

Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere.

Von

C. Gegenbaur.

Die verschiedenen die Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere betreffenden grösseren Fragen bilden ebensoviele theils unversuchte, theils noch nicht zur völligen Lösung gelangte Probleme, an welche zugleich die Möglichkeit eines Weiterschreitens in der Erkenntniss dieser grossen Abtheilung des Thierreiches geknüpft ist. Diese Probleme betreffen erstlich das Verhalten der verschiedenen Hauptformen der als Gliedmaassen erscheinenden paarigen Anhangsgebilde des Körpers zu einander, zweitens das Verhalten des vorderen Paares zum hinteren, d. h. die Frage inwiefern in beiden eine und dieselbe Grundform besteht, so dass die Verschiedenheiten sich als Modificationen einer solchen Grundform ergeben; endlich drittens die Phylogenie der Gliedmaassen. Indem es sich sowohl beim ersten als auch beim zweiten Problem um die Auffindung von »Grundformen« handelt, um den Nachweis eines gemeinsamen Urtypus, der durch die Aenderung der an ihn gestellten functionellen Ansprüche, und der darauf basirten physiologischen Leistungen mannigfaltigste Modificationen erleidet und Umgestaltungen eingeht, grenzen diese beiden Probleme ganz nahe ans dritte. Dieses ist aber nicht unabhängig von jenen, denn jene anderen bilden die Vorstufen auf denen man zu ihm gelangen wird, sie sind die Voraussetzungen, die vollständig und allseitig klar liegen müssen, wenn die von ihnen ausgehende Forschung nicht auf's Gebiet gewagter Speculation verfallen soll.

Was das erste Problem betrifft, so dürfte gegenwärtig die Auffassung zur allgemeinen Anerkennung gelangt sein, dass wir es nur mit zwei in ihrem Verhalten zu einander noch manche untergeordnete Frage übrig lassenden Hauptformen zu thun haben. Die eine ist bei den Fischen verbreitet, erscheint als Flosse, deren einzelne Theile mehr oder minder innig unter einander verbunden sind, und in der articulirenden Verbindung nur an einer einzigen Stelle, nämlich an dem Anschlusse an den Gliedmaassengürtel, einen höheren Grad der Beweglichkeit ausgebildet zeigen. Das steht wieder in engem Zusammenhange mit der Function, die uns die Flosse als Ganzes, sei es als Ruder- sei es als Schraubenfläche wirksam zeigt.

Die andere Hauptform ist bei den über den Fischen stehenden Wirbelthieren ausgeprägt. Sie zeigt uns die Gliedmaasse nicht mehr in festem Zusammenhange ihrer Einzeltheile, vielmehr bestehen grössere, beweglich unter einander verbundene, vermittels ausgebildeter Articulationen bedeutendere Lageveränderungen gegen einander ausführende Abschnitte. Diese sind nicht in einer Ebene entfaltet wie es die Flosse der Fische ist, sondern nehmen Winkelstellungen zu einander ein. Es vermag diese Gliedmaassenform mit ihrem letzten, breiter gestalteten Abschnitte noch als Ruder zu wirken, aber sie erscheint vorwiegend durch die Anordnung ihrer einzelnen Abschnitte zu einem Hebelsystem umgebildet, und zur Bewegung des Körpers auf dem Lande bestimmt.

Diese beiden Hauptformen vertheilen sich, nach ihren allgemeinsten Verhältnissen betrachtet, jedoch nicht strenge nach den oben hervorgehobenen Abtheilungen. Unter den höheren Vertebraten repräsentirt die Gliedmaasse der Enaliosaurier oder auch die der Cetaceen die Flossenform, ebenso wie unter den Fischen bei manchen Teleostiern (Pediculati) an der Vordergliedmaasse die Sonderung grösserer im Winkel zu einander gestellter Abschnitte ausgeführt ist. Die nähere Untersuchung dieser Befunde lehrt jedoch überzeugend, dass jene Formen nur scheinbar aberriren, dass die einen nichts weniger als der höheren, die anderen nichts weniger als der niederen Form angehören, und dafür bildet die Grundlage die Prüfung der Skelettheile: die vergleichende Osteologie.

Auf dem Wege der Vergleichung der Skeletgebilde der Gliedmaassen, der zunächst zu einer Ausscheidung der vom Integumente gelieferten Stützbildungen führt, und die dem primären mit knorpeliger Anlage versehenen Skelete zugehörigen Bildungen für sich beurtheilt, ist es möglich die selbst unter den Fischen bestehenden mannig-

fachen Befunde unter einen gemeinsamen Gesichtspunct zu bringen und eine Einrichtung aufzufinden, die als primitive bezeichnet werden darf. Nachdem die CUVIER'sche Deutung des Gliedmaassenskeletes der Fische bisher die herrschende war, versuchte zuerst BRUCH¹⁾ die Anbahnung eines Fortschrittes, indem er das primäre, innere Skelet vom Hautskelet scheidend, das Gliedmaassenskelet der Selachier und Teleostier enger verknüpfte. Wenn auch die Deutung der Theile nicht völlig dem naturgemässen Verhalten entsprach, so ist jener Arbeit doch das grosse Verdienst zuzusprechen, zuerst auf neue Bahnen eingelenkt zu haben. Auf Grund neuer, ausgedehnterer Untersuchungen und daraus sich ergebenden anderen Anschauungen setzte ich mir zur Aufgabe, zunächst jenen Zusammenhang der Formen des Flossenskelets unter den Fischen fester zu begründen²⁾, so dass an der Zusammengehörigkeit aller Befunde bei Selachiern, Chimären, Ganoïden und Teleostiern kein begründetes Bedenken bestehen konnte. Auf der anderen Seite war es möglich auch für die höheren Vertebraten, von den Amphibien an, einen Zusammenhang der Einrichtungen nachzuweisen. Die genauere Untersuchung des carpalen und des tarsalen Abschnittes der Gliedmaassen war dazu wesentlich fördernd³⁾, so dass bis dahin gerade bei Amphibien und Reptilien nur wenig oder doch nur oberflächlich beachtete Theile als zum Verständniss der gesammten Gliedmaassenbildung ausserordentlich wichtige Factoren sich gestalteten⁴⁾. Aus der Erkenntniss dieses Zusammenhanges trat allmählig das Gemeinsame, Typische, hervor, und es konnte die Verschiedenheit der in den grösseren Abtheilungen bestehenden Verhältnisse als etwas secundäres dargestellt werden, wobei der Ausbildung einzelner, der Rückbildung anderer Stücke und endlich der Concrescenz eine stufenweise und in verschiedenem Maasse sich geltend machende Bedeutung zugewiesen werden musste.

Die Amphibien bildeten dabei den naturgemässen Ausgangspunct. War nachweisbar, dass die hier getroffenen Befunde in Allen primitivere Verhältnisse darboten, als bei Reptilien oder gar Vögeln oder Säugethieren, so musste der Weg rückwärts zu den

1) Zeitschr. für wiss. Zoolog. Bd. IX. pag. 165.

2) Ueber den Brustgürtel und die Brustflosse der Fische. Jen. Zeitschrift Bd. II. pag. 121 — und Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere. II. 1865.

3) Untersuchungen I. 1864.

