AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU HEIDELBERG.

PRÄPARATORISCHE UND EXPERIMENTELLE
UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE MOTORISCHEN
NERVEN DER SELACHIERFLOSSE.

EINE ERWIDERUNG AUF DIE ARBEIT VON E. MÜLLER:
„DIE BRUSTFLOSSE DER SELACHIER.“ ANAT. HEFTE. 39. BAND. 118. H.

VON

HERMANN BRAUS.

Mit 10 Figuren im Texte.

Verzeichnis der Befunde.

(Siehe S. 428, Anmerkung. Es sind die Nummern der Zusätze und Anmerkungen der betreffenden Seitenzahlen in Klammern beigelegt.)

A. Material und Methodik.

1. Die untersuchten Tiere S. 463 (2).
2. Die Nussbaum'sche Methode und deren Modifikationen S. 456—460. 481—482, (20, 21, 22).
3. Präparationsmethoden S. 458, 460—461, 480 (17), 482 (22).
4. Methoden der elektrischen Reizung und der Markierung von Kontraktionsgebieten S. 430—431, 433, 452, 463—464 (1, 4), 465—466 (5), 480 (18).
5. Resektion von Spinalganglien S. 464, 480 (16).

B. Resultate.

1. Über Kollektoren der Brustflossennerven (Plexus pterygialis proximalis) S. 465—466 (5).
2. Die Nervengeflechte innerhalb der Brustflosse selbst (Plexus pterygialis distalis):
 - a) Vorkommen und Form: S. 448—449, 454, 458, 461, 478 (12), 479 (13), 482—483 (22).
 - b) Diese Geflechte sind keine Netze im Sinne Apathys: S. 438—439 483 (22).
3. Die „langen, tiefen Nervenäste“ der Flossennerven (direkte Fortsetzungen der Spinalnerven)
 - a) Vorkommen und Anordnung: S. 440—442, 460, 468—469 (9).
 - b) Topographische Beziehungen zu Muskeln und Skeletstrahlen, S. 469—477, 479 (15), 483—484 (23).
 - c) Die Anatomie dieser Nerven ist keine solche, dass sie als Beweismittel für eine metamere Gliederung des Skelets benutzt werden kann: S. 469, 484—486 (25).

4. Die Verbreitung der motorischen Nerven in der Flosse (Polyneurie der Extremitätenmuskeln):
 - a) bei Selachiern im allgemeinen: S. 428, 455—456.
 - b) bei einzelnen Arten:
 - α) *Acanthias*: S. 435, 443—454.
 - β) *Mustelus*: S. 455, 480—481 (19).
 - γ) *Scyllium*: S. 428, 455.
 - δ) *Raja*: S. 428—437, 463 (3), 464 (4), 466—467 (6).
 - ϵ) *Torpedo*: 427, 429, 455, 463—464 (4).
 5. Über sensible Nerven: S. 450—451, 479—480 (16), 483 (22).
 6. Die Extremitätennerven bei höheren Wirbeltieren und beim Menschen: S. 435, 478 (12), 487 (25).
 7. Eingeschobene kurze Notizen über:
 - a) Die Nerven der Bauchwand: S. 481 (19), 483 (22).
 - b) Die Gefäße der Flosse: S. 477 (10).
-

In meiner Publikation: „Experimentelle Untersuchungen über die Segmentalstruktur der motorischen Nervenplexus“, welche im Juli dieses Jahres im Anatomischen Anzeiger erschienen ist, habe ich für *Torpedo* angegeben, dass bei Reizung eines Spinalnervs sicher mehr als zwei der Muskelfascikel (*Mm. radiales*), in welche die ventrale und dorsale Flossensmuskulatur dieser Tiere zerfällt, in Kontraktion geraten. Ich sagte weiter: „in den meisten Fällen beobachtete ich sichere Kontraktionen bei drei nebeneinander liegenden *Musculi radiales*. Ich glaube mich auch nicht getäuscht zu haben, dass bei der ersten Reizung eines einzelnen Nervs mehr als drei Fascikel zuckten“ (S. 545).

Ich legte damals keinen besonderen Wert darauf, das letztere Resultat, welches zweifelhaft blieb, durch Fortsetzung der Versuche zu klären, weil es mir nur wichtig erschien, die Angaben von Goodrich richtig zu stellen, welcher behauptet

Anmerkung. In dieser Abhandlung wird auf manche Detailpunkte eingegangen werden. Durch deren Berücksichtigung im Haupttext (1. Abschnitt) wäre die Darstellung der wesentlichen Resultate meiner Untersuchung zu unübersichtlich geworden. Ich habe deshalb aus dem Haupttext alles weniger wichtige Detail ausgeschieden und dieses mit sonstigen Zusätzen zu der Arbeit in einem zweiten Abschnitt („Anmerkungen und Zusätze“) vereinigt. Ausser Verweisen im Haupttext sucht ein Inhaltsverzeichnis am Schluss dem damit verbundenen Übelstand abzuhelpfen, dass materiell derselbe Gegenstand manchmal an verschiedenen Stellen der Arbeit (im 1. und 2. Abschnitt) zur Sprache kommt. Das Verzeichnis bezieht sich nur auf Befunde, deren Aufsuchen im Text durch dasselbe erleichtert werden soll.

hatte, dass bei Rochen jedes Paar von Muskelfascikeln ausschliesslich aus einem Rumpfsegment stamme und von den motorischen Ästen eines einzigen Spinalnervs versorgt werde. Dies und die weitere Behauptung Goodrichs, dass keine Überkreuzung der serialen Endgebiete statffinde, erwies sich bei Torpedo und noch viel deutlicher bei Scyllium als irrtümlich.

