründung hat«. Nun sieht es aber mit dieser »thatsächlichen Begründung« nicht gerade zum Besten aus. Es giebt keinen Rajiden, an dessen Brustflosse z. B. der Randradius quer nach außen gerichtet wäre. Aber selbst, wenn es einen solchen gäbe, ja selbst, wenn alle Zwischenformen, die GEGENBAUR's Hypothese fordert und die uns in einer Reihe von schematischen Bildern vor Augen geführt werden, thatsächlich existirten, müsste die Hypothese zurückgewiesen werden, weil sie im Principe verfehlt ist und von der ganz unmöglichen

Voraussetzung ausgeht, dass man serial homologe Organe von einander ableiten dürfe.

Der Fehler in der Methode, den GEGENBAUR beging, musste auch sofort zu Tage treten, als die Entwicklung des Brustflossenskeletes der Rochen bekannt wurde. Nun haben die Untersuchungen MOLLIER's⁷⁰ mit aller nur wünschenswerthen Sicherheit gezeigt, dass die Anlage des Basipterygiums gleich von allem Anfang an an der Basis der ganzen Brustflosse erscheint, dass der vorderste Abschnitt dieses Basipterygiums zum Basale propterygii, der darauf folgende zum Basale mesopterygii und der hinterste zum Basale metapterygii wird, dass also das Basale propterygii nicht, wie es die Hypothese GEGENBAUR's verlangt, aus einem Randradius, der seine Stellung ändert, hervorgeht. Damit wurde dieser Hypothese jeder Boden entzogen.

GEGENBAUR versucht sodann auch das Brustflossenskelet der Haie von jener Grundform der Bauchflosse abzuleiten. Er sagt, man könne die Haie nach dem Verhalten ihres Bauchflossenskeletes in zwei Gruppen bringen: die eine umfasse die *Scyllien*, *Carcharias*, *Galeus*, *Mustelus* und *Heterodontus* (*Cestracion*). Hier ist der vordere Flossenrand von einem oder mehreren, mit einander verschmolzenen Radien gebildet. Das große Knorpelstück, das GEGENBAUR bis dahin als Basale des Mesopterygiums deutete, hält er jetzt für ein Propterygium; ein Mesopterygium fehle, eben so auch in der zweiten Gruppe, die *Acanthias*, *Squatina* und *Heptanchus* umfasse. Hier sei ein Basale des Propterygiums vorhanden, welches an das Verhalten bei den Rochen anknüpfe. GEGENBAUR hält also das vordere Basalstück der Bauchflosse jetzt für homodynam mit dem Basale des Propterygiums der Brustflosse. Das Mesopterygium soll, wie bei den Rochen, aus der Verschmelzung von Basalstücken von Radien, die keine Verbindung mit dem Basale des Metapterygiums fanden, entstanden sein.

Diese ganze Auffassung ist durchaus gezwungen und unnatürlich. Es ist gar nicht abzusehen, wesshalb das große Knorpelstück am Vorderende der Bauchflosse eines *Scyllium* oder *Carcharias* etwas Anderes sein soll, als das ähnlich beschaffene Knorpelstück eines *Acanthias* oder *Heptanchus*. Ich möchte vielmehr beide Knorpelstücke für homologe Bildungen halten und mich damit auf den Standpunkt THACHER's und MIVART's stellen, die sie aus der Verschmelzung von Basalgliedern vorderster Radien hervorgehen lassen. Ob ein dem Basale propterygii der Brustflosse zu vergleichendes Knorpelstück an der Bauchflosse der Selachier vorkommt, halte ich für sehr zweifelhaft. Sicherheit kann aber auch hier nur die Entwicklungsgeschichte

bringen; denn ein solches Basale propterygii müsste aus dem Basipterygium entstehen, also in anderer Weise, als die Radien. Schon in meiner Arbeit aus dem Jahre 1892 habe ich gesagt, dass ich es für wahrscheinlich halte, dass nicht das Basalstück des Metapterygiums allein, wie BALFOUR angiebt, sondern alle drei Basalstücke der Brustflosse aus dem Basipterygium hervorgehen. Diese Vermuthung hat durch MOLLIER's Untersuchungen, namentlich durch diejenigen über die Entwicklung des Brustflossenskeletes von *Mustelus*, neue Nahrung bekommen.

Nachdem GEGENBAUR von der Grundform des Bauchflossenskeletes der Selachier das Skelet der Brustflosse »abgeleitet« zu haben glaubt, wirft er die Frage nach der Grundform des Gliedmaßenskeletes der Wirbelthiere überhaupt auf. Er kommt dabei zu dem Schlusse, dass diese im Wesentlichen denselben Bau besessen haben müsse, den uns noch heute die Bauchflosse der Selachier zeige. Diese Grundform nennt er Archipterygium. Von ihr können, seiner Ansicht nach, nicht bloß die Flossenskelete der Selachier, Chimären und Dipnoer, sondern auch die Extremitätsenskelete der höheren Wirbelthiere abgeleitet werden. Es ist bemerkenswerth, dass GEGENBAUR bei allen seinen Betrachtungen vom Bauchflossenskelete ausgeht. Er rechtfertigt dies mit den Worten: »Es erscheint als eine allgemeine Regel, dass homodyname, ungleichartig entwickelte Körperteile an den hinteren Abschnitten indifferenter erscheinen, als an den vorderen, dass besonders die Gliedmaßen des Schultergürtels viel reichere Umgestaltungen eingehen, als jene des Beckengürtels, an denen sich das ursprünglichere Verhalten länger und vollständiger bewahrt« (p. 417).

Im dritten Kapitel bespricht GEGENBAUR einige Differenzirungserscheinungen im Gliedmaßenskelete der Selachier, die für die uns hier beschäftigenden Fragen von geringerer Bedeutung sind und die ich daher übergehen kann.

Das vierte und zugleich letzte Kapitel behandelt »das Archipterygium als Grundform des Gliedmaßenskeletes der Wirbelthiere«. GEGENBAUR stellt hier den Satz auf, dass sich das Gliedmaßenskelet der höheren Wirbelthiere aus dem vielstrahligen Archipterygium durch Beschränkung der Zahl der Radien entwickelt habe. Die »Stammreihe« sei, wie er dies schon früher (vgl. oben) vermuthete, an der vorderen Extremität durch Humerus, Radius und Daumen, an der hinteren durch Femur, Tibia und große Zehe gezogen. An diese Stammreihe haben sich vier Seitenstrahlen angesetzt, die durch die

dreigliedrigen Finger und Zehen zogen. In der Vorderextremität der Amphibien sei »das Ende der Stammreihe verkümmert oder fehle, so dass die vier vorhandenen Finger nur den vier Radien entsprechen« (p. 445). Es ist bemerkenswerth, dass ein Beweis dafür nicht beigebracht wird.

GEGENBAUR unterscheidet demnach zwei Hauptarten des Archipterygiums: I. Das Archipterygium mit inkonstanter Radienzahl (polyactinote Form) und II. das Archipterygium mit konstanter Radienzahl (tetractinote Form); die erste finde sich bei den Fischen, die zweite bei den Amphibien und Amnioten.

Im Anschluss an diese Arbeit veröffentlichte GEGENBAUR eine kurze Mittheilung »über die Modifikationen des Skeletes der Hintergliedmaßen bei den Männchen der Selachier und Chimären«⁷¹. Die Arbeit ist an und für sich nicht wichtig, hat aber durch die Auslegung, die GEGENBAUR später den Befunden gab, an Bedeutung gewonnen. Ich muss sie daher kurz besprechen. GEGENBAUR beschreibt zunächst das schon CUVIER und STANNIUS bekannte, von PETRI als Pterygopodium bezeichnete Kopulationsorgan der männlichen Selachier und Chimären und sucht zu zeigen, dass es in den einfachsten Fällen, wie bei *Scyllium* und *Carcharias*, aus einer Fortsetzung der Stammreihe des Archipterygiums, also aus dem hinteren Ende des Basipterygiums im Sinne BALFOUR's, in complicirteren dagegen, wie bei *Acanthias* und *Cestracion*, nicht bloß aus dem Ende der Stammreihe, sondern auch noch aus »einer Anzahl modificirter Radien« bestehe. Der Apparat von *Chimaera* soll eine »selbständig erworbene Anpassung« sein; aber auch hier soll das Ende der Stammreihe den Haupttheil des ganzen Apparates darstellen und namentlich sollen die drei Fortsätze am hinteren Ende Differenzirungen der Stammreihe sein; jedoch habe sich noch ein Radius an dem Aufbau des Apparates betheiliget. Den ganzen Apparat nennt GEGENBAUR Mixipterygium.

Ich würde keine Veranlassung nehmen, an dieser Arbeit Kritik zu üben, wenn es GEGENBAUR nicht, wie gesagt, später verstanden hätte, seinen Deutungen große Wichtigkeit zu verschaffen. Ich halte diese Deutungen für unrichtig, betone aber ausdrücklich, dass meiner Überzeugung nach eine sichere Deutung erst möglich sein wird, wenn uns die Entwicklungsgeschichte dieses Kopulationsapparates bekannt sein wird. Die Gründe, die mich veranlassen, GEGENBAUR's Deutungen für unrichtig zu halten, sind also vor der Hand lediglich vergleichend-anatomischer Art. Diese Gründe legen mir die Ansicht nahe, dass das Pterygopodium überall, auch in den complicirtesten

Fällen, aus dem letzten Radius hervorgegangen sei. Beim Weibchen von *Acanthias* z. B. zähle ich nach der Abbildung GEGENBAUR'S 18 Radien, beim Männchen 17 und das Pterygopodium; auch bei einem männlichen *Acanthias* der Prager Sammlung sind 17 Radien und das Pterygopodium vorhanden. Es legt dies den Schluss nahe, dass das Pterygopodium einen 18. Radius repräsentire. — Beim männlichen *Scyllium canicula* dagegen sind 15 Radien und das Pterygopodium vorhanden; beim Weibchen nach GEGENBAUR 17 Radien. Es müsste also nach GEGENBAUR das Pterygopodium eigentlich zwei Radien entsprechen. Indessen ist zu bedenken, dass so unbedeutende Variationen in der Zahl der Radien, wie schon GEGENBAUR (vgl. vorige Arbeit) hervorgehoben hat und auch ich (1892) bemerkt habe, ganz gewöhnlich vorkommen. Aber gerade, weil solche individuelle Variationen so häufig vorkommen, können die vergleichend-anatomischen Untersuchungen allein zu keinem ganz sicheren Schlusse führen; auch hier fällt die Entscheidung der Entwicklungsgeschichte zu.

Sehr wichtig ist wieder die folgende Arbeit GEGENBAUR'S aus dem Jahre 1873: »Über das Archipterygium«⁷². Sie ist hervorgerufen durch die Arbeiten GÜNTHER'S über *Ceratodus*⁷³. GEGENBAUR stellt jetzt auf Grund der Befunde an *Ceratodus* an die Stelle des einzeiligen das zweizeilige oder gefiederte Archipterygium als Ur- oder Grundform des Gliedmaßenskeletes der Wirbelthiere auf. Das einzeilige Archipterygium sei aus dem zweizeiligen durch vollständige oder theilweise Reduktion der medialen Reihe von Radien entstanden. Es wird zugleich der Versuch gemacht, zu zeigen, dass die Selachier an der Brustflosse noch Reste einer zweiten Reihe von Radien erkennen lassen. Die Ableitung des Extremitätenskeletes der höheren Wirbelthiere bleibt dagegen nach wie vor dieselbe, da sich diese Skeletformen aus dem sekundären Zustande des Archipterygiums, der einzeiligen Form, ableiten.

Nach der hier vertretenen Meinung GEGENBAUR'S soll sich also an der Brustflosse der Selachier ein primitiverer Zustand erhalten haben, als an der Bauchflosse. Das Verhalten der Bauchflosse wird in dieser Arbeit mit keinem Worte berührt. Es wird stillschweigend angenommen, dass hier die mediale Reihe von Radien vollkommen und spurlos geschwunden sei. Damit begeht GEGENBAUR einen Fehler gegen seine eigene, bisher von ihm befolgte Methode. Noch wenige Jahre vorher hatte er versucht, das Skelet der Brustflosse von dem der Bauchflosse »abzuleiten« und er hatte dies damit gerechtfertigt, dass er sagte, die hinteren Gliedmaßen »bewahren das ursprüngliche

Verhalten länger und vollständiger«, als die vorderen. Nun sollen aber gerade umgekehrt die vorderen das ursprüngliche Verhalten länger und vollständiger bewahrt haben, als die hinteren.

Bald darauf, im Jahre 1874, ist eine kleine Abhandlung A. BUNGE'S »über die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygium bei Selachiern und Dipnoern«⁷⁴ erschienen, in welcher zu zeigen versucht wird, dass nicht nur auch noch an anderen, von GEGENBAUR nicht untersuchten Haien, sondern vor Allem auch bei Rochen »deutliche Spuren eines biserialen Archipterygium« zu finden seien. Während, wie gesagt, GEGENBAUR das abweichende Verhalten der Bauchflosse in der zuletzt citirten Arbeit mit keinem Worte erwähnt, meint BUNGE: »Auffallend ist es, dass sich an der hinteren Extremität der Selachier, die doch der Urform näher steht, als die vordere, nirgends auch nur die geringsten, auf ein biseriales Archipterygium hinweisenden Spuren erblicken lassen. Es hat das wohl darin seinen Grund, dass das Basale des Metapterygium sich sehr nahe an den Körper anlegt, und nur das äußerste Ende frei hervorragt, so dass für mediale Reihen kein Raum übrig bleibt« (p. 304).

Die Arbeit GEGENBAUR'S »über das Archypterygium« ist, obwohl sie erst im Jahre 1873 erschien, vom Mai 1871 datirt. Im Jahre 1872 erschien das III. Heft der »Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere«, welches das Kopfskelet der Selachier behandelt⁷⁵. Hier findet sich auf p. 181 eine für die Theorie der Genese der Extremitäten sehr wichtige Anmerkung, welche ich in extenso mittheilen muss. Sie lautet: »Die Beziehung der Radian 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 Radian ausgestattet, von denen der mittlere vorwiegend entwickelt ist, und in ähnlicher Weise, wie es unten vom Hyoidbogen von *Pristis* geschildert wird, noch einige Radian zu beiden Seiten trägt, so ergibt sich daraus eine mit dem Archipterygium des Flossenskelets übereinstimmende Einrichtung. Der mittlere Radius erscheint als Stamm des Archipterygiums, die auf ihn übergetretenen Radian stellen beiderseits die Radian des Archipterygiums vor, und die noch am Bogen sitzenden übrigen Radian sind solche, die ihre primitiven Beziehungen 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 differenzierte. 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. Indem ich auf diese Verhältnisse hinweise, möchte ich die Vergleichung des Kiemenskeletes mit dem Extremitätenskelete — bereits von OWEN in der Auffassung 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.«

Diese Stelle ist ungemein charakteristisch für GEGENBAUR'S Methode. Eine gewisse Ähnlichkeit der äußeren Form zweier oder mehrerer Organe genügt, um die Grundlage zu einer Vergleichung abzugeben; ist einmal diese Grundlage geschaffen, so ist von ihr zur Ableitung eines Organs von einem anderen nur ein Schritt. Danach, ob sich der Vergleich auch physiologisch rechtfertigen lässt und ob die Ableitung in der Entwicklungsgeschichte der Organe eine Stütze findet, wird gewöhnlich nicht gefragt. So wird auch hier nicht erst die Frage aufgeworfen, ob sich die Ableitung der Extremitäten von Kiemenbogen physiologisch und entwicklungsgeschichtlich begründen lasse.

Dass sich die funktionelle Bedeutung eines Organs ändern kann, wissen wir; aber alle sicher beglaubigten Fälle von Funktionswechsel lassen sich auch sicher entwicklungsgeschichtlich und physiologisch begründen. Ich erinnere nur an die Umbildung der proximalen Theile der beiden ersten Kiemenbogen zu einem schallleitenden Apparate⁷⁶ oder an die Umbildung des proximalen Abschnittes der Urniere zu einem Ausführorgan der männlichen Keimdrüse. Dagegen ist es noch Niemandem gelungen, eine physiologisch-entwicklungsgeschichtliche Begründung der Entstehung der Extremitäten aus Kiemenbogen zu geben.