4) Untersuchungen II. 1865.

niederen, bei Fischen bestehenden Formen gleichfalls nur von den Amphibien aus beginnen. Es waren aber bei den Fischen nicht in jenen Abtheilungen, an deren Gliedmaassenskeleten im Vergleiche zu anderen bereits bedeutende Rückbildungen bestanden, die directen Vergleichungsobjecte zu suchen, sondern nur bei solchen die ursprünglichere, minder modificirte Befunde darboten. Dazu boten sich die Selachier dar. Das typische in der Bildung des Flossenskelets dieser Fische erwies sich in Uebereinstimmung mit dem Verhalten des für die Amphibien gefundenen. Eine Reihe von Skeletstücken, deren erstes dem Gliedmaassengürtel angefügt ist (Stammreihe), trägt lateral eine Anzahl anderer Stücke (Radien), die wieder in verschiedener Art in einzelne Glieder aufgelöst sind. Ich bezeichnete diese Grundform als »Archipterygium«¹⁾ (1869). Mit ihrem Auffinden war die Brücke geschlagen, über die bedeutende Kluft, welche bis dahin die Fische von den höheren Wirbelthieren bezüglich des Verhaltens der Gliedmaassen trennte. Es war aber gleichsam eine Nothbrücke, deren einzelne Theile noch der festeren Fügung entbehrten. Das zeigte sich als mit dem Kundwerden der Organisation von *Ceratodus* in einer ausgezeichneten Abhandlung GÜNTHER's²⁾ ein Gliedmaassenskelet dargelegt wurde, welches zwar das von mir aufgestellte Archipterygium enthielt, aber noch mehr als dieses. Das Archipterygium erwies sich danach nicht auf eine irri- ge Idee gegründet, aber es war unvollständig. Eine Aenderung in der Auffassung des Archipterygiums war geboten. *Ceratodus* trägt in seinem Flossenskelete offenbar einen noch ursprünglicheren Zustand als die Selachier; GÜNTHER hatte es mit dem von *Acipenser* verglichen. Näher wären die Selachier gelegen, denn das Flossenskelet von *Acipenser* leitet sich von diesen ab, nicht umgekehrt. Der Befund von *Ceratodus* widersprach in keiner Weise meiner Hypothese. ja er bestätigte sie, wenn das Archipterygium modificirt, und an dem Flossenstamm nicht, wie ich anfänglich nach der damaligen Lage der bekannten Thatsachen es musste, nur eine Radienreihe, sondern deren zwei angenommen wurden. Dem Flossenstamme wurden also dieser aus neuen Thatsachen entspringenden Auffassung gemäss zwei Reihen von Strahlen zugetheilt, und in dieser Gestalt entsprach ihm

¹⁾ Ueber das Skelet der Gliedmaassen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmaassen der Selachier insbesondere. Jen. Zeitschrift. Bd. V. pag. 425.

²⁾ Philos. Transactions. 1871. Part II. Description of *Ceratodus*.

nicht nur das Flossenskelet von *Ceratodus*, sondern auch jenes der Selachier, wenn man für letztere die stattgehabte Rückbildung einer Reihe annahm. Dass diese Annahme nicht eine blosse Vermuthung, sondern thatsächlich begründbar war, erwiesen fernere Untersuchungen an dem Gliedmaassenskelet der Selachier. Das Ende der Brustflosse von Haien ergab mir ¹⁾ deutlich noch Reste einer zweiten Radienreihe, und BUNGE ²⁾ zeigte darauf (1873) das Vorkommen solcher, einer zweiten Reihe angehörigen Reste von Radien bei einer grossen Anzahl von Rochen. Dass das biserialen Archipterygium als Grundform für *Ceratodus*, die Selachier, Chimären und Dipnoï gelten durfte, ward seitdem durch keine Thatsache widerlegt. Die Zugrundelegung dieses Archipterygiums bei der Betrachtung der Flossenskelete der genannten Fischabtheilungen lässt das Constante vom Wechselnden, Wesentliches vom Unwesentlichen sondern und gibt die Verknüpfung für mannigfaltige und oft sehr undurchsichtige Formzustände.

Die Beziehung des Archipterygium auf die Gliedmaassenbildung der höheren Wirbelthiere musste vor Allem an die für die Amphibien als typisch angenommene Grundform anknüpfen. In dieser Hinsicht darf ich als nicht unwichtig anführen, dass eine Reihe von Untersuchungen über das Gliedmaassenskelet der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere bezüglich der kritischen Punkte, um welche sich die von mir versuchte Darstellung des Zusammenhangs der mannigfaltigen Formzustände dreht, keine fundamentalen Aenderungen gebracht hat. Es sind das die Untersuchungen von MORSE ³⁾ über den Tarsus und Carpus der Vögel, jene von A. ROSENBERG ⁴⁾ über den gleichen, auch noch die Säugethiere mit umfassenden Gegenstand. LEYDIG ⁵⁾ prüfte das Gliedmaassenskelet der Eidechsen. Durch BORN ⁶⁾ erfuhr jenes der Anuren wie der Tarsus mehrerer Sauriergruppen eine genaue Durchforschung, und WIEDERS-

1) Ueber das Archipterygium 1871. Jen. Zeitschr. Bd. VII. pag. 131.

2) Ueber die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygium bei Selachiern und Dipnoern. Jen. Zeitschrift. Bd. VIII. pag. 293.

3) Annals of the Lyceum Natural History, New-York. Vol. X. 1872.

4) Ueber die Entwicklung des Extremitätenskeletes. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXIII.

5) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872. pag. 60, 63.

6) Die sechste Zehe der Anuren. Dieses Jahrbuch. Bd. I pag. 435 und: Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Dieses Jahrbuch. Bd. II pag. 1.

HEIM¹⁾ hat an einer grösseren Anzahl von Salamandrinen die Skeletverhältnisse an Vorder- und Hintergliedmaassen genau festgestellt. Auch das Auffinden eines Centrale Carpi beim Menschen durch E. ROSENBERG²⁾ spielt hier eine bedeutsame Rolle. Dadurch wurden meine früheren Angaben theils bestätigt, theils erweitert, theils berichtigt.

Die specielleren Beziehungen des Archipterygium hatte ich dahin gedeutet, dass ich für die höheren Wirbelthiere die Stammreihe durch Humerus und Radius an der vorderen Gliedmaasse, für die hintere Gliedmaasse durch Femur und Tibia zur grossen Zehe (Innenzehe) laufend annahm. Das Wesentliche dieser Anordnung bestand darin, dass Finger wie Zehen mit ihren Phalangenstücken sich mit den Elementen des Carpus oder Tarsus zusammen in schräge Reihen ordnen liessen, von denen eine an der Vordergliedmaasse noch die Ulna und an der Hintergliedmaasse die Fibula mit begriff. Diese Reihen entsprechen offenbar Radien die wie jene des Archipterygiums an einem Gliedmaassenstamm (der Stammreihe) befestigt sind. Alle die einzelnen Stücke, sowohl des Stammes als der Radien, durften als ursprünglich von einander wenig verschieden gelten — ähnlich wie sich das noch in der Flosse der Selachier findet, oder wie es auch bei den Ichthyosauriern zu treffen ist. Die Bildung einzelner, bald aus grösseren bald aus kleineren Stücken zusammengesetzter Abschnitte wäre dann eine secundäre Erscheinung. Mit der Anpassung der ursprünglich als Ruderorgan fungirenden Flosse an eine, durch die Ortsbewegung auf dem Boden bedingte neue Function des Organs, wird, ohne dass die primitiven Lagebeziehungen der einzelnen Theile des Gliedmaassenskelets eine wesentliche Aenderung erfahren, eine Umgestaltung durch »transversale Differenzirung« als nothwendige Folge gelten dürfen. Diese Erscheinung spricht sich darin aus, dass die quer in der Gliedmaasse bei einander liegenden Stücke in einzelnen Abschnitten sich verschieden ausbilden. Das Resultat ist die Sonderung in Oberarm, Vorderarm, Handwurzel, etc. —

Diese Ableitung des Gliedmaassenskeletes höherer Wirbelthiere von einer auch den Flossen der Fische zu Grunde liegenden Bildung,

¹⁾ Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergl. Anat. der Salamandrinen. Würzburg 1875.

²⁾ Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule u. d. Centrale Carpi des Menschen. Dieses Jahrbuch Bd. I pag. 172.

hat ihren Kern in der Nachweisbarkeit eines Flossenstammes und diesem lateral angefügter Strahlen (Radien), wobei die Anordnung der einzelnen Stücke des Carpus und Tarsus von grösstem Belange ward.

Meiner Darstellungsweise des Zusammenhanges der Gliedmaassenbildung höherer und niederer Wirbelthiere wurden manche andere Versuche entgegengestellt. Eine Kritik erfuhr sie durch HUXLEY¹⁾. Ich sehe diese für sehr wichtig an, da sie mich zur Verbesserung eines Fehlers leitet, der in meiner früheren Auffassung bestanden hatte, wenn ich auch nicht Allem von dem genannten Forscher Aufgeführten beistimmen kann.

Einer Vorführung meiner Auffassung knüpft HUXLEY folgende Bemerkung an: »Es scheint mir vor Allem, dass wenn die Axe des Archipterygium das Homologon des Metapterygium des Fisches ist, ihr distaler Abschnitt der Ulna 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 Wirbelthiergliedmaassen, und müssen daher dem postaxialen Metapterygium entsprechen. Ausserdem lässt diese Theorie keinen Raum für Ceratodus mit seiner doppelten Reihe von Seitenstrahlen an der Gliedmaassenaxe. Es will mich bedünken, als ob mit einigem Scharfsinn die höhere Wirbelthiergliedmaasse gerade so gut auf den Ceratodustypus als auf den von GEGENBAUR's Archipterygium zurückzuführen sei.« Diese Bemerkung enthält einen negativen und einen positiven Theil; der erstere betrifft meine Archipterygiumtheorie, die bestritten wird, der zweite stellt die Möglichkeit einer neuen, der meinigen entgegensetzenden Ableitung des Gliedmaassenskelets auf.