Wenige Wochen nach Veröffentlichung meiner Untersuchungen hat aber Erik Müller in einer grossen, mit zahlreichen wertvollen Tafeln ausgestatteten Arbeit, in welcher die Nerven der Brustflosse der Selachier das Hauptobjekt der Untersuchung bilden, seine Überzeugung dahin formuliert, dass just drei Musculi radiales von einem Spinalnerv versorgt sein sollen und zwar einer total und jeder seiner Nachbarn zur Hälfte. Nach Müllers Angaben würde sich für die drei Nerven a, b, c und für sieben zugehörige Muskelfascikel folgendes Innervationsschema ergeben

Dieser Innervationsmodus wird als allgemeines Gesetz für alle Selachier angenommen; Müller stützt sich dabei ausser auf die Untersuchung an Squaliden speziell auf Präparationen der Flosse von Raja, demselben Objekt, welches auch Goodrich benutzt hatte. Der Autor (S. 557) bespricht auch die Versuche von Goodrich (während ihm wohl die meinigen noch nicht bekannt sein konnten) und verlangt auf Grund seiner anatomischen Erfahrungen, dass sich bei Reizung eines Nervs ein Radialmuskel nebst dem halben cranialen und dem halben caudalen Nachbarn kontrahiere. Er setzt hinzu: „Vielleicht war dies auch der Fall in den Versuchen von Goodrich“, ohne allerdings seinen Grund für diese auffallende Interpretation von Befunden zu nennen, welche der Experimentator selbst wesentlich anders aufgefasst hatte¹⁾.

Mit grösserem Recht könnte man behaupten, dass meine Resultate bei Torpedo eine gewisse Übereinstimmung mit Müllers Forderung bekundeten. Denn es kontrahierten sich nicht nur drei nebeneinander liegende Fascikel bei Reizung eines Spinalnervs, sondern es kam bei Reizung zweier benachbarter Nerven, wie ich mitteilte (S. 545), je ein beiden Dreiergruppen gemeinsames Grenzfascikel in Verkürzung. Es würde dies genau dem oben nach Müllers Angaben entworfenen Schema entsprechen, falls angenommen wird, dass der je die Hälfte eines Fascikels versorgende Nerv Zuckungen hervorzubringen vermag, welche sich von einer Kontraktion des Gesamtfascikels gar nicht unterscheiden oder nur in so geringem Grade, dass die Differenzen mir entgangen wären. Diese Annahme wäre nicht einmal unwahrscheinlich, weil Müller unter den halb innervierten Fascikeln solche Hälften versteht, welche durch eine Spaltung der Fascikel ihrer ganzen Länge nach zustande kommen würden.

Bei dem Interesse, welches verschiedene Autoren diesem Gegenstande neuerdings zugewendet haben und welches die Selachienerven wegen ihrer fundamentalen Wichtigkeit für die Muskelinnervationen der Extremitäten weit über die Grenzen des engeren anatomischen Gebietes hinaus meiner Ansicht nach verdienen, hielt ich es für geboten, zunächst bezüglich der Rochen meine früheren Untersuchungen zu ergänzen, um zu einem zweifelsfreien Entscheid darüber zu kommen, ob wirklich nur drei oder mehr Radialmuskeln auf Reizung eines Spinalnervs hin ansprechen und ob die Überkreuzung der serialen (d. h. nur je einem Spinalnerv zugehörigen) motorischen Endgebiete nur auf ein Fascikel beschränkt ist oder mehrere betrifft. Ich benutzte diesmal dasselbe Objekt, welches Goodrich und Müller untersucht haben, nämlich die Brustflosse von Raja²⁾.

Das Resultat, welches ich erhielt und in Dutzenden von

Versuchsreihen an sechs verschiedenen Exemplaren kontrollieren konnte, will ich hier nach einem besonders beweiskräftigen Protokoll schildern. Es wurde der Rückenmarkskanal geöffnet und ein Spinalnerv (es war der 25. Rumpfnerv, wie ich später am konservierten Tier feststellte) beim Austritt aus der Medulla spinalis abgeschnitten, dann samt dem Knorpelplättchen, welches von der ventralen Wurzel beim Verlassen der Wirbelsäule passiert wird, vorsichtig herauspräpariert und an einer Stelle dicht aussen am Knorpel gereizt. Schon bei der Durchschneidung der ventralen Wurzel hatte sich an blitzartigen Muskelzuckungen gezeigt, dass solche Radialmuskeln von dem ausgewählten Nerv versorgt werden, welche im mittleren Teil der Flosse liegen. Sie gehören zu den längsten Muskeln der Rajabrustflosse, denselben, von welchen Müller besonders hervorhebt, dass aus der „fast mathematischen Regelmässigkeit“ der Nervenordnung (S. 567) zu schliessen sei, es werde von einem Nerv hier am „regelmässigesten“ von allen Teilen der Flosse³⁾ nur ein Muskel komplett und der Nachbar hüben und drüben je zur Hälfte innerviert (S. 555). Reizte ich nun mit den allerschwächsten, nur eben wirksamen⁴⁾ Strömen, so kamen stets sieben, anfänglich sogar noch ein acht es Fascikel zur Kontraktion!