Der Fehler der GEGENBAUR'Schen Methode haftet auch seiner

Schule an. Physiologische und entwicklungsgeschichtliche Erwägungen spielen auch bei ihr, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle. Aber auch dann, wenn solche Erwägungen vorgebracht werden, sind sie gewöhnlich der Art, dass es besser wäre, wenn sie gar nicht zu Papier gebracht worden wären. Ich will ein Beispiel für viele hierher setzen.

In dem Kapitel über »cerebrale palaeocraniale Nerven« der Abhandlung FÜRBRINGER'S »Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen«⁷⁷ findet sich u. A. eine sehr merkwürdige Betrachtung über den Nervus trochlearis und den von ihm versorgten Muskel. FÜRBRINGER geht von der bekannten Thatsache aus, dass die Wurzelfasern des Trochlearis eine totale Kreuzung erfahren⁷⁸ und dass der Trochlearis der einzige Hirnnerv ist, der an der dorsalen Seite des Gehirns — FÜRBRINGER schreibt »ultradorsal« — zum Austritte kommt. Nun heißt es: »Ich bin geneigt, den M. obliquus superior von einem alten dorsalen Muskel abzuleiten, der ursprünglich mit dem ihm benachbarten Muskel der Gegenseite für die Bewegung des Parietalauges (dessen langer Nerv die frühere Beweglichkeit noch jetzt andeutet) bestimmt war und mit der sekundären Rückbildung desselben und der höheren Ausbildung der paarigen Augen neue aberrative Muskelemente (bei gleichzeitigem successivem Schwund der alten dem parietalen Auge zugehörigen) hervorgehen ließ, welche unter Kreuzung und dorsaler antimerer Überwanderung sich ganz in den Dienst der bleibenden Augen der Gegenseite stellten, somit eine Muskelwanderung zu statuiren, welche noch jetzt aus der als peripher zu beurtheilenden Kreuzung der beiden Nn. trochleares abgelesen werden kann, auch für die auffallend späte ontogenetische Ausbildung des M. obliquus superior und N. trochlearis, dessen primitives Verhalten (DEITERS, GOLGI) und die großen Schwierigkeiten, mit denen gerade hier die embryologische Untersuchung zu kämpfen hat, eine gewisse Illustration abgiebt.« Der etwas umständliche Satz sagt also der Hauptsache nach aus: der M. obliquus superior sei ursprünglich ein Muskel des Parietalauges gewesen; mit dem Schwunde dieses Auges sei der rechte Muskel zum linken, der linke zum rechten paarigen Auge gewandert; in Folge dessen treten noch heute die Nervi trochleares an der dorsalen Seite des Gehirns aus und ihre Wurzelfasern erfahren eine totale Kreuzung. — Wesentlich dieselben Argumente würden zu dem Schlusse führen, dass die totale Opticuskreuzung dadurch entstanden sei, dass einmal das rechte Auge nach links und das linke nach rechts gewandert sei; die partielle aber dadurch, dass die beiden

Augen nach zurückgelegter Wanderung wieder auf ihren ursprünglichen Platz zurückgekehrt seien. FÜRBRINGER nennt seinen Erklärungsversuch eine — »Idee«, ja »ein Programm für künftige Untersuchungen«!

Nach dieser Abschweifung will ich wieder zu meiner historisch-kritischen Darstellung der Archipterygiumtheorie zurückkehren.

In das Jahr 1876 fällt eine kurze Abhandlung GEGENBAUR'S »Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere«⁷⁹. Sie bringt kaum eine einzige neue, nicht schon früher ausführlich besprochene Thatsache. Ihren Inhalt bilden vielmehr fast nur Deutungen, durch welche einerseits frühere Deutungen geändert werden, andererseits das Archipterygium sammt dem Extremitätengürtel viel entschiedener, als es früher geschehen war, auf das Skelet der Kiemenbogen zurückzuführen gesucht wird.

Zunächst bemerkt GEGENBAUR, dass er sich durch die Kritik, die seine Theorie von Seiten HUXLEY'S⁸⁰ erfahren habe, zur »Verbesserung eines Fehlers« veranlasst sehe. HUXLEY hatte u. A. eingewendet, dass man, selbst wenn man die Archipterygiumtheorie annehmen wollte, den Hauptstrahl oder die Stammreihe nicht durch den radialen, bezw. tibialen Rand, sondern durch den ulnaren, bezw. fibularen ziehen müsste. GEGENBAUR giebt nun zu, dass diese Annahme einen »größeren Grad von Wahrscheinlichkeit« für sich habe und findet eine Stütze dafür in dem Verhalten des Intermedium der Amphibien, welches sich enger an die Ulna und die Fibula, als an den Radius und die Tibia anschließt. Er modificirt also sein früheres Schema und zieht jetzt den Hauptstrahl durch die ulnare, bezw. fibulare Knochenreihe. — Ferner lässt GEGENBAUR jetzt die Ansicht fallen, dass die Zahl der Seitenradien bei den höheren Wirbelthieren auf vier beschränkt sei und setzt an die Stelle des früheren Ausdrucks »tetractinote Form des Archipterygiums« den Ausdruck »oligaetinote« Form. Sollte es sich zeigen, dass das einfache Centrale carpi einen primitiven Zustand vorstelle, so würde, meint GEGENBAUR, daraus die Auffassung abzuleiten sein, dass innerhalb des Archipterygiums ein getheilter Strahl bestanden habe, was völlig in den Rahmen des Archipterygiums passe. — Endlich giebt GEGENBAUR in dieser Arbeit zum ersten Mal das bekannte Schema der Ableitung des Skelets des biserialen Archipterygiums vom Kiemenskelet, das dann in mehrere Lehrbücher übergegangen ist. Die Lage der hinteren Extremität erklärt er aus einer Wanderung eines zu einer Extremität sich umwandelnden Kiemenbogens. Neue Beweise oder überhaupt Beweise für die ursprüngliche Kiemenbogennatur der Extremitäten werden nicht beigebracht.

Mit dieser Arbeit hatte die Archipterygiumtheorie ihre endgültige Ausgestaltung erfahren.

In den folgenden Jahren war GEGENBAUR bestrebt, seine Theorie gegen die zahlreichen Angriffe, die von vergleichend-anatomischer und namentlich von entwicklungsgeschichtlicher Seite kamen, zu verteidigen. Es geschah dies zuerst in den Bemerkungen »zur Gliedmaßenfrage«, die GEGENBAUR an die Untersuchungen v. DAVIDOFF's anknüpfte⁵¹. Die Kritik richtete sich gegen THACHER und MIVART. Hier ließ er diesen Autoren noch einiges Recht widerfahren, indem er ihre Hypothese als »einen gewiss nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisenden Versuch der Lösung eines wichtigen Problems« bezeichnete. Wie wir sehen werden, hat er später ganz anders davon gesprochen.

GEGENBAUR meint, THACHER hätte nicht von den Stören ausgehen sollen, denn so viel sei »sicher, dass sie spätere Formen repräsentiren, als die Selachier, mit denen sie durch Vieles verknüpft sind«. Da das Flossenskelet der Holocephalen, Selachier und Dipnoer auf das Archipterygium zurückgeführt werden könne, und da ferner das Archipterygium vom Kiemenskelet abzuleiten sei, so habe, sagt GEGENBAUR, »die Entstehung der Gliedmaße damit einen Ausgang gewonnen und es wurden für die Vergleichung positive Anhaltspunkte erbracht. Solche bestehen nun für die THACHER-MIVART'sche Hypothese nicht. Das muss betont werden. Es besteht keine Einrichtung, welche den Gliedmaßen in jener Annahme homolog wäre. Das, was jene Autoren in dieser Beziehung beibringen, das Skelet der medianen Flosse, gehört doch wahrlich nicht hierher und hat höchstens den Werth analoger Einrichtungen. Die in den realen Befunden vorhandene Lücke wird nun von jenen Autoren durch die Annahme, dass der Befund bei *Polyodon* den niedersten vorstelle und durch die fernere Annahme, dass solche einzelne Knorpelstäbchen, in der Seitenfalte entstanden, sich zu einem Gliedmaßenskelet zusammengeschoben hätten, auszufüllen versucht. Und darin liegt eine wesentliche Differenz unserer Hypothesen. Ich beziehe die Verhältnisse der Gliedmaßenskelete auf etwas Bekanntes, Erwiesenes, jene beziehen das Gliedmaßenskelet auf etwas Unbekanntes, Unerwiesenes, das sie erst postuliren«. Später heißt es noch einmal: »Es wird also daran festzuhalten sein, dass nichts Thatsächliches besteht, womit das Skelet der Hinterextremität von *Polyodon* verglichen werden könnte«.

Es ist nicht ohne Interesse, diese Einwände etwas genauer zu prüfen. Ich will dabei von der oft behaupteten, aber nie bewiesenen,

Annahme, dass die Selachier ursprünglichere Formen repräsentiren als die Störe, ganz absehen. GEGENBAUR meint, seine Theorie habe durch die Zurückführung des Flossenskelets der Holocephalen, Selachier und Dipnoer auf das biserial Archipterygium und durch die Ableitung dieses Archipterygiums vom Kiemenskelete, »positive Anhaltspunkte« gewonnen. Nun ist aber die Ableitung des Flossenskeletes der Holocephalen und Selachier vom biserialen Archipterygium eine durchaus hypothetische; sie gründet sich selbst wieder auf die ganz unbewiesene Annahme, dass die Brustflossen das ursprüngliche Verhalten reiner bewahrt haben, als die Bauchflossen. Die Ableitung des Archipterygiums vom Kiemenskelet aber ist nichts als eine Vermuthung, sie ist als solche auch ursprünglich bezeichnet worden, sie ist aber im Laufe der Zeit, ohne dass irgend welche Thatsachen zu ihrer Begründung hätten vorgebracht werden können, allmählich zum Rang einer Hypothese erhoben worden und aus der Hypothese ist schließlich eine »Theorie« geworden. Hypothesen und Vermuthungen können aber nie den Werth von »positiven Anhaltspunkten« besitzen.

GEGENBAUR meint weiter, solche »positive Anhaltspunkte« beständen für die THACHER-MIVART'sche Hypothese nicht. Das müsse betont werden. Nun bestehen allerdings »solche« Anhaltspunkte nicht, wohl aber andere, viel bessere und sicherere. Sie liegen in der Ähnlichkeit des Baues der paarigen und unpaarigen Flossen, die so groß ist, dass, wie schon erwähnt, ein Schüler GEGENBAUR's, v. DAVIDOFF, sich zu der Bemerkung veranlasst sah, dass es »wenig Körpertheile gebe, welche äußerlich einander so ähnlich wären, als die Radien der paarigen und unpaaren Flossen«. Diese Ähnlichkeit ist also thatsächlich vorhanden und es bedarf nicht erst einer Hypothese, um sie plausibel zu machen. Die Ähnlichkeit zwischen einem Archipterygium und dem Kiemenskelete ist dagegen eine postulierte, sie ist in den thatsächlichen Verhältnissen nicht gegeben und bedarf erst einer Hypothese zu ihrer Stütze. Sie ist nicht größer, als die Ähnlichkeit zwischen den Extremitäten und den Rippen, die OKEN zu der Behauptung verleitete, dass die Extremitäten »nichts Anderes als frei gewordene Rippen vorstellen«⁸².

Weiter sagt GEGENBAUR, es bestehe »keine Einrichtung, welche den Gliedmaßen in jener Annahme (THACHER-MIVART's) homolog wäre«. Wenn ich den Satz richtig verstehe, so wird hier der Ausdruck Homologie im Sinn einer Homologie der Reihe, einer serialen Homologie oder, wie GEGENBAUR sonst sagt, einer Homodynamie gebraucht.

Eine solche Homologie besteht nun freilich zwischen den paarigen und unpaarigen Flossen nicht; das haben aber auch weder THACHER, noch MIVART, noch irgend sonst Jemand behauptet. Es ist aber auch gar kein Grund ausfindig zu machen, wesshalb sich die paarigen Flossen von serial homologen Organen entwickelt haben müssten.

»Während ich,« schreibt GEGENBAUR, »nur Eine Hypothese nöthig habe, um die Genese der Gliedmaße zu verstehen, eben die Ableitung von den Kiemen, bedarf die MIVART-THACHER'sche Annahme deren zwei, einmal des Zusammentretens von Knorpelstäbchen und zweitens der Genese solcher Stäbchen als metamerer Gebilde in der Seitenfalte.« Es beruht dies auf einer argen Selbsttäuschung; denn es hat kaum jemals eine »Theorie« gegeben, die so vieler Hypothesen und Hilfshypothesen zu ihrer Stütze bedurfte, als die Theorie GEGENBAUR's.

Zum Schlusse folgt noch eine Besprechung der von BALFOUR beschriebenen Seitenfalte. GEGENBAUR erblickt in der Existenz dieser Falte einen Beweis für die Richtigkeit seiner Annahme einer stattgehabten Wanderung der Extremitäten. Die Falte gebe den Weg an, den die Extremitäten, in erster Linie die hintere, während der Phylogenese zurückgelegt haben. Auch hier baut GEGENBAUR Hypothese auf Hypothese: den Anfang macht die Annahme, dass die Extremitäten aus Kiemenbogen entstanden seien; dann folgt die Annahme, dass sie ihren Ursprungsort verlassen haben und verschieden weit nach hinten gewandert seien; und die dritte Annahme sagt aus, dass die Seitenfalte als letzte Spur dieser Wanderung zurückgeblieben sei. Nachdem ich im Jahre 1892 gezeigt hatte, dass eine kontinuierliche Seitenfalte im Sinne BALFOUR's nicht existirt, hätte GEGENBAUR folgerichtig sagen müssen, die Unterbrechung der Falte zeige die Stelle an, an welcher die hintere Extremität auf ihrer Wanderung einen Sprung gemacht habe.

In den Jahren 1880 und 1888 veröffentlichte GEGENBAUR zwei kleine Abhandlungen, welche die Frage zum Gegenstande hatten, ob die Polydactylie als eine atavistische Erscheinung aufzufassen sei. Ich nehme keine Veranlassung, auf sie näher einzugehen⁵³.

Sehr ausführlich muss ich dagegen über die letzte Arbeit GEGENBAUR's, welche die Archipterygiumtheorie zum Gegenstand hat, berichten. Sie erschien im Jahre 1895 und führt den Titel »Das Flossenskelet der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische«⁵⁴.

Im Jahre 1873 hatte GEGENBAUR die Vermuthung ausgesprochen, dass das Brustflossenskelet von *Polypterus* vielleicht von einem gefiederten Archipterygium abgeleitet werden könnte; jedoch sei einer

solchen Deutung der Bau der Bauchflosse von *Polypterus* nicht günstig, und er halte daher lieber bis auf Weiteres an der Ableitung vom einzeiligen Archipterygium fest. In der vorliegenden Arbeit versucht er nun, das Brustflossenskelet der Crossopterygier (*Polypterus* und *Calamoichthys*) auf das biserialle Archipterygium zurückzuführen. Er geht dabei von dem Flossenbau der fossilen Coelacanthinen, namentlich von *Undina* aus, von dem uns allerdings nur das Dermal skelet erhalten ist. Schon der letztere Umstand allein lässt die Ableitung höchst problematisch erscheinen. Wie ein Blick auf das Skelet einer *Undina* lehrt⁵⁵, ist vom inneren Skelete der Brustflossen nichts, von dem der Bauchflossen und der unpaarigen Flossen nur wenig erhalten. Diese wenigen Reste sind aber bei der Bauchflosse fast genau eben so beschaffen, wie bei der After- und der zweiten Rückenflosse. Die bogenförmige Anordnung der Flossenstrahlen des Dermal skeletes, von welcher GEGENBAUR ausgeht und auf welche er die Ableitung vom biserialen Archipterygium stützt, ist bei der Bauchflosse, der zweiten Rückenflosse und der Afterflosse genau dieselbe, wie bei der Brustflosse. Mit demselben Rechte, mit dem GEGENBAUR das Brustflossenskelet auf das biserialle Archipterygium zurückführt, könnte dies daher auch für die Bauchflosse und die genannten unpaarigen Flossen geschehen.