Was das Verhalten des Archipterygiums zu Ceratodus betrifft, so kann ich nur bedauern, dass HUXLEY von meiner gerade auf Grund des Befundes des Gliedmaassenskeletes bei Ceratodus weitergebildeten Form des Archipterygiums²⁾ keine Notiz nehmen konnte. Er hätte gesehen wie das Archipterygium auch für Ceratodus Raum hat (vergl. oben pag. 399). Durch Ceratodus wird die biserialen Form des Archipterygiums begründet und diese Form wird durch die Selachier

¹⁾ Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Deutsche Ausgabe. Breslau 1873. pag. 34. Der bezügliche Passus ist ein dieser Ausgabe gewordener, dem englischen Original fehlender Zusatz.

²⁾ Ueber das Archipterygium. (1871.) Jen. Zeitschr. Bd. VII pag. 131.

postulirt. Die biseriale Form steht aber nicht im Widerspruche mit der uniserialen, denn die letztere erscheint nur als eine Reduction der ersteren, wie wiederum bei den Selachiern zu ersehen ist¹⁾. Wenn es also eine biseriale Form als primitive gibt, so muss jenen Beispielen zufolge zugegeben werden, dass die uniseriale daraus hervorgehen kann, und dass sie da, wo sie erkennbar erscheint, mit aller Wahrscheinlichkeit auch daraus hervorgegangen ist.

Hinsichtlich der von HUXLEY angenommenen Möglichkeit der Zurückführung der Gliedmaassen der höheren Wirbelthiere auf den Ceratodustypus, also auf das biseriale Archipterygium, möchte ich Bedenken äussern. Die in diesem Falle nothwendig anzunehmende axiale Reihe, dem Stamm des Archipterygiums entsprechend, würde zwischen die Vorderarmstücke oder die beiden Stücke des Unterschenkels fallen, also dahin, wo kein Skelettheil liegt. Denn wollte man das Intermedium als ein dem Stamm des Archipterygiums zugehöriges Stück betrachten, so widerspräche dem die Thatsache, dass es nie bis zum Basale (Humerus oder Femur) reicht, selbst nicht bei Ichthyosauriern, wo die bedeutendste Kürze der Stücke jene Beziehung am Möglichsten erscheinen liesse, dass also kein thatsächlicher Grund besteht, den Stamm es in sich fortsetzen zu lassen. Ein zweiter Gegengrund liegt in der Duplicität des Centrale. Sie ist zwar (abgesehen von den Enaliosauriern) bis jetzt nur im Tarsus von *Cryptobranchus* erwiesen (HYRTL, VAN DER HOEVEN, aber dieser eine Fall ist als Hinderniss schon deshalb bedeutend genug, weil wir im Carpus und Tarsus der Amphibien zwar mancherlei Conerescenzen von Skelettheilen, aber keinerlei, etwa durch Theilungen entstandene Vermehrung der Skelettheile kennen²⁾. Die Annahme, dass das einfache Centrale einen primitiven Zustand repräsentirt, das

1) l. cit. und A. BUNGE.

2) Die von WIEDERSHEIM (op. cit. pag. 137) erwähnte Vermehrung der Carpusstücke auf 10 in einem bei *Salamandrina* beobachteten Falle, kann wohl nicht hierher zählen, ebensowenig als die von demselben Forscher am Tarsus von *Triton cristatus* gemachte Beobachtung, die auch eine Vermehrung der Metatarsen und Phalangen betraf (pag. 149). In beiden Fällen handelt es sich um eine Anomalie, und WIEDERSHEIM ist gewiss im Rechte wenn er auch für den ersten Fall eine Entwicklungshemmung als einzige Ursache der Erscheinung in Frage stellt. Für die Vermehrung der Finger oder Zehen unter gleichzeitiger Vermehrung der Carpus- und Tarsus-Elemente könnte auch ein atavistisches Moment die Ursache abgeben, wenn nicht eine Missbildung (Duplicitas zu Grunde liegt. Zur Feststellung des Urtheils bedarf es jedoch der Kenntniss der Anordnung der bezüglichen Skelettheile.

doppelte Centrale dagegen einen secundären, ist also schwerer begründbar, als der umgekehrte Fall. Aus diesem zwiefachen Grunde möchte ich die von HUXLEY aufgeworfene Möglichkeit einer directen Vergleichung des vollständigen, biserialen Archipterygium (resp. des Ceratodentypus) mit dem Gliedmaassenskelet der höheren Wirbelthiere als mit den grössten Schwierigkeiten verbunden ansehen.

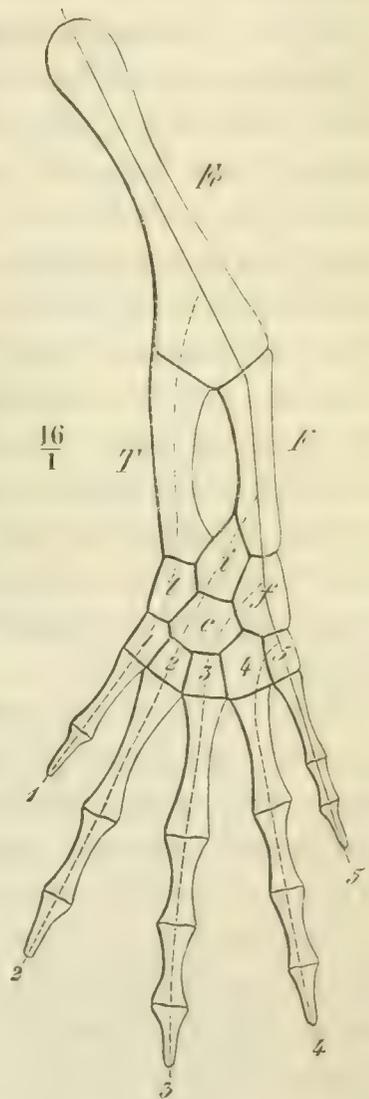
In anderer Weise erscheint der meinem Erklärungsversuche gemachte Einwurf, dass die Axe des Archipterygiums durch die Ulna (resp. Fibula) und nicht durch den Radius (resp. Tibia) laufen müsse. Es richtet sich dieser Einwurf aber nicht gegen das Fundament meiner Theorie, sondern nur gegen die Art der Anwendung derselben. Die Annahme eines Archipterygiums, aus einer Stammreihe und uniserial daran gefügten gegliederten Radien wird nicht dadurch beeinträchtigt. Nach der Art wie HUXLEY¹⁾ die Aenderung der Stellung der Gliedmaasse auffasst, ist jene Annahme durchaus geboten. Dagegen ist es nicht ausser jedem Zweifel, ob nicht auch eine andere Annahme zulässig sei, als die eine laterale Bewegung statuierende, durch welche die ursprüngliche Dorsalfläche der Gliedmaasse allmählig zur vorderen wird. Denkt man sich nämlich die Flosse aus der horizontalen in eine vertikale Lage übergehen, so wird man bei von da aus erfolgender allmählicher Vorwärtsrichtung der Gliedmaasse die frühere Dorsalfläche als ventrale erhalten, und dann wird die Axe des Archipterygiums durch den Radius (resp. Tibia) treten. Für beiderlei Annahmen liegen keine unmittelbaren Beobachtungen vor, allein ich gestehe bereitwillig, dass die HUXLEY'sche Annahme einen grösseren Grad der Wahrscheinlichkeit für sich hat. Ich halte sie für die bessere, weil die Anordnung der Flossen (bei Selachiern) und ihre Verbindung mit dem Körper eher auf jene Lageänderung hindeutet.