Das letztere war das cranialste von sämtlichen. Ich sah die Kontraktion bei ihm nur zweimal, bei den folgenden Schliessungen und Öffnungen des Stromes aber nicht wieder. Die übrigen sechs Radialmuskeln liessen sich beliebig oft in Erregung versetzen und genau einzeln von mir und meinem Assistenten markieren. Ich benutzte dazu kleine Fadenstücke von blauer Farbe, welche je zwischen einen sich kontrahierenden Muskelbezirk eines Fascikels und den nicht kontrahierten Nachbar gelegt und später bei der Konservierung des Tieres in situ erhalten wurden. Ich legte bei der Markierung kein Gewicht auf die Zuckungs bewe-

gungen der Muskeln und des betreffenden Flossenteiles, obgleich diese sehr deutlich und kräftig waren. Aber sie konnten eventuell durch passive Mitbewegungen verursacht werden. Ganz sicher geht man, wenn man vor Beginn der Versuche die Oberfläche der Muskeln vollständig von Bindegewebe unter dem Präpariermikroskop säubert und dann nur auf die sehr deutliche bauchartige Anschwellung der Muskelbündel selbst achtet. Diese kann natürlich nur eine aktive sein.

Es war selbstverständlich bei jedem Fascikel festgestellt worden, dass mittelst des angewendeten Stromes bei direktem Aufsetzen der Elektrode auf den Muskel nicht die geringste Kontraktion zu erzielen war. Es hätten also Stromschleifen, selbst wenn sie sich hätten bilden können, keine Wirkung entfalten und das Resultat nicht beeinflussen können. Um aber noch durch eine weitere Kontrolle in unserem Falle nachzuweisen, dass in der Tat die Reizung nur auf dem Wege der Nervenbahn stattgefunden haben konnte, wurde der Nerv nach Beendigung der ersten Versuchsreihe (Dauer $\frac{1}{4}$ Stunde) unmittelbar distal von der Reizungsstelle mit einer Ligatur fest umschnürt und dadurch die Nervenleitung unterbrochen. Reizte ich nun — unter sonst unveränderten Bedingungen — an der früheren Stelle, so trat nicht die geringste Kontraktion in den Muskeln ein. Dieselbe erfolgte aber sofort wieder, sobald ich den Nerv distal von der Ligatur isoliert und auf die Elektroden — immer bei derselben Stromstärke — gelegt hatte. Ich konnte auf diese Weise den Nerv bis zu seiner Gabelung in den R. pterygialis dorsalis und ventralis (Bi, Fig. 1) freilegen und reizen. Bei jeder Stelle wurden die Muskelkontraktionen wieder mit bunten Fadenstückchen einer bestimmten Farbe markiert und schliesslich die verschiedenfarbigen Marken miteinander verglichen.

Es ergab sich, dass sich die Zahl der Fascikel nicht vermehrte, je weiter distal ich reizte. Es beweist dies, dass auf

dem Weg vom Rückenmark bis zur Gabelungsstelle keine Äste vom Nachbarnerv sich zu unserem Nerv hinzugesellen (dies wurde noch besonders für die Kollektoren nachgewiesen⁵); man kann also den Nerv, ohne das Ansprechen nicht von

Textfigur 1.

Schematischer Querschnitt durch den Rumpf, die paarige und unpaare Flosse eines Selachiers. HM Hebemuskel, SM Senkmuskel der Flosse. Rad Knorpelstrahl. Bi Teilungsstelle des Flossennervs in den Ast für den Hebe- und Senkmuskel. R. v. Fortsetzung des Ramus ventralis des Spinalnervs zum Rectus abdominis. (Aus Braus 1909 S. 538.)

ihm versorgter Fascikel befürchten zu müssen, ebensogut distal an der Stelle 1 (Fig. 1) reizen, was gegenüber der Stelle 3 technische Vorteile hat.

Die zweite Frage, in wie hohem Grade sich die serialen Endgebiete der motorischen Nerven bei *Raja* überlagern, wurde