Die Abhandlung bringt sodann eine längere Auseinandersetzung über »die Ontogenese und die Phylogenese der Brustflossen der Selachier«. Zuerst werden die ontogenetischen Befunde in sehr summarischer, ungeordneter und ungenauer Weise besprochen. Dabei werden meine Beobachtungen so dargestellt, dass Jeder, der nicht genau mit dem Gegenstande vertraut ist, den Eindruck bekommen muss, ich hätte mir einen groben Beobachtungsfehler zu Schulden kommen lassen, der dann von MOLLIER korrigiert worden sei. Dies ist nun durchaus nicht der Fall. Ich hatte gesagt: »Die Anlage des Flossenskeletes besteht bei *Torpedo*-Embryonen von 21 und 24 mm Länge aus dem in der Wurzel der Flosse gelegenen Basipterygium und den diesem lateral ansitzenden Radien« (l. c. p. 127); weiter hatte ich gesagt, dass Schnittserien durch *Pristiurus*-Embryonen ganz dasselbe lehren. Nun hat MOLLIER einen noch etwas jüngeren *Torpedo*-Embryo untersucht, bei dem von den Anlagen der Radien noch nichts zu sehen war und das Flossenskelet bloß aus dem Basipterygium bestand. Er fügt seiner Angabe die Bemerkung bei: »Es handelt sich hier wohl nur um einen günstigen Zufall, der mir eine Horizontalschnittserie dieses ersten Stadiums bei beiden paarigen Flossen in die

Hände spielte, denn nur an einer solchen ist das Verhältnis sicher und leicht zu konstatiren« (l. c. p. 151). In dem nächsten, von MOLLIER untersuchten Stadium war die Anlage des Flossenskeletes genau so beschaffen, wie ich sie beschrieben hatte. MOLLIER's Beobachtungen bilden also eine wichtige und interessante Ergänzung meiner Beobachtungen, keineswegs aber eine Widerlegung. Auch habe ich nie und nirgends, wie es bei GEGENBAUR heißt, gesagt, dass »der Sonderungsvorgang der Radien von der Peripherie beginne«, sondern ich habe gesagt, dass die jüngste, von mir beobachtete Skeletanlage aus einer Differenzirung desjenigen Mesodermgewebes hervorgehe, welches »den Raum zwischen dorsalem und ventralem Knospenfächer füllt«. An der Richtigkeit dieser Beobachtung hat Niemand gezweifelt.

GEGENBAUR bezeichnet die Angabe MOLLIER's, dass sich zuerst das ungegliederte Basipterygium differenzire, als »die wichtigste Angabe« seiner ganzen Abhandlung. Sie ist nach seiner Meinung ein Beweis dafür, dass das Flossenskelet keinen metamerischen Bau besitze. Dass das Basipterygium eine Metamerie erkennen lasse, habe ich nicht nur nie behauptet, sondern sogar ausdrücklich bestritten, indem ich einer nicht ganz klaren Angabe DOHRN's gegenüber betont habe, dass »schon zur Zeit der ersten Differenzirung des Skeletes an der Flossenbasis ein einheitlicher Knorpel existirt« (p. 129). Andererseits kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen und wird auch durch keinerlei Raisonement aus der Welt geschafft, dass die Radien metamerische Theile des Flossenskeletes sind und dass sie als solche ihren Ursprung nehmen. Ich habe gezeigt, dass jeder Radius zwischen einer dorsalen und einer ventralen Muskelknospe entsteht, und da nun andererseits die Muskelknospen, wie zuerst DOHRN gefunden hat, zu zweien aus den Myotomen hervorwachsen, so kann an ihrer metamerischen Entstehung und Anordnung kein Zweifel bestehen. Daher sind auch die Zahlenverhältnisse zwischen den Urwirbeln, welche sich an dem Aufbau der Flossenmuskulatur beteiligen, und den Radien, die zwischen den Streck- und Beugeknospen entstehen, von der größten principiellen Bedeutung. Ob dabei die Formel, welche ich für die Rajiden (aber nur für diese) aufstellen zu können glaubte, ganz genau zutrifft, oder ob die Formel MOLLIER's oder irgend eine andere besser ist, ist im Principe ganz gleichgültig.

Warum das Basipterygium nicht segmentirt ist, wissen wir nicht. Vielleicht hängt dies damit zusammen, dass, wie MOLLIER gefunden

hat, die Streck- und Beugeknospen an der Flossenbasis durch Anastomosen mit einander in Verbindung treten. Diese Anastomosen, deren Vorkommen ich bestätigen kann, hatte ich ursprünglich übersehen und BRAUS war auf dem Anatomenkongress in Bonn so lebenswürdig, mir dies als einen »Beobachtungsfehler« zu vermerken. Mit dem gleichen Rechte könnte man es z. B. einen »Beobachtungsfehler« nennen, dass FLEMMING bei seinen ersten Arbeiten über Zelltheilung das Polfeld übersehen hat. Man müsste also einen Gegenstand vollständig und nach allen Richtungen erschöpfen, um sich nicht des Vorwurfs eines Beobachtungsfehlers auszusetzen. Ich erwähne dies nur, um zu zeigen, wie freundlich meine Beobachtungen, die ja in der That recht unbequem sind, von GEGENBAUR und seinen Schülern beurtheilt werden. Es wird dies auch in der Zukunft zu beachten sein.

GEGENBAUR schließt seine Übersicht der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen mit den Worten: »Was hat nun die Ontogenese, nachdem jene Entstehung der Radian von der Peripherie her (welche, nebenbei bemerkt, weder BALFOUR noch ich behauptet hatten) und ihre Betheiligung am Aufbau des BALFOUR'schen Basipterygiums und des Schultergürtels sich als irrthümlich herausstellte, für das Flossenskelet erwiesen? Doch nichts Anderes, als dass die indifferenten Anlagen der später diskreten Skelettheile mit einander zusammenhängen und dass sie aus dem ersten Sonderungszustande in allem Wesentlichen bereits so hervorgehen, wie sie im ausgebildeten erscheinen. Das Flossenskelet geht von einer einzigen Stelle aus, jener, welche die Verbindung mit dem Schultergürtel bezeichnet.« — Dieser Darstellung gegenüber ist Zweierlei zu bemerken: Erstens hat die Entwicklungsgeschichte gelehrt, dass die Nerven, Muskeln und Radian der Flossen als metamerische Gebilde entstehen, und sie hat dadurch der Ableitung des Gliedmaßenskeletes von dem Skelete der Kiemenbogen jeden Boden entzogen; zweitens aber ist es nicht richtig, dass die Entwicklung des Flossenskeletes »von einer einzigen Stelle« ausgeht, nämlich von »jener, welche die Verbindung mit dem Schultergürtel bezeichnet«. In dem jüngsten Stadium der Entwicklung des Flossenskeletes, das bisher beobachtet wurde, erstreckte sich die Anlage des Basipterygiums über die ganze Flossenbasis, beschränkte sich also nicht auf jene Stelle, an der sich die Flosse mit dem Schultergürtel verbindet.

GEGENBAUR giebt nun eine sehr merkwürdige »Erklärung« der entwicklungsgeschichtlichen Erscheinungen. Er wendet sich zunächst mit großer Heftigkeit dagegen, dass man eine Hautfalte als Flosse

bezeichne, ja, er hält es sogar für unrichtig, eine Hautfalte als einen »Vorläufer« einer Flosse anzusehen. Auf p. 136 heißt es: »Ob es Jemand einfallen wird, eine Hautfalte für einen Vorläufer der Flosse anzusehen, derart, dass die ganze Flosse einmal eine bloße Hautfalte war, weiß ich nicht, halte es aber bei dem Stande der Dinge nicht für ausgeschlossen, zumal man ja die unpaaren Flossen als aus Hautfalten entstanden betrachtet.«

Ich denke, darüber kann man getheilter Meinung sein. Wenn man das Skelet für ein wesentliches Attribut einer Flosse hält und sich überhaupt für den Begriff Flosse eine rein anatomische Definition zurechtlegt, so wird man allerdings Hautsäume, wie sie die jungen Fische oder die Salamanderlarven oder Kaulquappen besitzen, nicht Flossen nennen dürfen; wenn man aber den Begriff Flosse etwas weiter fasst und auch auf die funktionelle Bedeutung solcher Hautsäume Bedacht nimmt, so wird man sie wohl als Flossensäume oder als Hautflossen bezeichnen dürfen. Ich will übrigens, da bekanntlich die Welt alt geworden ist und die Sprache der Natur nicht mehr versteht und da es nach GEGENBAUR heute wohl kaum einen Embryologen mehr giebt, sondern nur mehr »Embryographen«, einen Mann für mich sprechen lassen, dessen Urtheil GEGENBAUR — wenigstens in früheren Jahren⁸⁶ — stets gelten ließ. C. E. v. BAER sagt auf p. 313 des zweiten Bandes seines Hauptwerkes: »Für die unpaarigen Flossen zeigt sich zuerst eine zusammenhängende Hautflosse, die vom Rücken anfängt, um den ganzen Schwanz herumläuft und unter dem Bauche endet. Diese zusammenhängende Hautflosse scheint für sehr verschiedene Fische . . . ganz gleich, so lange keine Flossenstrahlen da sind, doch muss sie für solche Fische, deren Rückenflosse sich bis gegen den Kopf erstreckt, auch wohl bis dahin gehen. Später theilt sie sich in so viele Abtheilungen, als der Fisch bleibende unpaarige Flossen erhalten soll. Die bleibenden Flossentheile erhalten während der Sonderung Strahlen, die Zwischen-theile verschwinden gänzlich.«

Für GEGENBAUR ist das Skelet das Primäre, der phylogenetisch älteste Theil der Flosse. Dieses Skelet leite sich, wie gesagt, vom Kiemenskelet ab. Es wandere allmählich nach hinten und werde dabei »muskularisirt«. Mit den Muskeln kommen auch Nerven in die Flosse. So erkläre sich die Bildung der Muskelknospen und die Innervation der Flossen von Seiten der Spinalnerven. — Nun stehen allerdings die Thatsachen diesem Erklärungsversuch direkt im Wege. Diese lehren, dass zuerst — und zwar lange vor der Bildung des

Skeletes — aus den Myotomen die Muskelknospen in die Flossenanlagen hineinwachsen, dass sie sich dann in Streck- und Beugeknospen theilen und dass erst, nachdem diese Theilung erfolgt ist, das Skelet in die Erscheinung tritt. Die Art und Weise, wie dieses entsteht, rechtfertigt den Satz, dass die Muskulatur sich das Skelet aufbaue⁸⁷. Einer solchen Argumentation tritt freilich GEGENBAUR mit der Bemerkung entgegen, die Muskelknospen seien noch keine Muskeln, sie seien nur die »Anlagen« von solchen. Dies ist allerdings richtig und ist auch nie bestritten worden. Aber wenn wir in der Entwicklungsgeschichte den »Anlagen« der Organe keine Bedeutung beimessen sollen, dann müssen wir auch ein für alle Mal darauf verzichten, aus der Entwicklungsgeschichte irgend eine Belehrung über den Ursprung der Organe zu schöpfen.

GEGENBAUR macht, um seinen Erklärungsversuch zu rechtfertigen, den denkbar freiesten Gebrauch von dem willfährigen und stets willkommenen Begriff der Cänogenese. Wenn ich seine, nicht immer klaren Auseinandersetzungen recht verstehe, hält er mit einziger Ausnahme der einheitlichen Anlage des Basipterygiums alle Erscheinungen in der Entwicklung der Flossen für cänogenetisch. Unter diesen Umständen wird man sich auch nicht wundern können, am Schlusse seiner Erörterungen die merkwürdigen Sätze zu lesen: »Die Erklärung des ontogenetischen Processes vom cänogenetischen Gesichtspunkte lässt keinen Theil im Dunklen. Sie bedarf auch keiner vagen Hypothesen, wie sie die andere Auffassung von Anfang bis zu Ende nöthig hat, ohne dass auch nur eine begründbar wäre« (l. c. p. 141). Da ich mich über derartige »Erklärungsversuche« schon im allgemeinen Theile meiner Arbeit über den »Bau und die Entwicklung der Linse« geäußert habe, brauche ich hier nicht näher darauf einzugehen.

Das folgende Kapitel der GEGENBAUR'schen Abhandlung befasst sich wieder mit der Zurückführung der Hauptformen des Flossenskeletes auf das Archipterygium. Neues wird hier nicht gebracht. — In dem Schlusskapitel wird u. A. der Bauchflosse der Selachier, der ursprünglich so große Bedeutung beigemessen wurde, gedacht und die Vermuthung ausgesprochen, dass das Fehlen medialer Radien mit der Entstehung des »Mixipterygiums« in »causalem Zusammenhange« stehe. Jedenfalls sei »durch das Mixipterygium eine distale Veränderung des Flossenskeletes konstatirbar.« So richtig dieser Satz ist, der übrigens nichts Neues sagt, so unrichtig ist die daraus gezogene Schlussfolgerung, dass bei der Prüfung der Frage nach dem

Verhalten der Hintergliedmaße zur vorderen die Selachier aus dem Vordergrund zu treten haben, weil bei den Männchen ein Theil der Hintergliedmaße zu einem Kopulationsorgan umgewandelt ist. »Das Verhalten der Weibchen dagegen ins Feld zu führen«, sei ganz unstatthaft. Mit demselben Rechte könnte man sagen: weil die complementären Männchen der Cirrhipeden stark rück- und umgebildete Geschöpfe sind, dürfe die Organisation der Weibchen »nicht zum Ausgangspunkt« für eine Vergleichung der Cirrhipeden mit den anderen Crustaceen gemacht werden. GEGENBAUR geht aber noch weiter; er sagt, der »Verlust des Mixipterygiums« bei den Ganoiden und Teleostiern gehe mit einer bedeutenden Reduktion der Hintergliedmaßen einher. Was man »verloren« hat, muss man aber wohl einmal »besessen« haben; nun hat aber GEGENBAUR vergessen, zu beweisen, dass die Ganoiden von selachierähnlichen Vorfahren abstammen und dass diese Vorfahren schon ein Mixipterygium besessen haben. Eine Behauptung, noch so oft wiederholt, wird noch immer zu keinem Beweise; und so baut auch hier GEGENBAUR Hypothese auf Hypothese.

Bemerkenswerth ist, dass MIVART und THACHER in dieser Abhandlung nur mehr in einer Anmerkung (p. 129) abgethan werden, welche lautet: »Was THACHER davon (von der Seitenfaltentheorie) brachte, ist weit von jeder ‚Theorie‘ entfernt und ist vielmehr reine Spekulation, die man eher einen Einfall nennen könnte.« Als ob die Ableitung des Extremitätenskeletes von dem Skelet der Kiemenbogen sich jemals über den Werth eines »Einfalles« erhoben hätte!

Den Schluss bilden heftige Ausfälle gegen die bösen Embryologen. Die teleologische Auffassung der Organbildung, »die alte, auf metaphysischer Grundlage erwachsene Teleologie, der zufolge das Organ entsteht, um später eine bestimmte Leistung zu übernehmen, ist in der modernen ‚Embryologie‘ in jener Auffassung der Ontogenie wiedergekehrt und scheint sie fast völlig zu beherrschen«. Man beachte wohl, dass sogar das Wort Embryologie hier nur mehr unter Gänsefüßchen erscheint. Eine Wissenschaft dieses Namens giebt es also wohl für GEGENBAUR nicht mehr!