Die Verhältnisse des Carpus und Tarsus der Amphibien gestatten aber das, was von HUXLEY als ein Grund gegen meine Theorie angenommen wird, die Stammreihe an der ulnaren (resp. fibularen) Seite anzunehmen, und so den Typus des Archipterygiums auch in dieser Modification in seinem wesentlichen Verhalten zu begründen. In ganz gleicher Weise ist das auch für die Gliedmaasse der Enaliosaurier ausführbar. In allen diesen Fällen besteht ein gegliederter Stamm (Stammreihe), von dem vier gegliederte Radien

¹⁾ A Manual of the Anatomy of vertebr. animals. pag. 32.

abgehen. Eine Begründung wird dieser Aenderung ausser dem von HUXLEY hervorgehobenen, auf die Stellung der Gliedmaasse bezüglichen Verhalten, durch einen Befund am Intermedium. Bei meiner früheren Untersuchung¹⁾ hatte ich dieses Knorpelstück bei Salamander-Embryonen mit Dottersack für den Carpus »in unentschiedenen Beziehungen« zu Radius und Ulna dargestellt und auch für den Tarsus waren mir keine ausgesprochenen Beziehungen zu einem Knochen des Unterschenkels hervorgetreten. Dem gegenüber fand ich später an Larven bei etwas mehr differenzirtem Skelet eine unverkennbare Beziehung des Intermedium zur Ulna an der vorderen, wie zur Fibula an der hinteren Gliedmaasse, so dass ein Blick vorzüglich auf letzteres Object genügt, um die darin sich kundgebende laterale Verbindung der Radien mit einer durch die Fibula sich erstreckenden Axe des Gliedmaassenskelets erkennen zu lassen (s. Holzschnitt). Auch in den von WIEDERSHEIM gegebenen trefflichen Figuren sind solche Verhältnisse wahrnehmbar. Das Intermedium im Tarsus von Salamandrina (Fig. 79) wie von Geotriton (Fig. 112) ist bedeutend in die Länge gestreckt und correspondirt mit der dieser Ausdehnung entsprechenden Axe der Fibula. Letzteres trifft sich bei minderer Längsentfaltung auch für das tarsale Intermedium von Salamandra atra (Fig. 117) und Triton cristatus (Fig. 114). In dem von mir vor 12 Jahren abgebildeten Tarsus eines Embryo von Sal. maculosa ist übrigens schon eine nähere Beziehung des Intermedium zur Fibula ausgedrückt. Wer die Formerscheinungen nicht für gleichgiltig ansieht, sondern sie als durch ursprünglich ausser ihnen gelegene Causalmomente entstandene, demnach als gesetzmässig bedingte beurtheilt, wird in jenem Verhalten des Intermedium Beziehungen erkennen müssen, die nur auf eine Anfügung dieses Stückes an

Fig. 1.



¹⁾ Untersuchungen I. pag. 5.

die Fibula schliessen lassen. Kann man aber von dem Intermedium aus in distaler Richtung eine Reihe von Skelettheilen sich fortsetzend nachweisen, so kann diese sammt dem Intermedium auf einen Radius (Strahl) bezogen werden, wie ähnlich auch mit der Tibia ein solcher vom Femur beginnt. Für die Vordergliedmaasse hat ähnliches zu gelten.

Ich halte also die von mir gegebene Deutung des primitiven Gliedmaassenskeletes der höheren Wirbelthiere in ihrer Ableitung vom Flossenskelete der Selachier nicht nur für begründbar, sondern auch für begründet, und kann nur die Entgegnung als triftigen Einwand gelten lassen, welche den Nachweis liefert, dass in jenem zum grossen Theile noch bei den Amphibien vollständig existirenden primitiven Skelet kein dem von mir als Flossenstamm bezeichneter Complex erkannt werden könne, und dass die Anordnung der übrigen Stücke nicht auf diesem Stamme angefügte gegliederte Radien (Strahlen) beziehbar seien. Ein solcher Nachweis ist noch nicht geliefert worden. Hatte ich mich darin geirrt, dass ich die in das Gliedmaassenskelet der Amphibien übergehenden Radien an einer andern Seite des Stammes angefügt vorstellte, weil ich den mit Humerus oder Femur beginnenden Stamm durch die Speichen- (resp. Schienbein-) Seite der Gliedmaasse verlaufend dachte, so hat dieser Irrthum etwas relativ minder Wesentliches betroffen, denn das Wesentliche meiner Theorie lag nicht in der speciellen Vergleichung der einzelnen Stücke nicht in dem Nachweis besonderer Homologien zwischen allen einzelnen bei Fischen und Amphibien bestehenden Elementen des Gliedmaassenskelets, sondern vielmehr in der Aufstellung einer Grundform für jene mannigfachen bis dahin nicht verstandenen Skeletbildungen.

In meiner grösseren Arbeit habe ich, von der Vordergliedmaasse ausgehend, bereits dieses Wesentliche hervorgehoben, indem ich meine Ergebnisse in folgenden hier wörtlich wiedergegebenen Passus zusammenfasste¹⁾: »Am Skelet der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere lässt sich also im Wesentlichen die gleiche Einrichtung wie am Metapterygium der Brustflosse der Selachier erkennen. Eine Folge von Skeletstücken, von denen die proximalen stärker sind als die distalen, bildet die Stammreihe, an welchen seitlich gegliederte Radien

¹⁾ Untersuchungen II. pag. 166.

sitzen. Bei den Selachiern sind diese zahlreicher. Die oberen Glieder der Stammreihe, vor Allem das Basale, tragen viele Radien. Bei den Amphibien tritt von jedem Glied der Stammreihe, auch von dem aus dem Basale des Metapterygium hervorgegangenen »Humerus«, nur Ein Strahl ab, der wieder gegliedert ist, und wie die folgenden Strahlen einige seiner Glieder in plattenförmige Stücke umgewandelt zeigt, die zusammen einen besonderen Abschnitt bilden, den Carpus, von dem die Enden der Strahlen als Metacarpus und Phalangen hervorgehen.«

An dieser Darstellung habe ich auch heute, nach elf Jahren, kein Wort zu ändern, denn das was sie geben sollte, wird durch die besprochene Modification nicht berührt. Als ebenso wie der Verlauf der Stammreihen erst in zweiter Linie stehend, halte ich die Zahl der Strahlen, darin hat sich mir gleichfalls eine Modification der Auffassung aufgedrängt. Wie die Zahl schon bei den Selachiern eine ausserordentlich variable ist, sehe ich sie auch für die höheren Wirbelthiere nicht mehr in dem engen Rahmen begrenzt, wie ich das in der Aufstellung einer tetractinoten Form des Archipterygiums ausdrückte¹. Ich musste aber schon damals anführen, dass noch Reste eines fünften Strahles bestehen. Damit entkleidete sich die Bezeichnung »tetractinot« ihrer principiellen Bedeutung, und sie drückte nur der polyactinoten Form gegenüber eine Minderzahl der Radien aus, welcher Zustand sich besser als oligactinot bezeichnen lässt. Spricht sich in einer Betonung des Mehr oder Minder auch kein strenger Gegensatz aus, so entspringt daraus gerade ein Vorzug für die Bezeichnung, da bei der Ableitbarkeit von beiderlei Zuständen von einander ein solcher Gegensatz auch nicht in aller Schärfe behauptet werden darf.

Die Zahl der Radien als eine auf die Vierzahl beschränkte aufzugeben, oder diese doch nicht als einen exclusiven für die höheren Wirbelthiere sich treffenden Befund anzusehen, veranlassen mich mehrfache Gründe. Einmal ist es das vorhin berührte Vorkommen von Resten eines anderen Radius am ulnaren oder fibularen Rande der Gliedmaasse (bei Enaliosauriern, wo dann nach der gegenwärtig zu gebenden Darstellung die Anfügung an der anderen Seite des

¹ Ueber das Skelet der Gliedmaassen der Wirbelthiere. Jen. Zeitschrift Bd. V pag. 447.