ebenfalls in einer grossen Anzahl von Versuchsreihen behandelt. Ich wähle wieder einen Fall aus, in welchem die längsten Fascikel (in der Mitte der Flosse) auf dem Wege der Nervenleitung gereizt wurden und bei welchem sich gleichzeitig besondere Resultate von allgemeiner Wichtigkeit ergaben. Es wurde der 20., 21., 22. und 23. Rumpfnerv an der Stelle aufgesucht, an welcher der Ramus pterygialis sich in den dorsalen und ventralen Zweig gabelt (Stelle 1, Fig. 1) und alle vier wurden successive und unter Anwendung aller Cautelen gereizt. Bei richtiger, schwächster Dosierung des Reizes lässt sich bestimmen, welche Partie eines Muskelfascikels zur Kontraktion kommt. Denn es wölbt sich dann nicht der Radialmuskel seiner ganzen Länge nach vor, sondern es tritt ein lokalisierter Kontraktionsbauch in einem mehr peripher, in der Mitte oder basal gelegenen Abschnitt des Fascikels auf. Durch zahllose Wiederholung der Reize liess sich jede Stelle genau markieren und zwar wurde diesmal für jeden Nerv eine bestimmte Farbe der Marken gewählt. Fig. 2 zeigt eine naturgetreue Abbildung der Marken, welche unverrückbar in situ konserviert wurden. Die vorderste (craniale) Grenze des Nervenendgebietes von Nerv 23 ist mit vier gelben Marken bezeichnet (in Fig. 2 gestrichelte dicke Linien); die hintere (caudale) Grenze wurde bei diesem Nerv nicht markiert. Bei dem cranial folgenden Nerv 22 sind für die vordere Grenze fünf blaue Marken gewählt (in der Figur durch punktierte dicke Linien wiedergegeben) und für die hintere Grenze desselben Gebietes ist eine Marke angebracht. Letztere ist durch einen Doppelpfeil mit der gegenüberliegenden Marke der vorderen Grenze verbunden. Das motorische Endgebiet von Nerv 21 und 20 wurde vorn mit je vier Marken und hinten mit je einer Marke bezeichnet. Die Marken für 21 waren rot (hier dicke Linien, welche abwechselnd aus Punkten und Strichen bestehen), diejenigen für 20 waren grün (hier dicke ausgezogene

Striche). Bei Nerv 20, welcher zuletzt an die Reihe kam, war die Erregbarkeit schon soweit gesunken, dass die richtige Grenze im basalen Teil der Flosse nicht mehr ermittelt werden

Textfigur 2.
Ventrale Seite der Brustflosse von *Raja clavata*. Mittlere Partie der Flosse $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

konnte. Man sieht trotzdem sehr deutlich, dass die in der Figur gezogenen Verbindungslinien der vorderen Grenzmarken eines jeden Nervengebietes schräg zu den Grenzen der

Muskelfascikel (und also auch der Skeletstrahlen) verlaufen und zwar von basal und caudal nach distal und cranial.

Man vergleiche damit die schräge Überkreuzung der hablo-neuren Nervengebiete mit den Muskelgrenzen in dem Bilde von Acanthias, welches ich nach meiner früheren Arbeit (1898, Taf. XII, Fig. 2) hier getreu kopiere (Fig. 8 S. 453; die Nervenzonen sind mit gestrichelten, die Muskelgrenzen mit ausgezogenen Linien angegeben). Zieht man in Betracht, dass dort die ventrale Oberfläche einer rechten, bei Raja diejenige einer linken Flosse abgebildet ist, so wird man bemerken, dass die Übereinstimmung speziell in der Mitte der Flosse (bei Acanthias beachte man z. B. die Nervenzonen 10 und 11) eine vollständige ist. Das Ergebnis bei Acanthias ist durch subtile Präparation gewonnen, das bei Raja durch eine ganz andere Methode, durch die elektrische Reizung. Die Übereinstimmung der Resultate beweist schlagend, wie genau von Rochen und Haien derselbe Grundplan eingehalten wird.

Wie ich damals (1898, S. 308) ausdrücklich betonte, äussert sich hier dieselbe Regel bei den primitivsten Extremitäten, welche ebenso bei allen höheren Wirbeltieren und beim Menschen zutrifft. Es laufen die Nervenzonen nämlich stets discrepant zu den Skeletstrahlen und stets so, dass sie von schräg basal und caudal nach terminal und cranial ziehen. Ich kenne kein schöneres Objekt zur unmittelbaren Demonstration dieses Satzes als gerade die Brustflosse von Raja. Beim Menschen ist bekanntlich als Konsequenz dieser Regel distal die Ulnarseite des kleinen Fingers vom letzten Nerv des Plexus brachialis innerviert, während proximal an den vorderen Rand der Scapula Äste des vordersten Nerven des Plexus verlaufen (vergl. auch Braus 1909, S. 529, 530 und die dort genannte Literatur).

Ich fasse nun das, was über die Polyneurie der Muskeln von Raja aus Figur 2 unmittelbar abzulesen ist, in einer über-

sichtlicheren Form zusammen (Fig. 3; die Nerven sind mit a—d, die Muskeln — quergeschnitten gedacht — mit 1—9 bezeichnet). Man sieht, dass die mittleren Muskeln von je drei Spinalnerven versorgt sind und dass sich die Nervenzonen in hohem Grad überlagern. Dieser Spezialfall übertrifft noch, obgleich er nur die Minima⁶⁾ der vorhandenen Polyneurie und Überkreuzung angibt, das Maximum des ganz allgemein von mir aufgestellten Schemas (1909, Fig. 2); denn es sind bei Nerv a, b und c allemal vier Fascikel den beiden Nachbarzonen gemeinsam (z. B. 3, 4, 5 und 6 von a und b versorgt)

Textfigur 3.

Strichschema der Innervation der Musculi radiales von Raja. Die Verteilung der Nerven zu den Muskeln ist genau nach Fig. 2 wiedergegeben.