Es fällt mir nicht ein, in Abrede zu stellen, dass es Embryologen giebt, die sich bei ihren Arbeiten von teleologischen Gesichtspunkten leiten lassen; aber gerade die Arbeiten, welche sich mit der Entwicklung der Flossen beschäftigten, sind von dieser Auffassung durchaus frei. Und, was speciell mich betrifft, so habe ich mich erst kürzlich wiederholt so energisch gegen diese Richtung in der

Embryologie ausgesprochen, dass ich es nicht nöthig habe, mich einem solchen Vorwurf gegenüber zu rechtfertigen⁸⁵.

Die Entwicklungsgeschichte wird ihren Weg gehen, unbekümmert darum, ob ihre Lehren der zünftigen Weisheit einer Schule konveniren oder nicht. Ihre Vergangenheit ist Bürge für ihre Zukunft.

Prag, 12. Juli 1901.

Anmerkungen.

¹ Es wurden von mir in Bonn Präparate von *Torpedo ocellata* demonstriert, welche zeigen, dass von den frühesten Stadien an zwischen den Anlagen der Radien und der Muskeln »Concordanz« und nicht »Discrepanz« besteht. BRAUS meinte nun, für *Torpedo* leugne er die »Concordanz« nicht, wohl aber für *Spinax* —! Vielleicht hält er es auch für möglich, dass das Nervensystem bei *Torpedo* aus dem Ektoderm, bei *Spinax* aus dem Entoderm entstehe?

² HERMANN BRAUS, Die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-Flosse. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmaße bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. Aus: SEMON, Zoologische Forschungsreisen. I. Jen. Denkschr. IV. 1900. p. 267.

³ CARL RABL, Theorie des Mesoderms. Forts. Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1893. (1. Heft, ausgeg. am 18. Okt. 1892.)

⁴ Der Erste, der den Gedanken aussprach, dass die paarigen Extremitäten sich aus kontinuierlichen seitlichen Flossen entwickelt haben, war F. M. BALFOUR. Das betreffende Heft des Journal of Anatomy and Physiology, Vol. XI. erschien im Oktober 1876. BALFOUR beschreibt zunächst die erste Entwicklung der Se-lachierflosse und sagt dann (p. 133): »The facts can only bear one interpretation, viz.: that the limbs are the remnants of continuous lateral fins« (vgl. A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878, p. 102). Im Jahre 1877 erschien dann in den Transactions of the Connecticut Academy, Vol. III, die wichtige Arbeit JAMES K. THACHER's, Median and paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs. In demselben Jahre und derselben Zeitschrift, Vol. IV, gewissermaßen als eine Fortsetzung und Ergänzung dieser Arbeit, erschien: J. K. THACHER, Ventral Fins of Ganoids. MIVART kam unabhängig von THACHER auf wesentlich dem gleichen Wege zu denselben Gedanken. Vgl. ST. GEORG MIVART, Notes on the Fins of Elasmobranchs, with Considerations on the Nature and Homologues of Vertebrate Limbs. Transactions of the Zoological Society of London. Vol. X. 1879. — Die Seitenfaltentheorie wurde alsbald von GEGENBAUR und seinen Schülern aufs heftigste bekämpft. Der Erste, der dagegen auftrat, war v. DAVIDOFF (Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. Morph. Jahrb. V. Bd., 1879, p. 450—520). Er sagt: »Die wichtigste Instanz, welche man gegen dieselbe erheben kann, besteht in der von uns, vermöge der Befunde des Nervensystems . . . nachgewiesenen Wanderung der hinteren Gliedmaße.« v. DAVIDOFF fällt hier in denselben Fehler, der auch in den meisten anderen Arbeiten der GEGENBAUR'schen Schule über diesen Gegenstand wiederkehrt; er verwechselt einen Zustand mit einem Vorgang. Darüber, dass man unter Wanderung

einen Vorgang, eine Ortsveränderung, und nicht einen Zustand versteht, kann doch wohl kein Zweifel bestehen. Einen Vorgang kann man nun entweder direkt beobachten oder aus einer Reihe von Zuständen erschließen; natürlich müssen aber diese Zustände an einer und derselben Species zur Beobachtung kommen. So hat z. B. ROSENBERG mit Recht auf eine Wanderung des Beckens beim Menschen geschlossen. Wenn aber v. DAVIDOFF findet, dass bei *Acanthias* die Bauchflosse an einer anderen Stelle sitzt als bei *Galeus* oder *Chimaera*, so hat er kein Recht, auf eine Wanderung der Bauchflosse von *Acanthias* zu schließen. v. DAVIDOFF glaubt sich dabei auf das Vorhandensein des von ihm sogenannten Nervus collector stützen zu dürfen. Nun hat aber PAUL MAYER (Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel, VI. Bd., 1886, ausgeg. 25. August 1885, p. 217—285) gefunden, dass die Innervation der unpaarigen Flossen wesentlich dieselbe ist, wie die der paarigen, und dass sich die Übereinstimmung auch auf die Bildung von Nervi collectores bezieht. Solche finden sich sowohl in der Basis der dorsalen, als der ventralen unpaarigen Flossen und können daher unmöglich als ein Zeichen einer stattgehabten Wanderung der Flossen angesehen werden. Übrigens sind solche Nerven gar nicht einmal ausschließlich auf die Flossen beschränkt (vgl. p. 236), sondern stellen Anastomosenketten vor, wie sie auch anderwärts zu finden sind.

Sehr merkwürdig ist, wie v. DAVIDOFF zu einer Zeit, zu der weder über die erste Entstehung der Radien der paarigen, noch der unpaarigen Flossen etwas Genaueres bekannt war, schreiben konnte: »Es giebt wohl wenig Körperteile, welche äußerlich einander so ähnlich wären, als die Radien der unpaaren und paarigen Flossen, und welche genetisch so heterogene Gebilde darstellen. Während wir in den Radien der paarigen Gliedmaßen jedenfalls keine metameren Bildungen vor uns haben, sind diejenigen der unpaaren unzweifelhaft Abgliederungen der oberen sowohl, als unteren Dornfortsätze«. Dass letztere Angabe, die v. DAVIDOFF auf eigene Untersuchungen an *Acanthias*- und *Scyllium*-Embryonen gründen zu können glaubt, deren genaue Mittheilung er uns aber leider vorenthält, unrichtig ist, haben PAUL MAYER's sorgfältige Untersuchungen ganz unzweifelhaft dargethan.

⁵ Diese Frage wurde zuerst von MIVART aufgeworfen. Am Ende seiner Arbeit schreibt er: »I do not at all understand, why the lateral fold should not sometimes have resulted in the formation of more than four limbs in Fishes.« Einen Versuch, diese Frage zu beantworten, hat MIVART nicht gemacht. v. DAVIDOFF schreibt nun: Es »ist nach dieser Theorie (was MIVART auch gesteht) befremdend, wesshalb z. B. bei den niedersten, mit paarigen Gliedmaßen versehenen Vertebraten keine Spuren eines dritten Paares dieser Gliedmaßen zu finden sind. Wenn die Vierzahl der letzteren bei den Landbewohnern durch statische Momente motivirt ist, so ist das Fehlen jedwedes Rudimentes eines dritten Paares bei den Fischen überaus eigenthümlich« (l. c. p. 312). Meiner Ansicht nach hätte v. DAVIDOFF besser daran gethan, an dieser Frage nicht zu rühren, zum mindesten hätte er uns zuvor mittheilen müssen, wesshalb — wenn die Theorie GEGENBAUR's richtig ist — sich immer nur zwei Kiemenbögen zu Extremitäten umgebildet haben und warum nicht auch einmal drei oder vier auf die Wanderschaft gegangen sind. GEGENBAUR selbst ist dieser Frage immer vorsichtig ausgewichen und hat sie nie auch nur mit einem Worte gestreift. Eigenthümlicherweise ist aber auch in keiner Arbeit eines Anhängers der Seitenfaltentheorie davon mehr die Rede.

⁶ u. ⁷ l. s. c.

⁸ Davon findet man bei MIVART und namentlich bei THACHER sehr genaue Beschreibungen und Abbildungen. — Einen ganz eigenartigen Bau zeigen die beiden Rückenflossen von *Raja laevis*; er erinnert, wie THACHER sagt, in hohem Grade an den Bau eines biserialen Archipterygiums. Bei einer anderen, nicht näher bestimmten *Raja*-Art zeigten die Rückenflossen den Bau eines uniserialen Archipterygiums und THACHER theilt mit, dass ihn diese Beobachtung veranlasste, den Bau der unpaarigen Flossen genauer zu studiren; er hoffte, Beweise für die Archipterygiumtheorie zu finden, kam aber zu einer ganz anderen Auffassung (l. c. p. 301—302). — Dass eine unpaarige Flosse unter Umständen eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Archipterygium erwerben kann, hat schon FRITSCH in seiner Monographie über die Fauna der Gaskohle gezeigt (ANT. FRITSCH, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, II. Bd., 1889 u. III. Bd. 1895). Ich habe darauf schon in meiner Theorie des Mesoderms hingewiesen und auf p. 139, l. c., nach FRITSCH Bilder einer Brustflosse, einer Bauchflosse und der ersten »Steuerflosse« (Afterflosse) von *Xenacanthus Decheni* Goldf. neben einander gestellt.

⁹ Ich habe folgende Formen untersucht: *Ceratodus Forsteri*, *Protopterus annectens*, *Chimaera monstrosa*, *Heptanchus cinereus*, *Cestracion Philippi*, *Scyllium stellare*, *Acanthias vulgaris*, *Pristiurus melanostomus*, *Mustelus vulgaris*, *Rhina squatina*, *Raja clavata*, *Torpedo marmorata*, *Polyodon folium*, *Acipenser ruthenus*, *Acipenser sturio*, *Scaphirhynchus platyrhynchus*, *Polypterus bichir* und *Calamoichthys calabaricus*. Die Skelete von *Scaphirhynchus* und *Calamoichthys* ließ Herr Hofrath STEINDACHNER, Direktor des naturhistorischen Hofmuseums in Wien, für mich präpariren, wofür ich ihm zu großem Danke verpflichtet bin. Von den übrigen Formen besitzt die Sammlung des deutschen anatomischen Institutes in Prag ausgezeichnet präparirte, in Spiritus aufbewahrte Skelete aus der Naturalienhandlung von V. FRITSCH in Prag.

¹⁰ ANTON SCHNEIDER, Über die Flossen der *Dipnoi* und die Systematik von *Lepidosiren* und *Protopterus*. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886. p. 521—524.

¹¹ Ich verweise in dieser Beziehung auf: RICHARD SEMON, Die Entwicklung der paarigen Flossen des *Ceratodus Forsteri*. Aus d. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Jen. Denkschr. IV. 1898 und Ders., Weitere Beiträge zur Physiologie der Dipnoerflossen, auf Grund neuer, von Mr. ARTHUR THOMSON an gefangenen Exemplaren von *Ceratodus* angestellten Beobachtungen. Zool. Anz. XXII. Bd. 1899. p. 294—300. Ferner: BRAUS, Die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-Flosse. Jen. Denkschr. IV. 1900. BRAUS bezeichnet den dorsalen Rand der Brust- und den ventralen der Bauchflosse als »präaxialen«, den ventralen Rand der Brust- und den dorsalen der Bauchflosse als »postaxialen«. Um diese Bezeichnungen zu rechtfertigen, muss man die Flossen vorher verrenken.

¹² WILH. PETERS, Über einen, dem *Lepidosiren annectens* verwandten Fisch vom Quellimane. MÜLLER's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1845.

¹³ Meine Auffassung der Stüpflossen und der paarigen Flossen der Chondrosteiden überhaupt unterscheidet sich principiell von derjenigen GEGENBAUR's (vgl. namentlich dessen Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. II. Heft. Schultergürtel der Wirbelthiere und Brustflosse der Fische. Leipzig 1865) und stützt sich auf die Entwicklungsgeschichte, die uns durch die Untersuchungen MOLLIER's (Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. III. Die Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Wiesbaden 1897) bekannt geworden ist. Nach MOLLIER wachsen in die erste, aus einem Mesodermwulst und

einer Ektodermfalte bestehende Flossenanlage von fünf Myotomen Fortsätze hinein; jeder Fortsatz schwillt in der Flossenbasis zu einer »Primärknospe« an. Aus diesen Primärknospen gehen durch »Sprossung und Abschnürung« die Sekundärknospen hervor, die in dorsale und ventrale oder in Streck- und Beugeknospen unterschieden werden. In der Brustflosse des Störs sind also nur fünf Streck- und fünf Beugeknospen vorhanden. Sodann entwickelt sich in der Flossenbasis das »primäre Basale«, von dem sich fünf kurze Strahlen in die Flosse hinein erstrecken. Jeder Strahl liegt zwischen einer Streck- und einer Beugeknospe. — Ich halte nun das »primäre Basale« MOLLIER's für die Anlage des Schultergürtels, während ich die davon ausgehenden fünf Radien mit den fünf Knorpelstäben vergleiche, welche beim entwickelten Stör direkt mit dem Schultergürtel in Verbindung treten. Wenn diese Auffassung der entwicklungs-geschichtlichen Thatsachen richtig ist, so kann das Basale metapterygii GEGENBAUR's nichts Anderes, als ein Theil des fünften Radius sein, der an seinem lateralen Rande sekundäre Radien trägt, die durch Theilung oder Knospung aus dem primären Radius entstanden sind. Diese Auffassung des fünften Radius findet auch in den Untersuchungen MOLLIER's über die weitere Entwicklung des Skeletes eine Stütze. Daraus, sowie aus dem, was über die Entwicklung des Skeletes der Brustflosse der Selachier bekannt ist (vgl. namentlich MOLLIER, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium, Wiesbaden 1893), geht zugleich hervor, dass das vermeintliche Basale metapterygii des Störs nicht dem Basale metapterygii der Selachier entsprechen kann; jenes ist ein Theil eines Radius, dieses aber geht, wie schon vor MOLLIER BALFOUR und ich gezeigt haben, aus dem Basipterygium (BALFOUR) hervor. — GEGENBAUR leitet das Flossenskelet der Ganoiden von dem der Selachier ab. Schon im Jahre 1865 (Untersuch. II. Heft) heißt es: »Die Veränderung des primären Flossenskelets von den Selachiern zu den Ganoiden, und von diesen zu den Teleostiern geschieht hauptsächlich durch Reduktion« (p. 161) und: »Bei den Ganoiden und Knochenfischen wird fast das ganze primäre Flossenskelet aus Theilen des Metapterygiums der Selachier zusammengesetzt« (p. 164). Dieselbe Auffassung wiederholt er im Jahre 1870 (Jen. Zeitschr. f. Nat., V. Bd., p. 424 u. 442). Eben so schreibt er im Jahre 1879 (Morph. Jahrb., V. Bd., p. 522): »Was nun die Störe betrifft, so ist so viel sicher, dass sie spätere Formen repräsentiren, als die Selachier.« Ausführlicher kommt er wieder im Jahre 1895 (Morph. Jahrb., XXII. Bd., p. 145) auf den Gegenstand zurück. Für ihn steht es fest, dass von den Bauchflossen der Chondrosteiden diejenige von *Scaphirhynchus* das primitivste Verhalten zeigt, und dass sich diejenige von *Polyodon* von dem primitiven Zustande am weitesten entfernt. Dazu ist zu bemerken, dass aus den, zwei Jahre später veröffentlichten Untersuchungen MOLLIER's über die Entwicklung der Bauchflosse des Störs ganz klar hervorgeht, dass die zuerst von THACHER ausgesprochene Ansicht die richtige ist.

¹⁴ Die von v. DAVIDOFF und THACHER untersuchten Flossen zeigten ein etwas anderes Verhalten. Ich bemerke, dass ich mich bei der Beschreibung durchwegs an Objekte halte, die ich selbst untersucht habe.