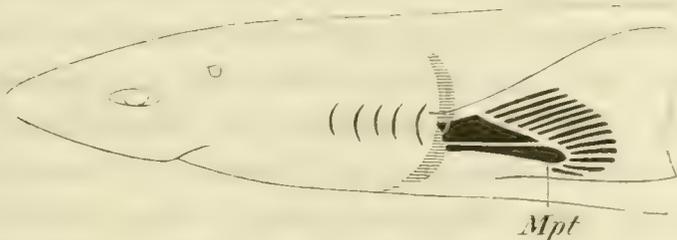
Stammes der primitiven Gliedmaassenskeletform, wieder auf ein biseriales Archipterygium verwiese. Dann würde auch der von BORN bei Anuren als sechster Finger beschriebene Complex von Skelettheilen gleichfalls auf einen aber der Speichenseite der Vordergliedmaasse zukommenden, bei den Uebrigen nicht mehr zur Entwicklung gelangenden Rest eines Radius zu deuten sein. Endlich muss ich als triftigsten Grund die Möglichkeit anführen, dass auch weniger als vier Radien mit der Stammreihe dem Gliedmaassenskelet zu Grunde liegen, dann nämlich wenn sich erweisen sollte, dass das einfache Centrale carpi einen primitiven Zustand repräsentirt und nicht, wie nur durch die Vergleichung mit der Hintergliedmaasse von *Cryptobranchus* zu folgern ist, aus zweien untereinander verschmolzenen entstand. Dieses einfache Centrale carpi lässt nämlich die Auffassung zu, dass es zwei distale Reihen (also zwei Finger) mittels des Intermediums dem Stamm verbindet, so dass also hier innerhalb des Archipterygiums ein getheilter Strahl bestanden habe. Da eine solche Auffassungsweise nicht so einfach abzuweisen ist, kann auch auf die Fingerzahl der Gliedmaasse nicht ein solcher Werth gelegt werden, dass sie für Bestimmung der Radienzahl für alle Fälle exclusiv bedeutsam sei. Es passt aber auch eine solche Theilung eines Strahls völlig in den Rahmen des Archipterygium. Für manches speciellere Verhalten, Lageverschiebungen der *Carpalia* und dergl., müssen auf reicheres Material ausgedehnte Forschungen Aufklärung bringen.

Mit Vorstehendem glaube ich die Bedenken beseitigt zu haben, welche der Aufstellung einer Grundform des Skeletes für die paarigen Gliedmaassen der Wirbelthiere entgegengestellt werden konnten. Diese Grundform ist das biseriale Archipterygium. Von ihm ausgehend können einerseits alle den Fischen zukommende Einrichtungen abgeleitet werden, sowie andererseits auch die höheren Wirbelthiere ihr Gliedmaassenskelet auf diese Grundform zurückführen lassen, indem deren wesentlichste Verhältnisse, eine Stammreihe und dieser lateral angefügte Strahlen, auch noch bei den Amphibien deutlich zu erkennen sind. Dass dieses Archipterygium in beiden grossen Gruppen der gnathostomen Wirbelthiere in sehr verschiedener Weise Modificationen erleidet, entspricht der Divergenz dieser Gruppen; dass es in den am weitesten vom Ausgangszustande entfernten Abtheilungen dieser Gruppen (Teleostier — Vögel und Säugethiere) die relativ grössten Umgestaltungen zeigt, ist wieder nur der Ausfluss der naturgemässen Stellung dieser Ab-

theilungen. Aus der Mannigfaltigkeit der Modification das Einheitliche der Form zu finden, ist aber Aufgabe der vergleichenden Forschung.

Zur Erläuterung der zwei Hauptformen des Gliedmaassenskeletes der Wirbelthiere gebe ich die beiden untenstehenden Figuren (2 und 3) woran ich einige Bemerkungen knüpfen will. Fig. 2 stellt den Vordertheil des Körpers eines Selachiers dar, in welchem der Schultergürtel angedeutet ist. In die Umrisse der darangefügten Brustflosse ist deren Skelet nach dem Typus von Acanthias etwas vereinfacht eingezeichnet. Die Brustflosse ist von der ventralen Fläche gesehen. Man beachte für später die schräge Anordnung der drei Basalia am Schultergürtel. Das Metapterygium (*Mpt*) liegt medial, und hat noch einige Radien an seiner medialen

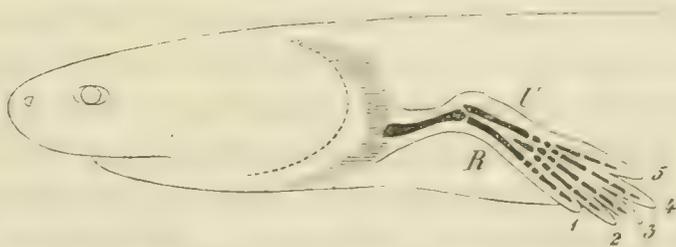
Fig. 2.



Seite. Eine Rückbildung des Pro- und Mesopterygium wird das Basale des Metapterygium als einziges Verbindungsstück der Flosse mit dem Schultergürtel erscheinen lassen, und der ganzen Gliedmaasse grössere Freiheit der Bewegung am Schultergürtel gestatten. Dass nur ein Basale, jenes des Metapterygiums existirt, ist von Scymnus bekannt.

Vergleichen wir hiermit das Gliedmaassenskelet eines Amphibium. In Fig. 3 ist eine der vorigen entsprechende Ansicht des Vordertheils eines Amphibium gegeben. An dem dorsal in Scapula, ventral in Coracoïd verlaufenden Schultergürtel sitzt die Gliedmaasse

Fig. 3.



mittelst eines einzigen Skelettheiles, des Humerus. Die Stellung der Gliedmaasse ist der Wirklichkeit entsprechend, die Dorsalfläche

ist lateral gerichtet. Es ist also hier, im Vergleiche mit der anderen Figur, die entgegengesetzte Fläche sichtbar. Das eingetragene Skelet habe ich nach dem im Allgemeinen bereits früher begründeten Verhalten schematisch gehalten, demgemäss auch fünf Finger dargestellt. Es wird gestattet sein auch für die meist nur vierfingerige Vordergliedmaasse fünf Finger als das primitive Verhalten anzunehmen. Vorderarm und Hand bilden noch einen mehr einheitlichen Abschnitt, so dass nur der Oberarm vollständiger differenziert erscheint. Würden wir die dorsalgeschlagene Flosse der Selachier ventralwärts wenden, so dass ihre Dorsalfäche zur Ansicht käme, so wäre eine mit dem Arme der Amphibien übereinkommende Stellung erfolgt. das Metapterygium läge oben, entspräche dem Ulnarrande. Die radialwärts angefügten Radien böten dieselben Verhältnisse wie die Radien, die am Armskelete in Fig. 3 nach den Fingern 1—4 auslaufen. So dürfte bei aller Verschiedenheit, welche diese beiden von einander entfernten Typen darbieten, doch das Gemeinsame zu erkennen sein, und die höhere Form mit der niederen sich verknüpfen lassen. Für die Verschiedenheit der Stellung muss auch die bereits am Humerus begonnene Torsion als Factor gelten, sowie die Differenzirung des Ellbogengelenkes. Eine nähere Einsicht in diese Zustände wird erst von der einer richtigen Methode folgenden myologischen Untersuchung zu erwarten sein, denn die Formveränderungen des Skelets können nur im Zusammenhange mit der Muskulatur verstanden werden.

Wenn durch das Archipterygium die Frage nach dem Zusammenhange der Gliedmaassenskelete und damit der Gliedmaassen selbst einer Lösung nahe gebracht ist, so tritt uns das dritte der Eingangs aufgestellten Probleme in um so dichter Verhüllung entgegen. Man kann sich auch hier mit dem was uns die Ontogenie bietet begnügen, auch mit noch Geringerem Vorliebe nehmen: mit der bestehenden Thatsache, dass es Gliedmaassen gibt, die nach diesem oder jenem Typus gebaut seien. Hat man aber einmal das all diesen mannigfaltigen Bildungen Gemeinsame erkannt, so ist damit auch das neue Problem entstanden, jenes nämlich, dessen Gegenstand die Herkunft eben der gemeinsamen Grundform, des Archipterygium, ist. Die vergleichende Skeletlehre kann auch da zur Führerin werden. Zieht man mit dem Archipterygium auch den es tragenden Skelettheil, in seinem einfachsten Zustande ein knorpeliges Bogenstück, in Betracht, so gewinnt man damit eine neue Beziehung, und vergrössert den Umfang der Frage. Dies wird dadurch geboten, dass