(Nerv 20—23 = a—d.)

und zwei von ihnen gehören ausserdem noch zu der dritten Zone (5 und 6 auch von c versorgt). Es stimmt dies überein mit dem, was ich vor fast 20 Jahren präparatorisch bei Squaliden (*Scymnus* und *Odontaspis*, 1892, S. 23—25) feststellte und später (1898, S. 308) so formulierte: „Die Musculi radiales bei *Acanthias* werden von 3—4 aufeinander folgenden Metameren gebildet.“

Vergleichen wir dagegen mit dem Resultat der elektrischen Untersuchung an Raja die Angaben Müllers für dasselbe Objekt (vergl. auch das nach denselben entworfene Schema S. 428), so erweisen sich dieselben nach jeder Richtung hin als völlig irrig; denn

1. die Zahl der von einem Nerv versorgten Fascikel beträgt nicht $1\frac{1}{2}$, sondern 6—8;
2. es wechseln nicht haplomere und dimere (je von einem und von zwei Nerven versorgte) Fascikel ab, sondern alle sind polymer;
3. die längsten Fascikel in der Mitte der Flosse können nicht der Länge nach in zwei haploneure Territorien zerlegt werden, sondern sie zerfallen schräg der Quere nach in mindestens drei seriale Zonen;
4. Die Überkreuzung der serialen Zonen, welche Müller bestreitet, umfasst nicht 0, sondern mindestens 4 Fascikel des nächsten und dazu sogar noch mindestens 2 des übernächsten Territoriums;
5. die motorischen Nervenzonen laufen nicht genau in der Richtung der Skeletradien der Flosse und entsprechen diesen auch sonst in keiner Weise; ihre vorderen Grenzen stehen deutlich schräg (discrepant) zu denselben und zwar in der für alle Wirbeltierextremitäten typischen Richtung (von caudal und basal nach cranial und distal).

Eine so vollständig unrichtige Schilderung des tatsächlichen Zustandes, wie sie E. Müller aufgestellt hat, ist nur begreiflich, wenn man annimmt, dass der Autor gar nicht die motorischen Nerven seiner Objekte untersucht, sondern ganz andere Nerven für dieselben gehalten hat. Wir werden am deutlichsten den Wert der anatomischen Unterlagen seiner Arbeit erfassen, wenn wir uns *Acanthias vulgaris* Risso zuwenden. Es ist das ein Objekt, dessen Flossennerven sowohl Müller wie ich anatomisch untersucht haben und welches ich ausserdem in Triest neuerdings mit den elektrischen Me-

thoden kontrollierte. Hier haben wir also alles, was wir zur Kritik brauchen, bei ein und derselben Species beisammen.

Bei Müller knüpft sich bei den Flossennerven „das Hauptinteresse natürlich (!) an die tiefen, zwischen den Muskeln und dem Flossenskelete belegenen Hauptstämme“ (S. 505). Zur Erläuterung verweise ich auf die hier wiedergegebenen Kopien (Fig. 4 und 5), in welchen man sieht, wie von jedem der beteiligten Rumpfnerven ein dicker Ast schräg über die Basalia und dann der Länge nach über die Radien des Skeletes verläuft. Unser Autor begleitet die Beschreibung solcher nach ihm fundamental wichtiger Bilder mit zwei immer wiederkehrenden Hinweisen auf meine Arbeiten. Ich gebe hier für jede dieser Kategorien nur ein Citat.

1. „Ganz fehlerhaft ist es zu sagen, dass sie (die Flossennerven) sich in ein Netz von indifferenter Art und regelloser Beschaffenheit auflösen“ (S. 552)⁷⁾.
2. „Das Charakteristische der Pterygialnerven (so nennt Autor die hier zur Diskussion stehenden Hauptäste⁸⁾) ist ihre regelmässige Verästelung und ihre topographische Anordnung im Verhältnis zu den Strahlen. Beide diese Eigenschaften sind Braus entgangen“ (S. 556).

Nr. 1 beruht auf einem Missverständnis. Dasselbe ist einmal rein sprachlicher Natur, weil der Autor unter „Netzen“ solche Nervenverbindungen versteht, bei welchen die einzelnen Nervenäste ihre Individualität verlieren. Diese, erst seit Apathy eingeführte Vorstellung lag mir vollständig fern, was rein zeitlich daraus hervorgeht, dass meine ersten Beschreibungen der Innervation (1892), in welchen schon diese Plexus beschrieben werden, den betreffenden Arbeiten Apathys vorausgegangen sind. Ich habe ausserdem immer den Terminus ‚Plexus‘ gebraucht und — wenigstens in allen Publikationen seit 1899, soweit ich dies kontrollieren konnte —