¹⁵ Ich kann meine Beobachtungen mit denen v. DAVIDOFF's nicht in Einklang bringen, selbst wenn ich eine weitgehende Variabilität des Verhaltens zugebe. Eine Übereinstimmung besteht nur in so fern, als wir Beide neun Radien finden. Nach v. DAVIDOFF sollen die Basalglieder aller Radien am medialen Rande der Flosse mit einander verschmelzen. Dagegen waren an fünf von mir untersuchten Bauchflossen von *Ac. ruthenus* die Basalglieder der hinteren sechs

bis sieben Radien vollständig von einander getrennt. Drei von diesen Flossen stammten von 33 cm langen Exemplaren, zwei von einem 36 cm langen Exemplar. v. DAVIDOFF giebt die Länge des von ihm untersuchten Exemplars nicht an; ich glaube aber nicht, dass die Differenz der Befunde in der Differenz des Alters der untersuchten Thiere ihren Grund haben kann.

¹⁶ THACHER, Ventral Fins of Ganoids. Transact. of the Connect. Acad. Vol. IV. 1877.

¹⁷ Meine Angaben beziehen sich auf ein 66 cm langes Exemplar. THACHER und v. DAVIDOFF lassen die Basalglieder aller Radien (sie finden nur sieben) mit einander verschmolzen sein.

¹⁸ Meine Auffassung der Selachierflossen unterscheidet sich eben so principiell von derjenigen GEGENBAUR's wie meine Auffassung der Chondrosteidenflossen. Auch hier stütze ich mich in erster Linie auf die Thatsachen, mit denen uns die Entwicklungsgeschichte bekannt gemacht hat. Es kommen dabei namentlich folgende Arbeiten in Betracht: F. M. BALFOUR, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878 und On the Development of the Skeleton of the Paired Fins of Elasmobranchii, considered in relation to its Bearings on the Nature of the Limbs of the Vertebrata. Proc. of the Zool. Soc. of London 1881 (Memorial Edition, Vol. I, p. 714—733; A. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel, V. Bd., 1. Heft. 1884; C. RABL, Theorie des Mesoderms, Forts., Morph. Jahrb., XIX. Bd., 1. Heft vom 13. Oktober 1892; S. MOLLIER, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Wiesbaden 1893; aus den Anat. Heften von MERKEL und BONNET. Die auf die Entwicklungsgeschichte basirte Auffassung der paarigen Flossen der Selachier ist ungemein einfach und lässt sich, der Hauptsache nach, in folgende Worte zusammenfassen: Die Flossen sind, wie die Entwicklung ihrer Muskeln, ihres Skelets und ihrer Nerven beweist, Organe von metamerischem Bau. Ihr Skelet besteht aus einem großen basalen Knorpel, dem Basipterygium BALFOUR's, und den diesem ansitzenden Radien. Das Basipterygium der Brustflosse ist gewöhnlich in drei Stücke getheilt (Basale propterygii, mesopterygii und metapterygii GEGENBAUR's), kann aber auch aus zwei (*Cestracion*) oder selbst nur aus einem einzigen Stücke (*Scymnus*) bestehen. Bei den Rajiden oder Batoiden kann jedes der drei Basalia, vornehmlich aber das des Propterygiums und Metapterygiums, wieder in mehrere Abschnitte getheilt sein. Das Basipterygium der Bauchflosse ist meistens ganz ungegliedert; nur in vereinzelt Fällen (*Carcharias*, *Rhina*, *Raja* etc.) sind vom distalen Ende einzelne kleinere Knorpelstücke abgelöst. Das Basale propterygii der Bauchflosse, das GEGENBAUR unterscheidet, hat wahrscheinlich in keinem Fall genetisch etwas mit dem Basipterygium zu thun, sondern entsteht wohl überall aus einer Verschmelzung basaler Radienglieder, wie schon THACHER und MIVART angenommen haben. Vgl. darüber später.

¹⁹ H. STRASSER, Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Biegungen des Leibes und der unpaaren Flossen. Stuttgart 1882.

²⁰ PAUL MAYER, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. aus d. Zool. Station zu Neapel. VI. Bd. 1886.

²¹ ALBERT GÜNTHER, Handbuch der Ichthyologie. Übersetzt von HAYEK. Wien 1886.

²² THACHER l. c. p. 298 u. ff.) sagt: »As the dorsal and anal fins were specializations of the median folds of *Amphioxus*, so the paired fins were speciali-

zations of the two lateral folds, which are supplementary to the median in completing the circuit of the body. These lateral folds, then, are the homologues of the Wolffian ridges, in embryos of higher forms. Here, as in the median fins, there were formed chondroid and finally cartilaginous rods. These became at least twice segmented. The oral ones, with more or less concrecence proximally, were prolonged inwards. The cartilages spreading met in the middle line, and a later extension of the cartilages dorsad completed the limb girdle.« Er betont dann, dass die Ableitung der paarigen Flossen der »Protognathostomi« von den Seitenfalten des *Amphioxus* in so fern auf Schwierigkeiten stoße, als bei den beiden »zwischen *Amphioxus* und den Selachiern stehenden Thiergruppen, nämlich den Myxinoïden und Petromyzonten, keine Extremitäten und auch sonst nichts darauf Beziehbares vorhanden sei«. Aber nichtsdestoweniger hält er an seiner Ansicht fest: »At present I am strongly of the opinion, that the viz. the paired fins) are derived directly from the lateral folds of *Amphioxus*.« Ich brauche wohl kaum zu bemerken, dass von einer solchen direkten Ableitung der hypothetischen Seitenfalten der »Protognathostomen« von den Seitenfalten des *Amphioxus* keine Rede sein kann. Aber auch die Annahme einer Homologie zwischen beiden halte ich für durchaus problematisch.

MIVART hebt die Wahrscheinlichkeit hervor, »that the primeval vertebrate limbs were a pair of continuous lateral folds, serving to balance the body in swimming«. Zu dieser, mit meiner Auffassung der seitlichen Hautflossen übereinstimmenden Bemerkung passt es schlecht, wenn er sagt, dass ihn die Resultate seiner Untersuchungen in dem Glauben bestärkt haben, dass die Natur der paarigen und der unpaarigen Flossen fundamental die gleiche sei (p. 464); denn die unpaarigen Flossen sind nicht, wie die paarigen, Organe, deren Hauptaufgabe in der Erhaltung des Gleichgewichtes besteht.

²³ Vgl. darüber den »Rückblick und Schluss« meiner Arbeit »Über den Bau und die Entwicklung der Linse«. Leipzig, 1900.

²⁴ Dafür spricht der Umstand, dass der Darm der Holocephalen, Selachier, Ganoiden und Dipnoer durch eine Spiralklappe ausgezeichnet ist. Ob sich diese aus einer Längsfalte, ähnlich der, welche im Mitteldarm der Petromyzonten vorkommt, entwickelt hat, lässt sich freilich nicht entscheiden.

²⁵ Dass die Zahl der Wirbelbogen Anfangs doppelt so groß war, als die Zahl der Myomeren, scheint vor Allem aus dem Verhalten der Wirbelbogen der Cyclostomen hervorzugehen. Aber auch das Vorkommen von Intercalarknorpeln bei den Chondrosteiden und Selachiern und die Art der Entwicklung derselben (vgl. Theorie des Mesoderms) scheint dafür zu sprechen. Endlich kann auch die Thatsache, dass, wie ich mich jetzt selbst überzeugt habe, im Schwanz der Selachier zwei Wirbel auf ein Körpersegment kommen (sog. Halbwirbel), sowie die Embolomerie im Schwanz der Amiaden in diesem Sinne gedeutet werden; denn die doppelte Zahl von Wirbelkörpern scheint ursprünglich die doppelte Zahl von Wirbelbogen zur Voraussetzung gehabt zu haben. — Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, dass die Stammform der gnathostomen Wirbelthiere noch keine Wirbelkörper besessen hat; darauf weist der Bau der Wirbelsäule der Holocephalen, Chondrosteiden und Dipnoer hin.

²⁶ Cifirt nach R. SEMON, weitere Beiträge zur Physiologie der Dipnoerflossen auf Grund neuer, von Mr. ARTHUR THOMSON an gefangenen Exemplaren von *Ceratodus* angestellten Beobachtungen. Zool. Anz. XXII. Bd., 1899, p. 294—300.

²⁷ MIVART ist der Ansicht, dass die *Ceratodus*-Flosse weit entfernt sei, eine primitive Form zu sein; er hält sie vielmehr für »a very special and peculiar

structure, which is carried to a still more abnormal development in *Lepidosiren* (l. c. p. 473). So sehr ich mit der ersten Bemerkung einverstanden bin, so wenig bin ich's mit der zweiten.

²⁸ Nach der allgemeinen Meinung soll die *Protopterus*-Flosse durch Reduktion aus einer *Ceratodus*-Flosse und die *Lepidosiren*-Flosse aus einer *Protopterus*-Flosse entstanden sein. So sagt z. B. GEGENBAUR von der Flosse von *Protopterus*: »Dass hier eine Reduktion vorliegt, ist sehr wahrscheinlich, wenn sie auch nicht von genau demselben Zustande, wie er bei *Ceratodus* ausgebildet ist, ihren Ausgang nimmt«, und weiter heißt es: »Eine weitere Reduktion besteht bei *Lepidosiren*« (Vergl. Anat. der Wirbelthiere, 1898, p. 518). Ähnlich äußert sich G. BAUR in seinen »Beiträgen zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. Theil Batrachia«. Jena 1888: »Die Flossen von *Ceratodus* sind am wenigsten rückgebildet, dann folgt *Protopterus* und am Schlusse *Lepidosiren* mit der denkbar einfachsten Flossenform.« Dieselbe Auffassung wiederholt er im Jahre 1896: The Stegocephali. A phylogenetic study. Anat. Anz. 1896, März. XI. Bd.

²⁹ Es mag verwegen erscheinen, wenn ich, als Laie in der Paläontologie, einen Zweifel an der Zugehörigkeit der Xenacanthiden zu den Selachiern ausspreche; aber es scheinen auch unter den Paläontologen Zweifel hinsichtlich ihrer systematischen Stellung laut geworden zu sein. ZITTEL schreibt: »Die hierher gehörigen Fische schließen sich durch ihre Hautbedeckung, durch ihren Kiemenapparat, ihre Bezahlung und den Bau ihrer Brust- und Bauchflossen den Haien an, unterscheiden sich aber durch ihre kontinuierliche Rückenflosse, welche durch Träger und Zwischenträger gestützt wird, durch den eigenthümlichen Bau des Brustgürtels und durch den am Kopf befestigten Stachel von allen echten Plagiostomen. KNER betrachtet *Xenacanthus* als ‚Vorbild eines den Siluroiden verwandten Knochenfisches mit theilweise verknöchertem Skelet‘« Paläozoologie, III. Bd. p. 88). Wie ich aus dem großen Werke von FRITSCH über die »Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens« II. Bd., Prag 1889 entnehme, rechnet dieser Forscher die Xenacanthiden hauptsächlich auf Grund des Vorkommens von Kalkprismen im Skelet und der Beschaffenheit der Zähne der Kiemenbogen zu den Selachiern und stellt sie in die Nähe der Notidaniden. Von den Kalkprismen sagt er aber selbst: »Das Vorkommen dieser Kalkprismen kann nicht als ein Kennzeichen angesehen werden, das zur Entfernung eines fossilen Fisches von den Selachiern hinreichen würde.« Die Beschaffenheit der Wirbelsäule, namentlich das Fehlen von Wirbelkörpern, und der Bau der paarigen und unpaarigen Flossen erinnern doch sehr an das ähnliche Verhalten der Dipnoer, vor Allem des *Ceratodus*. — Übrigens spricht FRITSCH auch später noch (dass. Werk III. Bd., 1895, p. 46) die Überzeugung aus, dass »die Xenacanthiden die Ahnen der Notidaniden sind«. Hier versucht FRITSCH auch in einer Reihe von schematischen Skizzen zu zeigen, wie sich die paarigen Flossen der Dipnoer und Xenacanthiden aus Anfangs parallel neben einander stehenden Radien entwickelt haben könnten.

³⁰ Über die Entwicklung der *Ceratodus*-Flossen hat kürzlich SEMON eine ausführliche Arbeit publicirt: Die Entwicklung der paarigen Flossen des *Ceratodus Forsteri*. Zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Jen. Denkschr. IV. 1898. Wenn auch seine Untersuchungen über die Entwicklung des Skelets nicht über die Bildung einiger weniger Radien hinausgehen, so lassen sie doch mit Sicherheit erkennen, dass die Bildung der Seitenradien auf eine seitliche Knospung des Achsenstrahles zurückzuführen ist,

dass also diese Radien in ganz anderer Weise entstehen, als die Radien einer Selachier- oder Störflosse und daher auch mit diesen nicht verglichen werden dürfen. — Aus dem Bau eines Archipterygiums allein kann auf seine Entstehung nicht geschlossen werden; darüber, wie ein Archipterygium aufzufassen ist, hat lediglich die Entwicklungsgeschichte zu entscheiden. Denkbar sind drei Arten der Entstehung: erstens durch seitliche Knospung, also nach Art der Entstehung des Archipterygiums des *Ceratodus*; zweitens dadurch, dass bei einer Flosse, etwa von dem Bau der *Callorhynchus*-Flosse (vgl. Textfig. 14), einige in der Richtung des Basipterygiums liegende Knorpelplatten in die Länge wachsen, so dass nun ein Theil der Radien an deren mediale Seite zu liegen kommt; und endlich drittens durch »Überwanderung« von Radien von der lateralen auf die mediale Seite eines Basipterygiums. Es ist ganz wohl möglich, dass das Archipterygium der *Xenacanthiden*, wenn diese wirklich Selachier waren, auf die zweite Art entstanden ist; waren sie Dipnoer, so müsste es ähnlich wie bei *Ceratodus* entstanden sein.

³¹ R. SEMON, über das Verwandtschaftsverhältnis der Dipnoer und Amphibien. Zool. Anz. 24. Bd., No. 640 vom 1. April 1901.

³² Am weitesten scheint die Ansicht verbreitet zu sein, dass die Amphibien von Dipnoern oder doch dipnoerähnlichen Formen abstammen. Nächst ihr hat wohl die meisten Vertreter die Ansicht gefunden, dass sie von Crossopterygiern abstammen; ich erwähne nur BOAS (1880), EMERY (1887), POLLARD (1891), KINGSLEY (1892), COPE (1892), DOLLO (1895), G. BAUR (1896) und KLAATSCH (1896). Auch ich glaubte eine Zeit lang die Amphibien in nähere Beziehung zu den Crossopterygiern bringen zu sollen, halte dies aber jetzt für unthunlich.

³³ Diese Forderung hat GEGENBAUR nirgends ausdrücklich ausgesprochen, sie geht aber aus allen seinen Arbeiten ganz klar und deutlich hervor.

³⁴ Vgl. über die Ansichten GEGENBAUR's das im Anhang Gesagte.

³⁵ Es ist dies auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen geschehen, von denen später die Rede sein soll.

³⁶ WIEDERSHEIM ist dabei GOETTE gefolgt. Bei WIEDERSHEIM hat sich eine interessante Wandlung vollzogen. Anfangs ein begeisterter Anhänger der Archipterygiumtheorie ist er später zu einem entschiedenen Gegner geworden. So sucht er in seiner Arbeit über die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien (Morph. Jahrb. II 1876) die Richtigkeit der GEGENBAUR'schen Ansicht, dass die Urform des Carpus und Tarsus durch den Besitz zweier Centralia ausgezeichnet war, zu beweisen. Ja, in der Abhandlung über »das Skelet und Nervensystem von *Lepidosiren annectens* (*Protopterus ang.*)« (Morph. Studien, Jena 1880. Abgedruckt i. d. Jen. Zeitschr. für Naturw. 14. Bd. 1880) lässt er sich sogar auf Grundlage des Befundes, dass ein Ast des Vagus zum Schultergürtel geht, zu dem Ausspruche verleiten: »Die GEGENBAUR'sche Hypothese über die Entstehung des Schultergürtels hat aufgehört, eine Hypothese zu sein, sie ist zu einer festen, unumstößlichen Thatsache geworden« (p. 188). Eben so steht er auch in seiner Arbeit »über die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotls« (Morph. Jahrb., VI. Bd., 1880) ganz auf dem GEGENBAUR'schen Standpunkt. Der Umschwung beginnt sich in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie vom Jahre 1883 vorzubereiten und ist in dem Werke über »das Gliedmaßenskelet der Wirbelthiere«, Jena 1892, vollzogen. Über den Ursprung des Chiropterygiums äußert er sich u. A. auch in der 4. Aufl. des »Grundrisses der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere« vom Jahre 1898: »Eines aber lässt sich doch mit einiger Wahrscheinlichkeit behaupten,

nämlich das, dass das Extremitätenskelet der terrestrischen Thiere, das sogenannte Chiropterygium, vom Ichthyopterygium der Ganoiden aus seine Entstehung genommen hat.«

³⁷ In der Arbeit über die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-Flosse, 1900.