keine Gliedmaasse ohne jenen Bogen — den Gliedmaassengürtel — existirt. Suchen wir nach Vergleichungsobjecten, so werden das nur solche sein können, die einen im ventralen Theile des Wirbelthierkörpers liegenden Bogen und damit in Zusammenhang lateral angefügte, also nach aussen gerichtete Skelettheile tragen. Da letztere den unteren Bogenbildungen der Wirbelsäule abgehen, können die von diesen abzuleitenden Rippen nicht in Betracht kommen. Dagegen finden wir knorpelige Bogen mit lateral gerichteten knorpeligen Stäben besetzt im Kiemenskelet der Selachier. Es sind das offenbar sehr tief begründete Einrichtungen, denn die Knorpelstücke der Kiemebogen erhalten sich mit vielen Modificationen bei den Fischen. Wenn nun auch in den Bogen des Kiemenskelets eine Aehnlichkeit mit den Gliedmaassenbogen erkannt werden könnte, so ist durch die Kiemenstrahlen wohl nicht ohne Weiteres etwas dem Archipterygium Aehnliches gegeben. Dazu wäre erforderlich, dass die Anordnung der Kiemenstrahlen in einer dem Archipterygium gleichen Weise sich darstelle. Sie ist bei aller Mannigfaltigkeit doch meist sehr davon verschieden. Man vergleiche darüber die Beschreibung im dritten Hefte meiner Untersuchungen. Unter den vielerlei Formen und Combinationen unter denen die Radien der Kiemebogen auftreten, bestehen jedoch einige, welche in Bezug auf das Archipterygium unser Interesse erwecken. Es sind dies erstlich getheilte Radien. Ein Radius läuft distal in mehrfache Enden aus. In andern Fällen sind einzelne Radien bedeutend vergrössert, länger und stärker, was sich als eine Weiterbildung des gewöhnlichen Verhaltens herausstellt, denn es ist Regel, dass der am Bogen die Mitte der Höhe einnehmende Strahl, oder auch mehrere da angebrachte, stärker sind, als die dem dorsalen und ventralen Ende genäherten. Am auffallendsten hatte ich diese mächtige Entfaltung der mittleren Strahlen bei *Pristis* und *Rhynchobatus* gefunden¹. Hier besteht sogar die Einrichtung, dass der mittelste, bedeutend verlängerte Strahl an seiner Basis mit anderen Strahlen verschmolzen ist. Dieser Mittelstrahl ist dadurch functionell umgewandelt, er ist zu einer Stütze von anderen Skelettheilen geworden, die ursprünglich ihm gleich waren, wie denn jede der beiden an dem vergrösserten Mittelstrahl sitzenden Reihen continuirlich in die noch am Bogen sitzenden Radienreihen aufwärts wie abwärts sich fortsetzt. Daraus kann man

¹) Untersuchungen III. pag. 159.

ersehen wie die ganze Einrichtung sich aus einer Differenzirung der Radien ableitet. Etwas ähnliches habe ich am Gliedmaassen-skelete von Haien und Rochen beschrieben¹⁾, wo ein marginaler Radius, der in seinem einfachsten Befunde gar nicht von seinem Nachbar zu unterscheiden ist, diese benachbarten Radien an sich inseriren lässt. Daraus war die Entstehung des Propterygium abzuleiten. So geht auch hier an dem Kiemenskelet ein Radius in eine Stützbildung anderer ihm ursprünglich ebenbürtiger Radien über. In diesem Verhalten ist also ein Radius zur Axe zweizeilig ihm angereihter Radien geworden, und darin kann schwerlich ein mit dem Typus des Archipterygiums übereinstimmender Befund verkannt werden. Es muss also zugegeben werden, dass im Kiemenskelet eine mit der Grundform der Gliedmaassen ähnliche Bildung auftreten kann. Sie ist nachgewiesen. Daraus sofort eine Homodynamie abzuleiten, wäre jedoch nicht zu billigen, denn es stehen dieser Operation noch mancherlei Hindernisse im Wege, die zuvor zu prüfen sind. Zum ersten ist der Gliedmaassenbogen ungegliedert, der Kiemenbogen in Gliedstücke getheilt, zum zweiten laufen die biserial angeordneten Radien des Kiemenbogens in dem angezogenen Falle in Reihen von solchen aus, welche dem Kiemenbogen ansitzen; zum dritten endlich besteht zwischen dem Gliedmaassengürtel und den Kiemenbogen eine solche Differenz der Lagebeziehungen zum Körper, dass eine ursprüngliche Gleichartigkeit beider nur nach der Begründung einer stattgefundenen Lageveränderung wahrscheinlich gemacht werden kann.

Was den ersten Punct betrifft, so ist die Gliederung der Kiemenbogen als eine Anpassung an die Function anzusehen, ebenso wie sie es an dem, wie ich früher begründet habe²⁾, gleichfalls aus Kiemenbogen hervorgegangenen Kiefer- und Zungenbeinbogen ist. Die in dieser Gliederung sich äussernde Differenzirung ist zugleich verschieden nach der Art der Function. Sie ist aber auch ein secundärer Zustand, im Gegensatz zu einem primären, indifferenten, in welchem die Bogen noch nicht in einzelne Abschnitte getheilt sind. Ist nun der Kiemenbogen als ein ursprünglich Ganzes aufzufassen, an dem wahrscheinlich in Anpassung an differente Leistungen verschiedenartige Sonderungen auftraten, so muss die Annahme

¹⁾ Ueber das Skelet der Gliedmaassen der Wirbelthiere. Jen. Zeitschr. V. pag. 418 flgd.

²⁾ Untersuchungen III. pag. 183 u. 205.

zugelassen werden, dass ein solcher Bogen ungegliedert bleibt, wenn die an ihm gestellten functionellen Ansprüche es erfordern. Dies ist nun hier durch die Beziehung zur Gliedmaasse gegeben, und wenn wir Schulter- und Beckengürtel der Selachier, resp. deren Bogen-theile ungegliedert, oder da wo bei ersteren ein oberes Stück vom Haupttheile abgesetzt ist, in anderer Weise gegliedert treffen, als die anderen, aus Kiemenbogen hervorgegangenen oder solche noch vorstellende Bogenbildungen es sind, so wird das nur wieder im Zusammenhang mit der Function zu beurtheilen sein. Es wird daraus begreiflich, dass die Ausbildung der Gliedmaasse an dem Theile des Gürtels der sie trägt, eine Gliederung nicht zur Entfaltung kommen lässt, und wenn man sieht, dass dieser Theil bei den Selachiern sogar bedeutend verstärkt ist, so dürfte das wohl nur als eine Bestätigung dieser Auffassung gelten können. Die fehlende Gliederung des primitiven Gliedmaassengürtels kam daher nicht als Grund gegen eine Vergleichung mit einem Kiemenbogen gelten.

Der zweite Punct betrifft den Umstand, dass am Kiemenbogen ausser dem einem Archipterygium vergleichbaren Complexe noch andere Radian ansitzen. Es wird also für diese ein gänzlich Schwenden vorauszusetzen sein, wenn der nach dem Typus des Archipterygium gestaltete, wirklich einem solchen entsprechen soll. Diese Rückbildung von Radian ist für sich betrachtet keine singuläre Erscheinung, deren Annahme ein Hinderniss für jene Vergleichung abgeben könnte, denn wir finden gerade im Verhalten der Radianzahl selbst innerhalb der engeren Schranken des Flossenskeletes zahlreiche und bedeutende Differenzen. Selbst bei den Individuen einer Species estehen Verschiedenheiten, und diese treffen sich auch an den Radian der Kiemenbogen. Andererseits kann aber auch die Fortsetzung von Radian von einem dem Archipterygium ähnlichen Gebilde auf den Kiemenbogen gerade als Vermittelungsglied gelten, als ein Beleg für die Entstehung des Archipterygiums aus Radian. Damit empfinde der erwähnte Befund sogar eine sehr grosse Bedeutung. Vereinigt man damit die Thatsache, dass bei den Selachiern fast stets mehrere Stücke, und darunter solche die unzweifelhafte Radian sind, dem Gliedmaassengürtel ansitzen, dass dasselbe auch bei Ganoïden und Teleostiern besteht, wenn auch bei den letzteren meist nur durch die Basalia repräsentirt, so wird man zu dem Schlusse gelangen, dass in dieser Ueberzahl viel weniger von einem Archipterygium abgelöste und zum Gliedmaassengürtel getre-

tene, als vielmehr dem letzteren primär zukommende Radian zu sehen seien. Ich habe früher dieses Vorkommen von Radian am Gliedmaassenbogen der Selachier als etwas secundäres betrachtet, es von einem Uebertritte von Radian von der Gliedmaasse auf den Bogen abgeleitet. Jetzt möchte ich annehmen, dass das Vorkommen von Radian am Bogen einfach als primitiver Zustand zu gelten habe. Jene Annahme setzt eine Lageveränderung voraus die nicht direct beobachtet ist. Diese Auffassung dagegen stützt sich auf die Vergleichung thatsächlicher Befunde, und damit verbessere ich einen früheren Fehler. Damit wäre also die Fortsetzung von Radianreihen vom Archipterygium auf dem Bogen nicht nur kein Grund gegen die Auffassung der Genese des Archipterygium, sondern sie gibt sogar ein gutes Belegstück für sie ab.