von „Geflechten“ gesprochen. Aber ganz abgesehen vom Text meiner Arbeiten, in welchem übrigens das Folgende genau beschrieben ist, muss schon eine flüchtige Betrachtung meiner Abbildungen jeden überzeugen, dass mir gerade die präparatorische Auflösung der Plexus in ihre serialen Bestandteile als das Wesentliche erschien. Man betrachte z. B. die hier nach Taf. XXIII, Fig. 2 (1899) kopierte Zeichnung Fig. 6 S. 445 und man wird sehen, dass zu jedem Nervenast die betreffende Nummer des Spinalnervs hinzugesetzt ist, soweit sich die Herkunft nicht unmittelbar aus der Zeichnung ergibt. Dasselbe ist bei allen meinen Zeichnungen der Fall (siehe auch die Kopie Fig. 7). Ich habe ausserdem schon 1898 (Taf. XII, Fig. 1 und 2) alle meine Befunde bei *Acanthias* zusammengefasst, indem ich die äussersten, präparatorisch isolierten motorischen Enden eines Spinalnervs mit der betreffenden serialen Nummer bezeichnete. In Fig. 8 S. 453 ist hier das eine dieser Bilder kopiert. Man sieht auf den ersten Blick anstatt „indifferenter Art und regelloser Beschaffenheit“ das unverkennbare Bild einer regelmässigen Folge von Nervenzonen (5–14), welches doch nur darauf beruhen kann, dass die Nerven, obgleich sie sich verbinden, doch aus diesen Geflechten regelmässig geordnet und geradeso differenziert wie am Anfang hervorgehen.

Zur Charakterisierung von Nr. 2 der Einwendungen Müllers muss ich zunächst den Leser bitten, genau auf die Beschreibung zu achten, welche der Autor selbst für eines seiner Präparate gibt und welche ich hier vollständig und ohne jede Auslassung abdrucke. Das Präparat dient bei Müller neben einigen anderen dazu, „zu beweisen, dass die Pterygialnerven (siehe oben unter Nr. 2) ganz bestimmte Beziehungen zu den Strahlen besitzen“. Er sagt — und ich bitte mit dieser Beschreibung speziell Fig. 4 zu vergleichen — „wir sehen, dass der erste am meisten cranialwärts belegene Nerv ziemlich schwach ist und, wie schon

Textfigur 5.

Textfigur 4.

gesagt, im Gebiet des ersten und zweiten Strahles endigt. Der zweite Pterygialnerv ist schon sehr kräftig und bildet die Fortsetzung des 5. Spinalnerven. Er legt sich dicht an dem Gelenkfortsatze des Schulterbogens an, zieht dann über das craniale Gebiet des Mesopterygiums nach dem 4. Strahl. Der 3. Pterygialnerv (der 6. Spinalnerv) liegt caudalwärts dicht an dem Gelenkfortsatz des Schulterbogens und zieht dann über das Mesopterygium nach dem 6. Strahl, wo er eine sehr deutliche gabelförmige Teilung zeigt. Der 4. Pterygialnerv, die Fortsetzung des 7. Spinalnerven, verläuft zu dem 8. Strahl, der 5. Pterygialnerv (der 8. Spinalnerv) verläuft zu dem 10. Strahl. Der 6. Pterygialnerv (der 9. Spinalnerv) geht an der Grenze zwischen dem Meso- und Metapterygium nach dem 12. Strahl. Der 7. Pterygialnerv (der 10. Spinalnerv) und der 8. Pterygialnerv (der 11. Spinalnerv) verlaufen parallel miteinander, resp. an dem 14. und 16. Strahle. Der 9. Pterygialnerv (der 12. Spinalnerv) zieht schräg über den caudalen Teil des Basale 1 des Metapterygiums, fügt sich dann cranialwärts an die Fuge zwischen dem Basale 1 und dem Basale 2 und läuft nach dem 18. Strahl. Der 10. Pterygialnerv (der 13. Spinalnerv) verläuft diagonal über das Basale 2 nach dem 20. Strahl. Der 11. Pterygialnerv (der 14. Spinalnerv) läuft längs dem medialen Rande des Basale 2 nach dem 22. Strahl. Caudalwärts sendet er mehrere feine Äste über das dreieckige Stück, welches von dem Endteil der Stammreihe und den rudimentären Radien gebildet ist.“

Die völlige Übereinstimmung dieser Beschreibung mit Fig. 4 würde nichts Auffälliges sein, wenn letztere ebenfalls wie der Text von Müller stammte. Sie ist aber nichts anderes als die genaue Wiedergabe der in meiner Hauptabbildung der Acanthiasflosse (1889) von mir selbst gezeichneten Nerven- und Skeletverhältnisse⁹⁾. Man vergleiche die völlige Identität dieser Zeichnung nach meinem Präparat aus den

90er Jahren (Fig. 4) mit der Zeichnung, welche Müller 10 Jahre später nach seinem Präparat entwerfen liess (Fig. 5, Müller Fig. 33), in allen nach diesem Autor wichtigen Punkten und man wird nicht verstehen, wie er mir vorwerfen kann, es seien mir diese Dinge entgangen, oder wie er mit Bezug auf mich äussern kann, „man soll sich auch die Mühe machen, das Verhältnis zwischen den Strahlen und den Nerven innerhalb der Flossen zu untersuchen“ (S. 579). Denn seine Befunde sind nichts anderes als eine glatte Bestätigung meiner, längst vor seiner Arbeit publizierten Präparation. Auch die entsprechenden Beobachtungen bei Raja über die regelmässige Aufeinanderfolge dieser Nervenäste, über ihre Lage längs den Skeletstrahlen und über die Gabelung der Stammenden sind seit 1835 aus einer vortrefflichen Kupfertafel und deren Texterklärung von J. Swan (Taf. XI) bekannt gewesen, eine Arbeit, welche ich auch 1898 und 99 citiert habe, welche aber von Müller ganz ignoriert wird¹⁰⁾.