³⁸ In der früher citirten Arbeit über die Entwicklung der paarigen Flossen des *Ceratodus*.

³⁹ C. B. BRÜHL, Zootomie aller Thierklassen, Wien 1874—1886. Nach G. BAUR (Carpus und Tarsus) citirt. Hier heißt es: »In der Erklärung der Tafel XXII nennt BRÜHL seine Hypothese, welche der Archipterygiumtheorie GEGENBAUR's gegenüber steht, die dichotomische Theorie, welche alle polydaetylen Gliedmaßen als durch allmähliche Zweispaltung einfacherer Formen zu Stande gekommen annimmt; eine Begründung fehlt.«

⁴⁰ J. HYRTL, *Cryptobranchus japonicus*. Vindobonae 1865. Auch GEGENBAUR hebt in seiner Arbeit über das Gliedmaßenskelet der Enaliosaurier l. p. c. bloß diesen einen Fall hervor. HYRTL zeichnet aber im Tarsus von *Menopoma* gleichfalls zwei Centralia (Taf. VII, Fig. 1) und sagt ausdrücklich: »Ceterarum (es bezieht sich dies auf das Verhalten des distalen Endes der Fibula, nicht auf den Fuß) pedis partium numerus et configuratio, a Cryptobranchio non discordant.« Diese Angabe scheint GEGENBAUR und allen Späteren entgangen zu sein.

⁴¹ u. ⁴² l. s. c.

⁴³ G. BAUR, Beiträge zur Morphogenie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. Jena 1888. — Nachtrag, p. 81.

⁴⁴ WILHELM ZWICK, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Amphibiengliedmaßen, besonders von Carpus und Tarsus. Diese Zeitschr., LXIII. Bd., 1. Heft. Auch in Tübinger Zoologische Arbeiten, II. Bd., Nr. 8, Leipzig 1897.

⁴⁵ TH. HUXLEY, On *Ceratodus* Forsteri. Proc. Zool. Soc. London, 1876.

⁴⁶ l. c.

⁴⁷ Ich citire, ohne auf Vollständigkeit Anspruch zu machen, folgende Arbeiten: C. EMERY, Über die Beziehungen des Chiropterygiums zum Ichthyopterygium. Zoolog. Anz., 10. Jahrg., 4. April 1887; Ders., Studi sulla morfologia dei membri degli Anfibi e sulla filogenia del Chiropterygio in Ricerche lab. anat. Roma etc. Vol. IV, 1894; Ders., Über die Beziehungen des Crossopterygiums zu anderen Formen der Gliedmaßen der Wirbelthiere. Eine kritische Erwiderung an Herrn Prof. H. KLAATSCH. Anat. Anz. XIII. Bd., 30. Jan. 1897; HERMANN KLAATSCH, Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygiumtheorie auf die Gliedmaßen der Landwirbelthiere. Festschrift für GEGENBAUR, Leipzig 1896, I. Bd. D'ARCY W. THOMPSON, On the hindlimb of *Ichthyosaurus*, and on the Morphology of Vertebrate Limbs. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XX, 1886; G. BAUR, The Stegocephali. A phylogenetic study. Anat. Anz., März 1896, XI. Bd.

⁴⁸ Vgl. ZITTEL, Paläozoologie, III. Bd., p. 418.

⁴⁹ HANS STRASSER, Die Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Eine morphogenetische Studie. Morph. Jahrb., V. Bd., 1879.

⁵⁰ ALEXANDER GOETTE, Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskelets der Molche. Leipzig 1879.

⁵¹ Briefliche Mittheilung vom 17. Mai 1901.

⁵² l. c.

⁵³ B. M. SHITKOV, Über den Bau und die Entwicklung des Skeletes der

freien Gliedmaßen des *Isodactylum Schrenkii* Strauch. Zool. Anz., XXII. Bd., Juni 1899.

⁵⁴ E. ZUCKERKANDL, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes. II. Theil. MERKEL und BONNET, Anatomische Hefte, XV. Heft (V. Bd., 2. Heft), Wiesbaden 1895.

⁵⁵ Die meisten dieser Arbeiten wurden schon im Vorgehenden citirt; die wichtigste derselben ist C. GEGENBAUR's Arbeit über den »Carpus und Tarsus« in den Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1. Heft. Leipzig 1864.

⁵⁶ Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass die A. interossea überall an derselben Stelle den Carpus und Tarsus durchbohrt. Der Canal, den sie passirt, war aber an den meiner Beschreibung zu Grunde liegenden Skeleten nur in wenigen Fällen deutlich sichtbar; wahrscheinlich zieht er gewöhnlich schief zwischen Intermedium und Ulnare, bezw. zwischen Intermedium und Fibulare durch und dies dürfte auch der Grund sein, wesshalb er an den Skeleten so selten zu sehen war. Schnitte durch den Carpus und Tarsus oder aber eine vorhergehende Injektion müssten ihn natürlich erkennen lassen. Dass der Tarsus von einer Arterie durchbohrt wird, hat zuerst HYRTL bei *Cryptobranchus* gesehen. Auf die Wichtigkeit und Bedeutung dieses Verhaltens hat aber erst ZUCKERKANDL hingewiesen. Die Thatsache, dass diese Arterie schon bei ganz jungen Larven, bei denen Carpus und Tarsus noch nicht verknorpelt sind, in der gleichen typischen Lage vorkommt, steht mit den Ergebnissen der sorgfältigen, vergleichend anatomischen Untersuchungen des genannten Autors in vollem Einklang und weist darauf hin, dass hier ein sehr primitives Verhalten vorliegt, wie dies ja auch von ZUCKERKANDL betont wurde.

⁵⁷ Carpus und Tarsus von *Proteus* sind von HYRTL, GEGENBAUR, GOETTE, BAUR und WIEDERSHEIM untersucht worden und fast jeder der Genannten hat eine andere Deutung versucht: die Angaben über das thatsächliche Verhalten stimmen mit einander im Wesentlichen überein; nur WIEDERSHEIM bildet ein Skelet einer hinteren Extremität ab, deren Tarsus nur aus zwei Elementen zusammengesetzt gewesen sein soll. Das eine bezeichnet er als Tibiale + Carpale I, das andere, größere, versieht er mit einem Fragezeichen und bemerkt dazu, es sei ein »Carpalelement, dessen Bedeutung dunkel ist«. Die erste und zweite Carpalreihe (richtiger natürlich Tarsalreihe) seien »verwachsen zu denken«. Ich glaube, dass hier ein Beobachtungsfehler vorliegt, dass das fragliche Tarsalelement in Wirklichkeit aus zwei Knorpeln, dem primären Intermediofibulare und dem primären Basale, bestand. Es ist meines Wissens bisher nie ein Fall zur Beobachtung gekommen, dass das primäre Basale oder das Tarsale II nach der Nomenclatur GEGENBAUR's bei den Urodelen mit einem anderen Elemente des Tarsus verschmolzen war. BAUR meint, ehe nachgewiesen sei, ob die zweifingerige Extremität von *Proteus* ursprünglich oder erst durch Reduktion einer mehrfingerigen Form entstanden sei, habe es keinen Werth, eine Deutung zu unternehmen. Hier müsse die Entwicklungsgeschichte von *Proteus* Aufschluss geben. — Eine sehr interessante Bemerkung findet sich bei GEGENBAUR. Nachdem er den Bau des Carpus und Tarsus von *Proteus* ausführlich geschildert hat, fügt er in einer Anmerkung (l. c. p. 11) hinzu: »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 em-

bryonaler 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.« Nun trifft aber, wie im Text meiner Abhandlung gezeigt wird und auch aus den Abbildungen sich ergibt, die erste Forderung thatsächlich zu. Dagegen geht die zweite von einer ganz falschen Voraussetzung aus, nämlich von der Voraussetzung, dass sich das Extremitätenskelet der »höheren« Wirbelthiere auf das Flossenskelet der Fische zurückführen lassen müsse. — GEGENBAUR meint, der Annahme, dass der Befund bei *Proteus* ein ursprünglicher sei, stehe »die Thatsache entgegen, dass das Vorkommen größerer Summen von Einzelstücken am Skelete ein Charakteristikum niederer Zustände ist«. Speciell die Entwicklung der Hand und des Fußes zeige, dass »Veränderungen der Zahl der Stücke immer nur Verminderungen sind, die durch Verschmelzung mehrerer unter einander zu Stande kommen« und es bestehe »kein einziger Fall, in welchem schon selbständig präformirte Stücke sich wiederum theilten«. Dass diese Annahme unrichtig ist, haben die späteren Untersuchungen, die im Texte erwähnt sind, gezeigt. Dadurch ist aber auch die Argumentation GEGENBAUR's hinfällig geworden. Nach dieser sollten Hand und Fuß von *Proteus* »durch Verkümmern« aus reicher gegliederten Formen entstanden sein. — In den späteren Arbeiten kommt GEGENBAUR auf die Befunde von *Proteus* nur selten zurück. So heißt es z. B. in der Abhandlung »über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere im Allgemeinen« etc. aus dem Jahre 1870 (s. Anhang) von dem Carpus von *Proteus* und *Siren*: Ob Verwachsungen (Conrescenzen) »auch in dem schwer verständlichen Carpus von *Proteus* und *Siren* vorliegen, ist zweifelhaft und es darf für diese die Möglichkeit der Abstammung von anderen Formen als jener mit decamerem Carpus nicht ganz ausgeschlossen werden« (p. 445). Sechs Jahre später (Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere) sagt er aber wieder gelegentlich einer Erörterung der Frage der Duplicität des Centrale, er halte diese Duplicität für einen primitiven Zustand, »weil wir im Carpus und Tarsus der Amphibien zwar mancherlei Conrescenzen von Skelettheilen, aber keinerlei etwa durch Theilungen entstandene Vermehrung der Skelettheile kennen« (p. 403).

⁵⁸ Carpus und Tarsus von *Amphiuma* sind bisher nur von HYRTL, SHUFELDT (nach BAUR) und BAUR untersucht worden. GEGENBAUR und GOETTE hatten keine Gelegenheit dazu; der Letztere setzt aus der Beschreibung und Abbildung HYRTL's ein Schema zusammen. Nach SHUFELDT enthält der Carpus drei, der Tarsus vier Knorpel; nach HYRTL jener vier, dieser fünf; nach BAUR beide vier bis fünf. Ich halte es für wahrscheinlich, dass zuweilen die distale Epiphyse der Ulna oder der Fibula oder die proximale Epiphyse des dritten Metacarpale für ein Element des Carpus oder Tarsus gehalten worden sind. Genauer auf die Deutungen einzugehen, welche BAUR und GOETTE versucht haben, halte ich für überflüssig.

⁵⁹ Über den Carpus von *Siren* liegen, so viel mir bekannt, nur Untersuchungen von GOETTE und BAUR vor. Wie früher erwähnt, spricht GEGENBAUR zwar einmal von dem »schwerverständlichen Carpus« von *Siren*, jedoch habe ich nicht finden können, wo er darüber Genaueres mittheilt. Die Angaben GOETTE's und BAUR's sind mit einander nicht in Einklang zu bringen. Nach GOETTE sollen vier Knorpel vorkommen, die ich aber nicht deuten kann; nach

BAUR sollen sechs bis sieben vorhanden sein. Von den in der Abbildung BAUR's gezeichneten kann ich fünf leicht deuten, die zwei andern nicht oder schwer.

⁶⁰ Carpus und Tarsus von *Cryptobranchus* sind schon wiederholt untersucht worden. Ich folge hier hauptsächlich dem Berichte BAUR's, der auch einige Autoren citirt, deren Arbeiten mir nicht zugänglich waren (namentlich KEHRER und BORN). Die ersten genauen Beschreibungen und Abbildungen gab HYRTL (l. c.); er fand im Tarsus zwei, im Carpus ein Centrale. Auch sonst wurde im Carpus immer nur ein Centrale gefunden. Im Tarsus fand KEHRER jederseits ein Centrale, so wie ich, BORN auf der einen Seite ein, auf der anderen zwei Centralia. WIEDERSHEIM fand zwei Centralia; dergleichen BAUR. Zuweilen wurde noch am ulnaren Rande des Tarsus ein kleiner Sesamknorpel gefunden. GEGENBAUR und GOETTE haben *Cryptobranchus* nicht untersucht.

⁶¹ Der Carpus von *Menopoma* (*Cryptobranchus alleghaniensis*) wurde von HYRTL, GEGENBAUR, GOETTE, BAUR und ZWICK, der Tarsus außer von den Genannten noch von WIEDERSHEIM und BORN untersucht. GEGENBAUR fand, wie ich, im Tarsus nur ein Centrale, HYRTL und ZWICK fanden zwei; WIEDERSHEIM in einem Falle eines, in zwei Fällen zwei. Die Beobachtungen der Genannten lassen sich leicht mit den meinigen in Einklang setzen, nur sind in den bisherigen Darstellungen die gegenseitigen Lagerungsverhältnisse der Carpal- und Tarsalelemente nicht genau genug angegeben.

⁶² Carpus und Tarsus von *Necturus* (*Menobranchus*) sind von HYRTL, GEGENBAUR, GOETTE und BAUR untersucht. In den von HYRTL und BAUR untersuchten Fällen waren Carpus und Tarsus so gebaut, wie ich sie fand. GOETTE's Abbildung kann ich nicht verstehen. In dem von GEGENBAUR untersuchten Fall sollen im Carpus das Ulnare und Intermedium, im Tarsus das Fibulare und Intermedium von einander getrennt gewesen sein. Die Lagebeziehungen der einzelnen Elemente sind nirgends genau genug angegeben.

⁶³ Ich sehe hier von einer Aufzählung der untersuchten Fälle ab. Von einigen war schon in Texte die Rede. Ich selbst habe eine Theilung des Centrale von der Art, wie sie wiederholt beschrieben worden ist, nie beobachtet. Dagegen habe ich einmal im Carpus eines 18 cm langen Exemplars ein sehr eigenthümliches Verhalten des Centrale gefunden. Von der Volarseite gesehen, fand sich ein einfaches Centrale, von der Dorsalseite dagegen sah es aus, als wären zwei vorhanden. Es war ein Theil des Centrale parallel zur Fläche der Hand abgelöst. Im Tarsus dieses Exemplars war das Centrale einfach.

⁶⁴ Salamander und Tritonen sind so oft untersucht worden, dass ich von einer Beschreibung der einzelnen Befunde absehen kann.

⁶⁵ Die Möglichkeit, dass der pentadactylen Extremität eine oligodactyle vorausgegangen sei, wurde in den letzten Jahren von mehreren Seiten hervorgehoben. Wenn ich von den ganz vagen Bemerkungen, die sich darüber bei BAUR und Anderen finden, absehe, so habe ich vor Allem SHITKOV und ZWICK zu nennen. SHITKOV sagt: »Der Umstand, dass Carpus und Tarsus im Verlaufe ihrer Entwicklung Stadien durchlaufen, in denen sie weniger Elemente enthalten, machen die Voraussetzung möglich, dass den fünffingerigen Extremitäten der Amphibien eine Form von Gliedmaßen vorausging, die keine größere, sondern eine geringere Zahl von dieselbe zusammensetzenden Knochen besaß.« Da nun aber SHITKOV andererseits bestrebt ist, seine Beobachtungen in einer, ihm offenbar selbst nicht ganz klaren Weise mit der Archipterygiumtheorie in

Einklang zu setzen, so geräth er dadurch mit sich selbst in einen unlösbaren Widerspruch.