Viel belangreicher ist der dritte Punct. Ist das Skelet der Gliedmaasse aus einer mit dem der Kiemen übereinstimmenden Bildung hervorgegangen, so werden die Kiemenbogen und die Gliedmaassengürtel homodynamische Theile sein, und dem widerstrebt aufs entschiedenste die Differenz der Lage von beiderlei Theilen am Körper. Es wäre also die Triftigkeit dieser Lagedifferenz in Prüfung zu ziehen. Von dem Gewichte dieser Differenz wird abhängen, ob wir jene Theile für homodynamisch erklären dürfen oder nicht. Daraus kann man die Frage formuliren: Können Theile, die eine entschieden differente Lage besitzen, homodynamisch sein, oder ist die Differenz der Lage von vorn herein ein Grund gegen die Erklärung des Bestehens einer Homodynamie? Hierzu muss ich bemerken, dass es sich hier nicht um specielle Homologie, sondern um eine allgemeine Homologie der Reihe, also Homodynamie handelt. Gehen wir zur Beleuchtung dieser Frage von einem völlig unbestrittenen Gegenstande aus, nämlich von der Extremität der höheren Wirbelthiere. Es wird kaum Jemand beikommen die Vorderextremität, oder einen Theil derselben, nicht für ein durchaus homologes Gebilde zu halten, und ich glaube, dass die Erklärung: die Homologie des Humerus eines Schwans und einer Gans etwa, gehörte zu den schwierigst verständlichen Dingen, ja zu den grössten Problemen der vergleichenden Anatomie, Verwunderung erregen würde, ebenso wie die Behauptung, dass die Hintergliedmaassen eines Chimpanse und eines Orang gleichfalls nicht homolog wären. Und doch könnte hier der Zweifel als Ausdruck tieferer Einsicht gelten, denn diese unter einander verglichenen Theile sind entschieden in sehr differenten Lagebeziehungen zum Körper der Thiere. Die Vorderglied-

maasse des Schwans ist durch eine grössere Wirbelzahl vom Kopfe geschieden als jene der Gans. Wenn bei beiden der erste Spinalnerv homolog ist, ebenso wie es der 9te oder 10te ist, wie der Zahl nach jeder andere, so empfängt der Flügel des Schwans ganz andere Nerven als jener der Gans, oder, mit anderen Worten ausgedrückt, die Vorderextremitäten beider Vögel sind mit sehr differenten Strecken der Axe des Körpers in Verbindung. Das andere Beispiel fusst auf demselben Boden. Die Hintergliedmaasse des Orang bezieht andere Spinalnerven als jene des Chimpanzé, sie ist bei beiden Affen an anderen Theilen der Körperaxe angefügt. Die Uebereinstimmung der verglichenen Theile liegt also in offenem Widerstreit mit den Lagebeziehungen. Man steht damit vor der Alternative, entweder die Vergleichung aufzugeben oder nach einer Lösung jenes Widerstreites zu suchen. Letzteres ist die Aufgabe der Forschung. In dieser Beziehung sind aber nur die Anfänge gemacht, und man behilft sich noch mit der Annahme einer stattgehabten Lageveränderung¹⁾. Diese muss von jedem zugestanden werden der auch nur die Verwandtschaft jener kleinen Gruppen zugibt, aus denen ich obige Beispiele wählte.

Das Bestehen einer Lageveränderung ist aber auch erwiesen, und darin liegt der Anfang zur Aufhellung des Dunkels, welches diese Frage deckt. Es sind die Untersuchungen E. ROSENBERG'S²⁾ über die Wirbelsäule der Primaten, durch welche der Vorgang einer solchen Ortsveränderung der Beziehung des Beckens zur Wirbelsäule in seinen einzelnen Stadien gezeigt ward. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass die in der Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule unter den Primaten, speciell beim Menschen und den anthropoiden Affen bestehenden Differenzen auf Verschiebungen des Beckens

¹⁾ Man könnte hieraus folgern, dass die vergleichende Anatomie einen falschen Weg eingeschlagen habe, indem sie zuerst nach der Homologie der einzelnen Theile forschte, und das Verhalten des Theiles zum Ganzen offen liess. Das wäre nicht richtig, denn aus der Erkenntniss der einzelnen Theile entsteht erst die Frage für's Ganze. Wer die Extremitäten der Wirbelthiere z. B. für ganz differente Bildungen hält, die der Beziehungen unter sich völlig entbehren, dem wird es auch gleichgültig sein müssen, wie sich diese heterogenen Gebilde zum Körper verhalten. Erst durch die in den Zusammenhang dieser Gebilde gewonnene Einsicht wird die Lagebeziehung Problem. Ersteres hat also letzterem vorangehen müssen.

²⁾ Ueber die Entwicklung in das Centrale carpi des Menschen. Dieses Jahrbuch I. pag. 83.

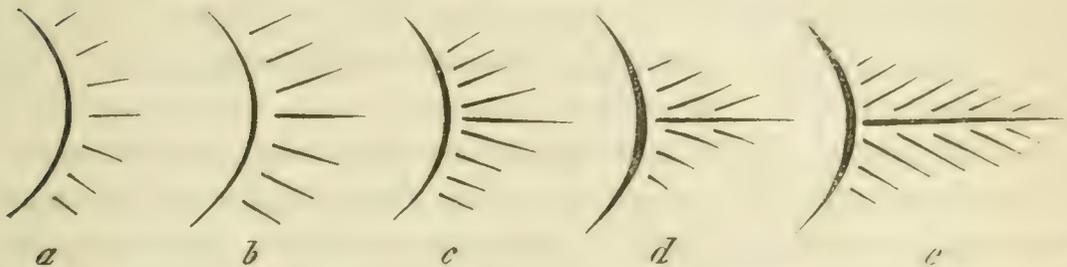
zurückzuführen sind, die theilweise sich noch während der individuellen Entwicklung vollziehen. Wir dürfen somit die Hypothese als begründet ansehen, nach welcher die Verschiedenheiten in den Lagerungsbeziehungen der Gliedmaassen zur Wirbelsäule als in den einzelnen kleineren und grösseren Abtheilungen der Wirbelthiere erworbene Zustände zu betrachten sind. In dieser Beziehung sind auch die von M. FÜRBRINGER¹ gegebenen, die Vorderextremität sammt Muskeln und Nerven betreffenden Ausführungen von grosser Wichtigkeit, und ich erlaube mir, um nicht dort Auseinandergesetztes hier wiederholen zu müssen, auf jene Arbeit zu verweisen.

Wir halten demnach die Vordergliedmaassen der Wirbelthiere für einander homolog, obgleich sie differente Beziehungen zur Wirbelsäule (und zu Nerven) besitzen, und dasselbe hat auch für die Hintergliedmaassen Geltung. Die Vergleichung geschieht auf Grund jener Hypothese der Lageveränderung und diese Hypothese ist eine wohl gegründete. Wenn aber die Homologie der Gliedmaassen durch deren Lagedifferenz nicht beeinträchtigt wird, so ist letztere auch kein ausreichender Grund gegen die übrigens längst anerkannte Homodynamie zwischen dem vorderen und hinteren Paare, und es muss die oben in dieser Beziehung aufgeworfene Frage bejaht werden. Wie die Homodynamie zwischen den Gliedmaassen selbst aufrecht zu erhalten ist, so ist sie es für die primitiven Zustände, von denen ich ausging, auch zwischen dem Gliedmaassenskelete und dem Skelete der Kiemenbogen. Die bisher vorauszusetzende Wanderung der Gliedmaassen ist lange nicht so bedeutend als jene, welche in den Lagedifferenzen zwischen Vorder- und Hintergliedmaassen in den einzelnen Abtheilungen sich ausspricht. Für die Vordergliedmaassen ist die Verbindung ihres Gürtels mit dem Kopfe bei Ganoiden und Teleostiern noch ein unmittelbarer Hinweis auf jene primitive Beziehung, und in der Innervation einiger zum Schultergürtel tretenden Muskeln durch Kopfnerven hat sich gleichfalls noch eine Spur jenes Verhältnisses forterhalten. Die Verschiedenheit aber, die sowohl im Skelete dieser mit einander verglichenen Theile, wie in ihrem Gesamtverhalten sich ausspricht, muss von der Differenz der Function abgeleitet werden, welche beiderlei Bildungen trifft. Leitet sich das Archipterygium von einer im Kiemenskelete vorhandenen Bildung ab und darf der Gliedmaassengürtel als ein aus