„Die tiefen, zwischen den Muskeln und dem Flossenskelete belegenen Hauptstämme“, denen sich das Hauptinteresse Müllers zugewendet hat, waren also in allem Wesentlichen vollkommen bekannt. Es soll damit nicht geleugnet werden, dass wir dem Autor eine grosse Anzahl sehr klarer Präparationen und Abbildungen dieser Nervenäste verdanken und dass er manches zur detaillierten Beschreibung derselben beigesteuert hat. Die Klarheit und Einfachheit von Nervenbildern ist aber nicht nur ein Vorzug, sondern sie kann in gewissem Sinn ein Verhängnis werden und ist es auch faktisch für unseren Autor, wie sich noch zeigen wird, geworden; denn manchmal kommt bei Nervenbildern die Übersichtlichkeit nur dadurch zustande, dass alles komplizierende Detail der natürlichen Zustände künstlich in Wegfall gekommen ist. Trotzdem behalten solche Bilder und Präparate, wenn nur das Positive, was sie zeigen, zur Orientierung über die Lage der Stämme benutzt wird, ihren Wert.

E. Müller geht aber hierin viel weiter. Bei ihm setzt sofort bei dem anatomischen Befund, in welchem ich schon vor ihm mit ihm einig war, die Deutung ein. Er schliesst daraus, dass je einer dieser langen Hauptäste topographisch zu einem Skeletstrahl gehört, es müsse auch die diesem Strahl anliegende Muskulatur von dem Nerv und nur von diesem innerviert sein. Es ergibt sich also nach ihm, entsprechend den Figuren 4 und 5, folgendes Schema für *Acanthias*

VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX
6	7	8		9		10		11		12			

In diesem Schema bedeuten die lateinischen Ziffern die Skeletstäbe (Radien), welche man sich am besten als Querschnitte vorstellt. Die arabischen Ziffern bedeuten die ventralen Nervenstämme. Müller hält es nun ganz unmittelbar für „natürlich“ — ohne irgend einen Grund für diese Annahme zu nennen —, dass Nerv 6 die gesamte auf Strahl VI liegende ventrale Muskulatur versorge, dass Nerv 7 für die Muskulatur von Strahl VIII bestimmt sei, 8 für X, 9 für XII, 10 für XIV etc. Aus besonderen feineren Zwischennerven, welche auf Strahl VII, IX, XI, XIII etc. verlaufen, sich aus Ästen der Nachbarstämme (je aus 6 und 7, aus 7 und 8, aus 8 und 9 etc.) zusammensetzen und welche *Rami intermittentes*¹¹⁾ genannt werden, schliesst Müller ferner, dass die von den Hauptstämmen freigelassenen Skeletstrahlen eine Muskulatur besitzen, welche je zur Hälfte von den Nervenstämmen der Nachbarstrahlen motorisch versorgt wird. Es ist seine definitive Meinung also diese, dass die motorischen Nerven so verteilt seien, wie ich es bereits auf S. 428 durch ein Ziffernschema wiedergegeben habe; für *Acanthias* würde dasselbe etwa für Nerv 9—12, wenn wir statt der Skeletstrahlen die entsprechenden ventralen Radialmuskeln betrachten und diese mit denselben Ziffern wie oben bezeichnen, so aussehen

Die ganze Art der Schlussfolgerung des Autors hat etwas Befremdendes. Es ist doch sonst in der Anatomie nicht üblich zu schliessen, dass Nervenstämme, welche zwischen dem Skelet und den dem Skelet anliegenden Muskeln verlaufen, nun auch entsprechend dieser Topographie als die motorischen Nerven der betreffenden Muskulatur gelten müssen. Es ist ja oft tatsächlich so z. B. beim Radialis des Menschen an der Dorsalseite des Oberarms. Würden wir aber im übrigen den menschlichen Arm nach dem Müllerschen Rezept bearbeiten, so würde sich die recht „unnatürliche“ Konsequenz ergeben, dass die Beugemuskulatur auf der Vorderseite des Unterarms genau zur Hälfte vom Medianus und zur Hälfte vom Ulnaris versorgt sein müsse oder dass die Beugemuskulatur des Oberarms (Biceps, Brachialis internus, Coracobrachialis und ein Stück des Deltoides) im äusseren Drittel vom Musculo-cutaneus, im mittleren Drittel vom Medianus und im inneren Drittel vom Ulnaris innerviert sei. Allgemein ist es also sicher nicht richtig, nur nach der Lage der Nerven bestimmen zu wollen, welche motorisch sind. Im Fall von Raja, bei welcher Müller dieselbe Methode angewendet hat, hat sie denn auch, wie wir oben sahen, vollständig versagt. Man kann aber immerhin bei Rochen die Anwendung dieser Methode noch verständlich finden, weil diese Tiere noch nicht genauer untersucht und speziell die eigentlichen Muskeläste vor Müller noch nicht genauer anatomisch bekannt waren. Warum er sie selbst nicht gefunden hat, wird weiter unten zur Sprache kommen.