Viel klarer ist ZWICK. Er bespricht zunächst die Frage, ob der penta-dactylen Extremität eine polydactyle vorausgegangen sei und fügt dann hinzu: »Viel wahrscheinlicher, weil besonders durch die Ontogenese gestützt, erscheint mir die Annahme, dass die Vorgänger unserer Urodelen weniger als vier Finger besaßen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass sich zuerst nur die beiden ersten Finger anlegen, und dann in größeren zeitlichen Abständen auch die übrigen folgen. Da der Zustand der Zweifingrigkeit in der Larvenperiode ein ziemlich langer und sich stets wiederholender ist, so dürfte man auf Grund des biogenetischen Grundgesetzes berechtigt sein, zu sagen, dass dieser Zustand in der Stammesgeschichte einmal eine längere Dauer hatte.«

Von einer strengeren Beweisführung konnte freilich so lange nicht die Rede sein, als die erste Entwicklung des Skelets und der Bau des Carpus und Tarsus der urodelen Amphibien nicht genauer untersucht waren.

⁶ C. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. II. Heft. 1. Schultergürtel der Wirbelthiere. 2. Brustflosse der Fische. Leipzig 1865.

⁶⁷ C. GEGENBAUR, Über das Gliedmaßenskelet der Enaliosaurier. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. V. Bd. 1870. p. 332—349. Zu dieser Arbeit möchte ich hier noch Folgendes bemerken. Wenn es auch keinem Zweifel unterliegen kann, dass das Flossenskelet der Enaliosaurier auf das Extremitätenskelet tiefer stehender Reptilien zurückzuführen ist, so folgt daraus noch nicht, dass die Auffassung GEGENBAUR's richtig ist; namentlich aber folgt daraus nicht die Richtigkeit des GEGENBAUR'schen Radienschemas. THACHER hat z. B. die Ichthyosauerenflosse ganz anders aufgefasst und ein anderes Radienschema in sie hineinzu legen versucht. — ZITTEL (Paläozoologie, III. Bd.) enthält sich jeder Kritik der GEGENBAUR'schen Deutung und bemerkt nur: »Während GEGENBAUR die Enaliosaurierfinne direkt aus der Selachierflosse ableitet, will BAUR (G. BAUR, Zool. Anz., 1886, Bd. IX, Nr. 221) darin kein ursprüngliches, sondern ein sekundäres Gebilde erkennen, das, wie die Flossen der Cetaceen, durch Anpassung an das Wasserleben entstanden sei. Die Ahnen der Ichthyosaurier wären demnach Landthiere, und da nach G. BAUR die ältesten Ichthyosaueren der Trias längere Vorderarmknochen besitzen, als die jüngeren Formen, so erweisen sich letztere als stärker differenzirte Typen« (p. 465). Ich glaube, dass da ein Missverständnis vorliegt, da GEGENBAUR die Ichthyosaurier und Plesiosaurier keineswegs direkt von den Selachiern abzuleiten versucht hat. Interessant ist, dass sowohl bei den Ichthyosauriern, als den Plesiosauriern, drei Knochen mit Humerus und Femur in Verbindung treten können, also nicht bloß die Homologa von Radius und Ulna, sondern auch der als Intermedium gedeutete Knochen. Dabei sind Radius und Ulna, bezw. Tibia und Fibula, sehr verkürzt. Dieses Verhalten erinnert an die früher erwähnte Auffassung HUXLEY's, der zufolge der Hauptstrahl der penta-dactylen Extremität möglicherweise direkt aus dem Humerus oder Femur ins Intermedium und von da ins Centrale gezogen sei. Zu dieser Auffassung ist auch, wie es scheint, ohne HUXLEY's Ansicht gekannt zu haben, SHITKOV durch seine Untersuchungen über die Entwicklung der Extremitäten von Isodactylium gelangt.

⁶⁸ C. GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Zweite umgearb. Aufl. Leipzig 1870. Dieses Buch fällt in Beziehung auf die Zeit seines Erscheinens oder wenigstens in Beziehung auf die Zeit der Anarbeitung zwischen

die Arbeit über das Gliedmaßenskelet der Enaliosaurier und die in demselben Bande der Jen. Zeitschrift erschienene Arbeit über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere im Allgemeinen. Es geht dies aus einer Anmerkung in der letztgenannten Arbeit auf p. 399 hervor.

⁶⁹ C. GEGENBAUR, Über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmaßen der Selachier insbesondere. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Nat. Bd. V. 1870. p. 397—447.

⁷⁰ Vgl. namentlich die Figg. 13 und 16, Taf. III und IV in MOLLIER's Arbeit über das Ichthyopterygium (l. c.).

⁷¹ C. GEGENBAUR, Über die Modifikationen des Skeletes der Hintergliedmaßen bei den Männchen der Selachier und Chimären. Jen. Zeitschr. für Med. u. Nat. Bd. V. 1870. p. 448—458.

⁷² C. GEGENBAUR, Über das Archipterygium. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Nat. Bd. VII. 1873. p. 131—141 datirt vom Mai 1871.

⁷³ A. GÜNTHER's Arbeiten über *Ceratodus* sind, so weit in ihnen die Flossen berücksichtigt werden, enthalten in: 1. Proceedings Royal Soc. 1871; 2. ausführlicher, mit einer Abbildung des Flossenskeletes, in den Ann. and Mag. of Natural History. March 1871. Diese beiden Arbeiten haben GEGENBAUR, als er die erwähnte Arbeit schrieb, vorgelegen. Die dritte, ausführlichste, über diesen Gegenstand war damals noch nicht erschienen. Sie führt den Titel: Description of *Ceratodus*, a Genus of Ganoid Fishes, recently discovered in Rivers of Queensland, Australia. Philos. Transact. 1871. p. 511—571. Mit 12 Tafeln. Die beiden vorläufigen Mittheilungen habe ich nicht gelesen, wohl aber die dritte. — Sehr eigenthümlich ist die Art, wie GÜNTHER das Skelet der *Ceratodus*-Flosse mit der Wirbelsäule vergleicht. Im Übrigen hebe ich nur einige Sätze aus dieser Abhandlung heraus. So heißt es p. 533: »The arrangement of the limb-skeleton of *Ceratodus* is foreshadowed in the pectoral fin of *Acipenser*«; ferner p. 534: »The arrangement in *Ceratodus* evidently resembles more that in *Acipenser*, than that in *Polypterus*«. Sodann versucht GÜNTHER zu zeigen, dass die *Ceratodus*-Flosse als »a modification of the typical form of the Selachian pectoral fin« aufgefasst werden könne. Er bezeichnet die Basalia der Selachierflosse (das Basale propterygii, mesopterygii und metapterygii GEGENBAUR's) als Carpalia, und die Radienglieder als Phalangen und sagt, diese Phalangen, also die Radienglieder, seien in quere Reihen (Zonen) und in longitudinale Reihen (Serien) geordnet. Durch die Annahme einer Stellungsänderung der Phalangen an den Enden der auf einander folgenden Zonen lasse sich nun die *Ceratodus*-Flosse von der Selachierflosse ableiten.

⁷⁴ A. BUNGE, Über die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygium bei Selachiern und Dipnoern. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. VIII. 1874. p. 293—307.

⁷⁵ C. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. III. Heft. Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskeletes der Wirbelthiere. Leipzig 1872.

⁷⁶ Eine sehr merkwürdige »Erklärung« dieser Umbildung hat unlängst GEGENBAUR zu geben versucht (vgl. Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. I. Bd. Leipzig 1898. p. 399). Nachdem er, wie gewöhnlich, gezeigt hat, dass »die Ontogenese auch hier in Widerspruch mit der Vergleichung« tritt, dass sie also zur Erklärung nichts taugt, sagt er: »Eine Lösung kommt nur durch die Annahme einer cänogenetischen Erscheinung, welche aus dem bei den Säugethieren längere Zeit hindurch dem Unterkiefer zukommenden Funktions-

mangel entsprang. Dieser entsteht dem Unterkiefer während der Dauer der Fötalperiode und das spätere Infunktionstreten gestattet für die Erhaltung des primitiven Verhältnisses einen längeren Zeitraum, als bei früherem Eintritte des Kiefers möglich wäre.« GEGENBAUR nimmt also an, dass sich, während die Embryonen im Uterus schliefen, Zeit und Gelegenheit zur Bildung eines neuen Kiefergelenkes bot. Es setzt dies die Annahme ganz außerordentlicher Keimesvariationen voraus, eine Annahme, die zur Erklärung der Differenz der fertigen Zustände gerade in Fällen, wie dem vorliegenden, ganz ungeeignet und unstatthaft ist. Bei den Monotremen unterscheiden sich die Entwicklungsbedingungen, so viel wir wissen, während der Fötalperiode nicht sehr wesentlich von denen der Sauropsiden, und bei den Marsupialiern ist die Fötalentwicklung von so kurzer Dauer, dass sie kaum als Kausalmoment zur Erklärung so tiefgehender Veränderungen gelten kann. Eben so widersinnig wäre es aber anzunehmen, dass während der phylogenetischen Entwicklung der Säugethiere einmal ein Zustand vollständigen oder selbst nur theilweisen »Funktionsmangels des Unterkiefers« bestanden habe, während dessen sich die neuen Beziehungen, die zur Bildung eines neuen Kiefergelenkes führten, ausgebildet hätten. Es muss vielmehr während der Phylogenese ein Zustand oder eine Reihe von Zuständen existirt haben, welche ohne Sprung von den alten zu den neuen Beziehungen hinüberführten. Als einen solchen Zustand dürfen wir uns aber nicht etwa die Bildung zweier getrennter und hinter einander gelegener Gelenke vorstellen, etwa in der Weise, dass jede Unterkieferhälfte ein vorderes Gelenk mit dem Squamosum und ein hinteres mit dem Quadratum einging. Ein solches Doppelgelenk wäre physiologisch ganz undenkbar; denn bei jeder Bewegung im hinteren Gelenke würden die Gelenkkörper des vorderen aus einander gerissen, das Gelenk also zerstört werden. Ein Doppelgelenk auf beiden Seiten wäre nur in dem einen Falle denkbar und physiologisch möglich, wenn beide Gelenke eine gemeinsame, also transversal gestellte Achse hätten. Diese Erwägungen führen uns zur Annahme eines phylogenetischen Zustandes, der in der That im Stande war, von den Verhältnissen der Amphibien und Sauropsiden zu denen der Säugethiere hinüberzuführen. Vergewärtigen wir uns zunächst das tatsächliche Verhalten: bei den Amphibien und Sauropsiden artikulirt der Unterkiefer, wie schon bei den Fischen, mit dem Quadratum, bei den Säugethieren dagegen mit dem Squamosum, während andererseits das Quadratum und ein Theil des Unterkiefers als Amboß und Hammer in neue Beziehungen treten. Nun treffen wir das Squamosum, wenngleich es überall den Hirnschädel mit dem Quadratum verbindet, doch bei den einzelnen Formen in sehr verschiedenem Verhalten zu dem letztgenannten Knochen. Während es sich bei allen Vögeln und fast bei allen Reptilien nur wenig weit am Schädel nach abwärts erstreckt, und nie auch nur annähernd die Gelenkfläche des Quadratum erreicht, schiebt es sich bei den Rhyngocephalen und Amphibien so weit am Quadratum ventralwärts, dass es fast in gleicher Höhe mit dessen Gelenkfläche endigt. Dabei ist es stets der äußeren, vorderen Fläche des Quadratum angeschlossen. Wir brauchen uns nun dieses Verhalten nur um eine Stufe weiter fortgeführt zu denken, um zu einem Zustande zu gelangen, der ganz wohl im Stande war, zu dem uns bei den Säugethieren entgegnetretenden Verhalten hinüberzuleiten. Wir wollen annehmen, das Squamosum würde am Quadratum ganz nach abwärts reichen und an der Bildung der Gelenkfläche, mit welcher der Unterkiefer artikulirte, Theil nehmen. Diese Gelenkfläche — ich will sie als Pfanne bezeichnen — würde also in ihrer vorderen, lateralen Hälfte

vom Squamosum, in ihrer hinteren, medialen, vom Quadratum gebildet sein. Eine solche Annahme erscheint nach dem, was wir über den Bau der Gelenke wissen, durchaus zulässig. Ich brauche nur an die Pfanne des Schultergelenkes oder des Hüftgelenkes zu erinnern. Im Laufe der weiteren phylogenetischen Entwicklung muss sich dann der mediale, kleinere Theil des Köpfchens des Unterkiefers, der mit dem in seiner Größe reducirten Quadratum artikulierte, vom lateralen, größeren, der mit dem Squamosum artikulierte, getrennt haben, und es muss also ein Zustand zu Stande gekommen sein, wie er oben geschildert wurde: jederseits zwei Gelenke, aber beide mit gemeinsamer, transversaler Achse. Darauf würde ein Zustand gefolgt sein, in welchem sich der kleinere, mediale Theil des Unterkieferköpfchens als nunnemhriger Hammer ganz von dem übrigen Unterkiefer löste, während gleichzeitig das immer kleiner gewordene Quadratum als nunnemhriger Amboß mit der zum Stapes sich ausbildenden Columella in innigere Beziehungen trat.

⁷⁷ Festschrift für GEGENBAUR, III. Bd., Leipzig 1897. Die citirte Stelle findet sich auf p. 681 u. 682.

⁷⁸ Dies steht noch nicht ganz fest (vgl. u. A. H. OBERSTEINER, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane im gesunden und kranken Zustande. 3. Aufl. Wien 1896. p. 395).

⁷⁹ C. GEGENBAUR, Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. II. Bd. 1876. p. 396—420.

⁸⁰ Diese Kritik ist in der von F. RATZEL besorgten, durch Originalzusätze HUXLEY's bereicherten deutschen Ausgabe des Handbuchs der Anatomie der Wirbelthiere, Breslau 1873 enthalten. Sie ist sehr liebenswürdig, aber entschieden ablehnend und lautet: »Wie hervorragend originell und scharfsinnig diese Theorie auch sei, bin ich doch nicht im Stande, dieselbe anzunehmen. Es scheint mir vor Allem, dass, wenn die Achse des Archipterygium das Homologon des Metapterygium des Fisches ist, ihr distaler Abschnitt der Una und den ulnaren Handwurzelknochen und Fingern, nicht aber dem Radius und den radialen Handwurzelknochen und Fingern entsprechen muss; die ersteren sind die postaxialen Elemente der höheren Wirbelthiergliedmaßen und müssen daher dem postaxialen Metapterygium entsprechen. Außerdem lässt diese Theorie keinen Raum für *Ceratodus* mit seiner doppelten Reihe von Seitenstrahlen an der Gliedmaßenachse. Es will mich bedünken, als ob mit einigem Scharfsinn die höhere Wirbelthiergliedmaße gerade so gut auf den *Ceratodus*-Typus, als auf den von GEGENBAUR's ‚Archipterygium‘ zurückzuführen sei« (p. 34 u. 35. Diese Zurückführung auf den *Ceratodus*-Typus ist bald darauf von GEGENBAUR, dann von HUXLEY selbst und Anderen versucht worden.

⁸¹ C. GEGENBAUR, Zur Gliedmaßenfrage. An die Untersuchungen v. DAVIDOFF's angeknüpfte Bemerkungen. Morph. Jahrb. V. Bd. 1879. p. 521—525.