¹ Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. Dieses Jahrbuch I. pag. 680 u. fgd.

seinem ursprünglichen Verbinde gelöster, mit inneren Kiemenbogen homodynamer Bogen betrachtet werden, so schliessen sich die gesammten Gliedmaassen der Wirbelthiere morphologisch dem Kiemenapparate, ihr Skelet dem Kiemenskelet an. Dass die Gliedmaassen der Cyclostomen fehlen, ohne jede Spur, so dass der Mangel nicht aus einer Rückbildung erklärt werden kann, dass aber ebenso der gesammte Apparat der inneren Kiemenbogen sammt deren Derivaten fehlt, ist gewiss nicht ohne Bedeutung. In der Ontogenie der Seelachier hat sich nichts hierher beziehbares mehr erhalten, vielmehr

Fig. 4.



treten die Gliedmaassen sogar als horizontale Vorsprünge auf, während sie mehr oder minder vertikal erscheinen müssten, wenn an ihnen etwas von jener Verwandtschaft ausgesprochen wäre. Es ist das für unsere Hypothese eine negative Instanz, welche darauf hinweist, dass die Sonderung des kientragenden Bogensystems in solche, welche, locomotorische Bedeutung gewinnend, die ursprüngliche Beziehung aufgaben, und in solche die letztere beibehielten, in einer fernabliegenden Periode vor sich gegangen sein wird. Bedeutungsvoller scheint mir das was durch das Skelet bezeugt wird. Vorstehende Serie Holzschnitt Figur 4 erläutert in einigen Schematen diese Beziehungen. Ein bogenförmiger Skelettheil ist mit lateralwärts ausstrahlenden Knorpelstäbchen besetzt. In Figg. *a*, *b*, *c* ist der Typus der Kiemenbogen und Kiemenbogenstrahlen ausgedrückt, in Fig. *a* der indifferenteste Zustand. In *b* und *c* ist der Mittelstrahl mächtiger. Es trifft das für manche Haie. »Einigemal sah ich, dass ein Strahl einen zweiten an der Basis eingelenkt trug«, wie denn dem Mittelstrahl die nächsten fast unmittelbar ansitzen. In Fig. *d* ist, an diese Beziehungen des Mittelstrahls zu benachbarten anknüpfend, die Verbindung zweier Radienpaare mit dem Mittelstrahl dargestellt, Fig. *e* repräsentirt einen weiter gebildeten Zustand, der in dem Flossenskelet von *Ceratodus*

realisirt ist, wenn wir davon absehen, dass in der Figur noch Radien am Bogen sitzen. Der am Kiemenbogen als Mittelstrahl erscheinende Knorpelstab ist so zum Stamm geworden, an welchem biserialen Radien angeordnet sind. Wie diese Form durch die exquisit biserialen Radien dem Flossenskelet von *Ceratodus* nahe kommt, so greift sie auch auf den Typus der Selachier über, da hier ausser dem im Metapterygium verlaufenden Flossenstamm noch andere, Radien repräsentirende, oder aus Verschmelzung der Basalstücke von solchen hervorgegangene Knorpelstücke dem Bogen ansitzen. Dass diese das Pro- und Mesopterygium darstellenden Stücke obere, dorsal vom Metapterygium sitzende sind, lehrt ihre Anfügung an die Bogen bei den primitiveren Formen der Haie, in einer schrägen von vorne und oben, nach hinten und unten absteigenden Linie. (Vgl. Holzschnitt Fig. 2.) Wir hätten also hier in der letzt dargestellten Form einen Zustand, der rückwärts ebenso in die Befunde des Kiemenbogenskeletes führt, wie er vorwärts das Skelet der Gliedmaassen von sich ableiten lässt. Für letzteres wird es zur Grundform, und nach ihr muss ich jetzt das, was ich bisher als »Archipterygium« bezeichnete, modificiren, denn nur aus dieser Form sind die Skelete der Gliedmaassen sämtlicher Wirbelthiere, mittelbar oder unmittelbar zu vergleichen. In dieser Beziehung wäre bei den Selachiern eine primitivere Form des Flossenskeletes als bei *Ceratodus* und *Protopterus* vorhanden.

Von jener Form des Archipterygiums sind in allen grossen Abtheilungen am Gliedmaassenskelete nur bedeutendere oder geringere Abschnitte vorhanden. Unterscheiden wir Bogenradien, solche die direct am Bogen sitzen, Stammradien, solche die vom Flossenstamme getragen werden, so sind beide Abtheilungen wieder in obere und untere zerlegbar. Bei den Selachiern und Chimären beständen obere Bogen- und Stammradien, sowie Reste unterer Stammradien. *Lepidosiren* und *Protopterus* besitzt nur untere Stammradien¹⁾. Obere und untere Stammradien sind bei *Ceratodus* vorhanden, und vorwiegend obere Stammradien bilden mit das Gliedmaassenskelet der Amphibien.

Die bis hierher geführte Vergleichung der Gliedmaassen stützt sich wesentlich auf das Skelet. Im Verhalten des Skeletes ist es, worin sich eine Aehnlichkeit, ja eine gewisse typische Uebereinstim-

¹⁾ Vergl. darüber BUNGE, Jen. Zeitschr. Bd. VIII. pag. 304.

nung zwischen sonst sehr differenten Bildungen zeigt: Diese Bedeutung der Skeletbefunde, das lange Fortbestehen derselben in ihren ausgesprochenen fundamentalen Einrichtungen, gründet sich auf die passive Natur des Skeletes. Lediglich stützende Theile erleiden bei Aenderung der speciellen Function des Organs dem sie angehören, keinen stets gleich bedeutenden Eingriff, denn eine Stütze kann nach mancherlei Richtungen noch von gleichem Werthe sein. Auch die Qualität der Gewebe ist dabei in Betracht zu nehmen. Aus diesem Conservativismus des Skelets entspringt aber auch der hohe Werth der Osteologie.

In der Vergleichung des Gliedmaassenskeletes mit dem Skelete der Kiemen habe ich fürs Allgemeine nichts Neues ausgesprochen. Etwas hierher beziehbares ist schon vor langer Zeit, freilich in vagster Form geäußert worden. Später ward von OWEN¹ in der Aufstellung der »*diverging appendages*« eine solche Vergleichung behandelt. Aber OWEN sieht »*diverging appendages*« auch an den Rippen Crocodile, Vögel, und knüpft daran engere Beziehungen der Gliederbogen zu Rippen, wie er denn auch Rippen und zwei dem System der primitiven Kiemenbogen zugehörige Theile, nämlich Zungenbein- und Unterkiefer in engere Verwandtschaft bringt. Ich weiche also von OWEN in einem sehr principiellen Punkte ab, indem ich die Gliedmaassen sammt ihren Bogen, den Gliedmaassengürteln, für dem Rumpfskelete fremde Theile halte, und möchte auch meine Methode für eine andere ansehen, da ich bei ihr vom Einzelnen, von der genaueren Durchforschung des Detailverhaltens der Skeletstructuren den Ausgang nehme. In dem OWEN'schen höchst bedeutungsvollen Werke gar nicht berücksichtigte Vertebratengruppen und damals kaum gekannte Skeletverhältnisse sind mir zu grundlegenden geworden.

Durch die dargelegte Ausführbarkeit der Vergleichung des Gliedmaassenskeletes mit dem Kiemenskelete ist aber nur eine Wegstrecke angedeutet, auf der die weitere Forschung sich zu bewegen haben wird. Es bleibt noch sehr viel zu thun bevor das Ziel erreicht ist, von dem wir, wie immer es auch schon sichtbar erscheint, noch sehr ferne sind. Es wird sich vor Allem darum handeln, den Wech-

¹ On the Archetype and Homologies of the vertebrate Skeleton. London 1848.

sel der Gliedmaassen in ihren Lagebeziehungen zum Rumpfskelete, und die damit verknüpften Vorgänge an Muskulatur und Nerven sorgfältigst zu prüfen. Vielleicht bringt auch die Kenntniss neuer Formen eine raschere Lösung. Bis dahin darf ich das von mir behandelte Problem noch nicht als völlig gelöst betrachten, und damit mag die Hypothese, die ich begründet zu haben glaube, einstweilen in ihr Recht treten.

Heidelberg, im Mai 1876.