⁸² Ich will einige der charakteristischsten Sätze aus L. OKEN's Lehrbuch der Naturphilosophie, 2. Aufl., Jena 1831, anführen: »Freie Bewegungsorgane können nichts Anderes als frei gewordene Rippen sein« (p. 317); »die Glieder sind die vorn geöffneten Rippen, der vorn geöffnete Thorax, nichts neues, nur ein befreites« (p. 318); »Die in den Fingern zusammengefalteten Arme sind ein Thorax ohne Eingeweide, ohne Herz und Lunge. Sie sind bestimmt, in der Umarmung einen ganzen Leib einzuschließen.« — »Durch die Umarmung wird das. Umarmte zu unserem Eingeweide gemacht« (p. 318). — Da die Rippen nach OKEN nur die Wiederholung der Kiemenbogen sind (p. 317), so folgert er: »Da die Grundzahl der Kiemen fünf ist, so müssen auch die Glieder fünf Rippen.

darstellen. Sie spalten sich in fünf Finger« (p. 318). — Dass »die Gliedmaßen wesentlich nur weitere Entwicklungen der Rippen« sind, war auch die Ansicht J. F. MECKEL'S (vgl. System der vergleichenden Anatomie. 2. Theil. 1. Abth. Halle 1824. p. 268). Auch CARL GUSTAV CARUS, dessen »Lehrbuch der vergleichenden Zootomie« (2. Aufl., Leipzig 1834) ganz im Stile der OKEN'schen Naturphilosophie gehalten ist, bezeichnet die Schulter- und Beckenknochen der Fische als »Rippen- oder Urwirbelbögen« (I. Theil, p. 123).

⁸³ C. GEGENBAUR, Kritische Bemerkungen über Polydactylie als Atavismus. Morph. Jahrb., VI. Bd., 1880, p. 584—596 und Derselbe, Über Polydactylie. Morph. Jahrb., XIV. Bd., 1888, p. 394—406. Diese Arbeiten enthalten u. A. einige nicht unwichtige Bemerkungen über den Carpus. Damit, dass ich auf eine Kritik der Arbeiten GEGENBAUR'S über Polydactylie nicht eingehe, soll natürlich nicht gesagt sein, dass ich dieser Frage keine Bedeutung beimesse; ich habe sie vielmehr seit Jahren aufmerksam verfolgt. Ohne auf die ungemein reichhaltige Litteratur über diesen Gegenstand einzugehen, bemerke ich nur Folgendes. Auf Grund der Entwicklungsgeschichte möchte ich drei Unterarten der Polydactylie unterscheiden: 1) die Hyperdactylie oder die Vermehrung der Zahl der Finger und Zehen durch weiter fortgesetzte Bildung an der ulnaren, bezw. fibularen Seite; 2) die Schizodactylie oder die Vermehrung durch Spaltung eines normalen Fingers oder einer normalen Zehe, und 3) die Diplochirie oder Diplopodie, oder die Vermehrung durch Doppelbildung. In dem dritten Fall setzt sich an die radiale Seite des Daumens oder die tibiale der großen Zehe noch ein, oft nur rudimentärer, zweiter Daumen oder eine zweite große Zehe an; auf diese können dann noch weitere Finger oder Zehen folgen. Die Unterscheidung eines geringen Grades von Diplochirie oder Diplopodie von einer Schizodactylie kann in der Praxis Schwierigkeiten bieten, ist aber von theoretischem Interesse. — Bei der Oligodactylie unterscheide ich zwei Unterarten: 1) die Hypodactylie oder die Verminderung der Finger- oder Zehenzahl durch mangelhafte Weiterbildung der ersten Anlage und 2) die Syndactylie oder die Verminderung der Finger- oder Zehenzahl durch mangelhafte Trennung oder sekundäre Verwachsung zweier oder mehrerer Anlagen. — Obwohl ich es, wie gesagt, für sehr wahrscheinlich halte, dass der pentadactylen Extremität eine oligodactyle vorausgegangen sei, so kann ich in der Oligodactylie, und zwar auch in der Unterart der Hypodactylie, keinen Atavismus, sondern nur eine Hemmungsbildung erblicken.

⁸⁴ C. GEGENBAUR, Das Flossenskelet der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Morph. Jahrb. XXII. Bd. 1895. p. 119—160 (Heft I. ausgegeb. 20. Nov. 1894).

⁸⁵ Vgl. K. ZITTEL, Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie. III. Bd. p. 175. München und Leipzig 1887—1890.

⁸⁶ Ich will nur folgende Sätze aus der 2. Auflage von GEGENBAUR'S Grundlehren der vergleichenden Anatomie, Leipzig 1870, citiren: »Wie CUVIER zur Erkenntnis fundamentaler Verschiedenheit der Organisationen durch extensive anatomische Untersuchungen geführt worden war, so kam v. BAER, unabhängig von CUVIER, zu demselben Ziele durch die Intensität der Forschung auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte. Diese Verschiedenheit der eingeschlagenen Wege äußert sich in den Auffassungen beider Forscher unverkennbar, und dem beschränkteren Ideenkreise des großartigsten Material vorführenden Anatomen stellt sich die Fülle und Tiefe der Gedanken, wie sie der Begründer der deutschen Embryologenschule

in seinen Reflexionen über die Entwicklungsgeschichte der Thiere kund giebt, glänzend gegenüber« (p. 16). Und weiter heißt es: »Das Werden erklärt das Gewordene, und die Entwicklung zeigt, indem sie auf Differenzierung beruht, das Zusammengesetzte in seinen einfachen Anfängen, wodurch sie die im vollendeten Zustande verhüllten Beziehungen erkennen lässt« (p. 17). — Das war der junge GEGENBAUR, dem auch ich mit Freude und Begeisterung folgte.

⁸⁷ Vgl. meine Bemerkungen in der Diskussion zu BRAUS' Vortrag »Über die Extremitäten der Selachier« in den Verhandl. der anat. Gesellschaft auf der 12. Versammlung in Kiel. 1898. p. 179.

⁸⁸ Vergleiche außer dem »Rückblick und Schluss« in meiner Arbeit über die Linse namentlich meinen in der feierlichen Sitzung der kais. Akademie der Wissenschaften am 30. Mai 1900 in Wien gehaltenen Vortrag »Über die Grundbedingung des Fortschrittes in der organischen Natur«.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

Fünf Stadien der Entwicklung der vorderen Extremität von *Triton taeniatus*. 140fache Vergrößerung. *ai*, Arteria interossea; *bp*, primäres Basale; *h*, Humerus; *ip*, primäres Intermedium (mit *up* zusammen primäres Intermedioulnare); *r*, Radius, bezw. radiale Seite des Armes; *rp*, primäres Radiale; *u*, Ulna, bezw. ulnare Seite des Armes; *up*, primäres Ulnare (mit *ip* zusammen primäres Intermedioulnare, dessen verdicktes embryonales Perichondrium *up* vorstellt; s. darüber den Text).

Tafel XXIII.

Die Knochengrenzen sind durch punktirte Linien angegeben.

Roth: Primäres Radiale, bezw. primäres Tibiale und die daraus hervorgehenden Elemente des Carpus und Tarsus.

Blau: Primäres Intermedioulnare, bezw. primäres Intermediofibulare und die daraus hervorgehenden Elemente des Carpus und Tarsus.

Gelb: Primäres Basale des Carpus und Tarsus.

Fig. 1. Fuß von *Proteus anguineus*. 10mal vergrößert.

Fig. 2. Hand von *Proteus anguineus*. 10mal vergrößert.

Fig. 3. Hand von *Amphiuma means*. 8mal vergrößert.

Fig. 4. Fuß von *Amphiuma means*. 8mal vergrößert.

Fig. 3 und 4 von einem 70 cm langen Exemplar.

Fig. 5. Fuß von *Amphiuma means*. 10mal vergrößert.

Fig. 6. Fuß von *Amphiuma means*. 10mal vergrößert.

Fig. 5 und 6 von einem 55 cm langen Exemplar. Fig. 5 linker,

Fig. 6 Spiegelbild des rechten Fußes.

Fig. 7. Hand und Vorderarm von *Siren lacertina*. 3mal vergrößert. Von einem 48 cm langen Exemplar.

Fig. 8. Hand und Vorderarm von *Necturus maculosus*. 5mal vergrößert. Von einem 31 cm langen Exemplar.

558 Carl Rabl, Gedanken u. Studien über d. Ursprung der Extremitäten.

Fig. 9. Fuß und Unterschenkel von *Necturus maculosus*. 5mal vergrößert. Von einem 31 cm langen Exemplar.

Fig. 10. Hand und Vorderarm von *Cryptobranchus japonicus*. 3mal vergrößert. 40 cm langes Exemplar.

Fig. 11. Fuß von *Cryptobranchus japonicus*. 3mal vergrößert. 40 cm langes Exemplar.

Fig. 12. Hand und Vorderarm von *Menopoma alleghaniense*. 3mal vergrößert. 33,5 cm langes Exemplar.

Fig. 13. Fuß und Unterschenkel von *Menopoma alleghaniense*. 3mal vergrößert. 33,5 cm langes Exemplar.

Fig. 14. Hand und Vorderarm eines 19 cm langen Axolotls. 3mal vergrößert.

Fig. 15. Fuß und Unterschenkel eines 19 cm langen Axolotls. 3mal vergrößert.

Fig. 16. Hand und Vorderarm eines 25 cm langen Axolotls. 3mal vergrößert.

Fig. 17. Fuß und Unterschenkel eines 25 cm langen Axolotls. 3mal vergrößert.

Fig. 18. Hand und Vorderarm eines 18 cm langen Axolotls. 3mal vergrößert.

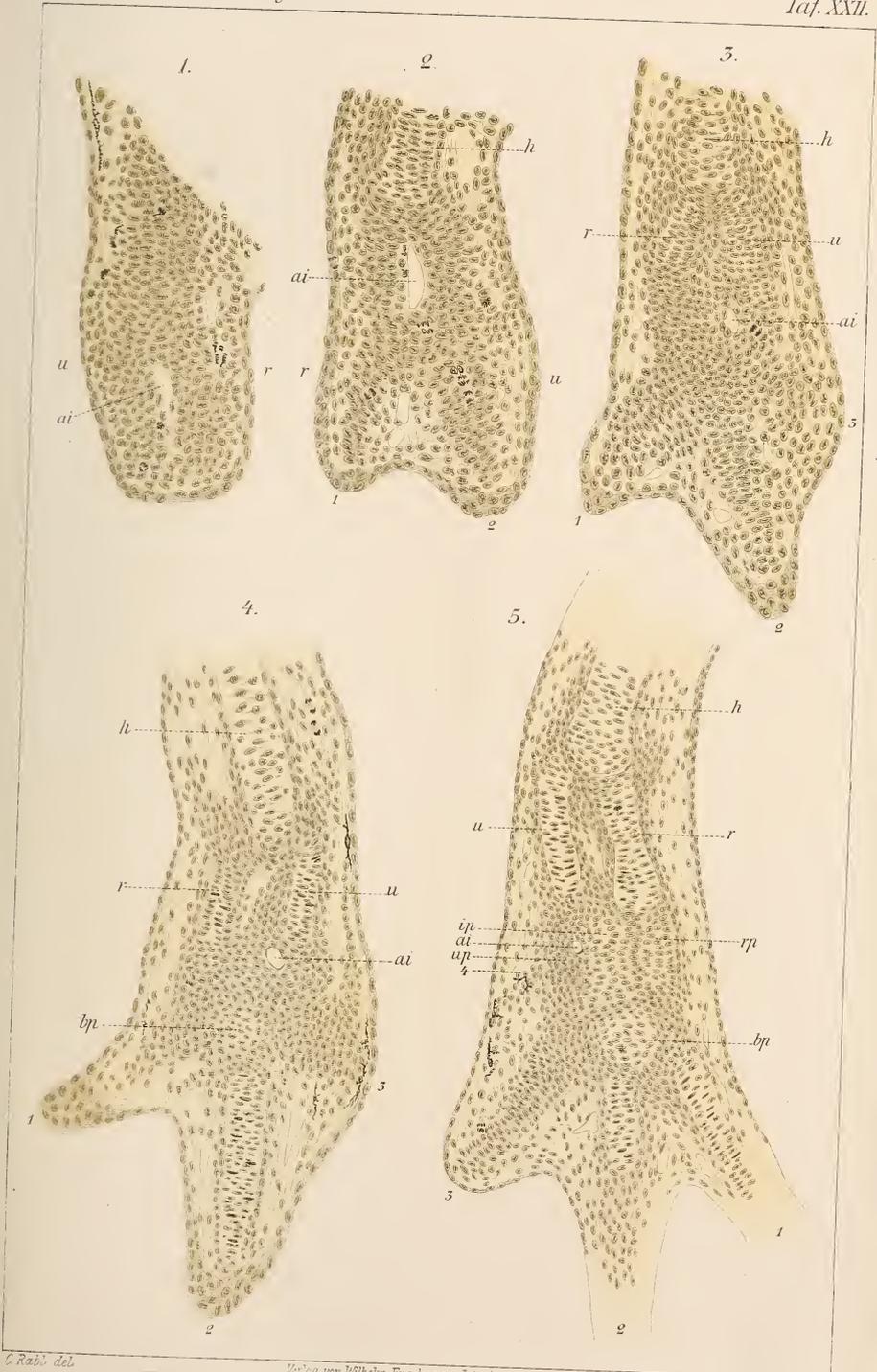
Fig. 19. Hand und Vorderarm von *Salamandra maculosa*. 3mal vergrößert.

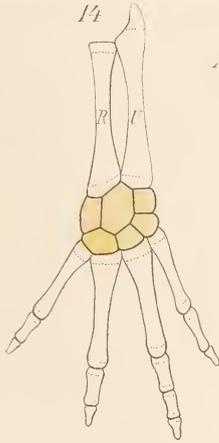
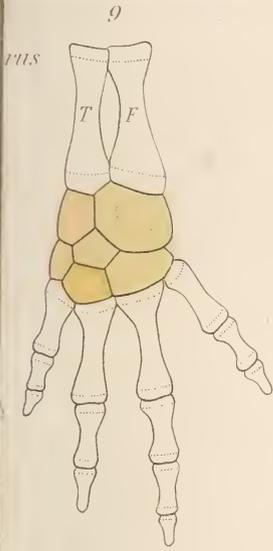
Die rechte Hand hatte drei, nicht wie die linke zwei Phalangen am vierten Finger.

Fig. 20. Fuß und Unterschenkel von *Salamandra maculosa*. 3mal vergrößert.

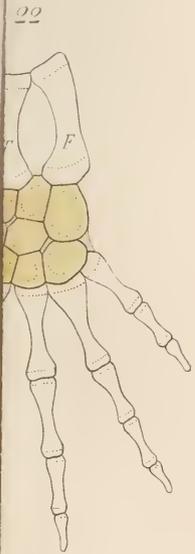
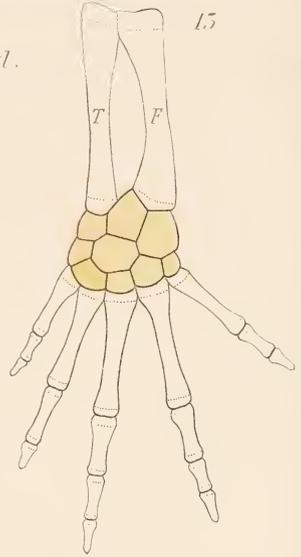
Fig. 21. Hand und Vorderarm von *Triton cristatus*. 5mal vergrößert.

Fig. 22. Fuß und Unterschenkel von *Triton cristatus*. 5mal vergrößert.

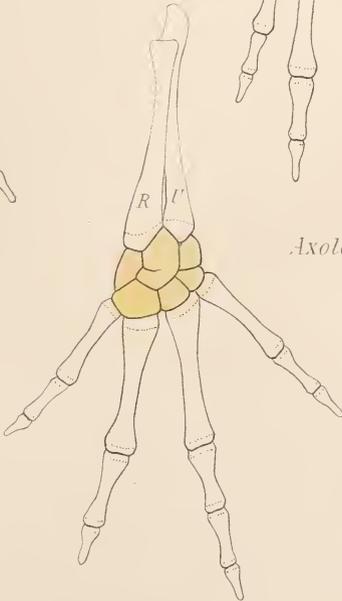




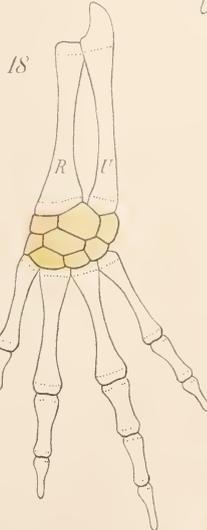
Axolotl.



16



Axolotl.



17