Bei Acanthias liegen aber die Dinge so, dass die eigentlichen motorischen Nervenäste längst vor Müller bekannt

Textfigur 6.

Acanthias vulgaris. Nerven, Muskel- und Skeletgrenzen der ventralen Seite der Brustflosse. c. 2 × nat. Grösse. Mechanische Verkleinerung des Originals von Textfig. 12b, 1899. S. 182. Die griechischen Buchstaben sind hinzugesetzt.

waren. Er hat dieselben aber trotzdem an seinen Präparaten ganz übersehen oder sie, soweit ihm spärliche Reste derselben zu Gesicht kamen, für sensibel gehalten; daraufhin bezeichnet er die von mir gelieferte Beschreibung dieser Nerven, welche wesentlich in Form von Geflechten (Plexus pterygialis distalis) angeordnet sind, als „ganz fehlerhaft“ (S. 552); manche der von mir beschriebenen Plexus seien nicht einmal auf meinen eigenen Abbildungen zu erkennen (S. 498)¹²⁾, „so etwas besteht nicht“ (S. 565), ja es sei „das Bild, das Braus in Fig. 15 b über die Flossennerven des *Acanthias* gibt . . . ein Phantasieprodukt“ (S. 564). Goodrich, welcher meinen anatomischen Befund, soweit er die Plexus betrifft, durch eigene Präparationen bestätigt hat¹³⁾, wird mit der lakonischen Bemerkung erledigt: „dies ist nicht richtig“ (S. 557).

Fragen wir deshalb

1. wie sehen die von mir als die „motorischen Nerven“ der Flosse beschriebenen Plexus anatomisch aus? und
2. sind diese Geflechte auch wirklich motorisch?

Gehen wir aus von Fig. 6, welche manches schwieriger erscheinen lässt als das viel grössere farbige Original (Taf. XXIII, Fig. 2, 1899), so wird doch aus dieser unvollkommenen Kopie aus meiner Arbeit von 1899 erkennbar sein, dass entweder direkt von den Nerven (*R. pterygiales ventrales*) oder von ihren langen Hauptästen aus sich Seitenzweige zwischen oder in die Muskelfascikel selbst hineinsenken. Letztere sind mit gestrichelten Linien (in der Tafelfigur mit roter Farbe) konturiert und mit griechischen Buchstaben bezeichnet. Man suche z. B. solche eindringenden Äste (besonders oben in der Zeichnung) zwischen σ und ξ , σ und π , ν und ξ etc. auf.

Nun muss man sich vorstellen¹⁴⁾, dass der Knorpel, dessen Konturen schräg gestrichelt (in der Tafelfigur blau) dargestellt und dessen Radien mit lateinischen Ziffern markiert sind, durchsichtig sei. Man sieht also gleichsam durch den

Knorpel hindurch auf diejenige Kante der Musculi radiales, welche dem Skelet zunächst liegt. Diese Ansicht kann man sehr gut mit dem Blick auf eine Reihe von Büchern in einer Bibliothek vergleichen. Die Muskelfascikel stehen vor uns wie die Rücken der Bücher auf dem Bücherbrett. Die Hauptnervenäste liegen meistens genau zwischen zwei Muskelfascikeln, indem sie die

Textfigur 7.

Mechanische Verkleinerung des Originals von Fascikel § 1899 S. 178. c. $2 \times$ nat. Grösse (entsprechend Fig. 6 der vorliegenden Arbeit).

Nische zwischen ihnen benutzen¹⁵⁾ und verlaufen so längs den Fascikeln und über deren Ende hinaus bis zur Haut¹⁶⁾. Auf diesem Wege dringen nun aber zahlreiche Ästchen zwischen die einzelnen Fascikel ein. Um diese sichtbar zu machen, verfolgen wir die Ästchen auf die Seitenwände der Fascikel hin. Ich habe z. B. in Fig. 7 das mit § bezeichnete Fascikel herausgehoben¹⁷⁾; seine basale, dem Skelet zugewendete Kante sieht

nach rechts, seine superficielle, der Haut zugewendete Kante nach links für den Beschauer. Man achte darauf, dass der Hauptast vom 8. Nerv, welcher in Fig. 6 auf eine Strecke unsichtbar ist, weil er zwischen Fascikel ν und ξ ein wenig eingesenkt liegt, hier von der Seite viel weiter proximal verfolgt werden kann. Die Stelle, wo er (mit der oberen Ziffer 8 bezeichnet) an den Muskel tritt, entspricht dem medialen Rand des Basale metapterygii. Von Nerv 8 gehen feine Äste ab, welche sich aber nicht nur mit zahlreichen Verzweigungen in das Fascikel ξ einsenken, sondern auch nach ν verfolgt werden können. An die letzteren ist der Buchstabe ν hinzugesetzt. Ebenso wie Nerv 8 Äste zu ν sendet, so gelangen auch durch o hindurch oder basal von o Äste des Nachbarnervs 7 an das Fascikel ξ . Dieselben sind ebenfalls in Fig. 7 zu sehen und mit der betreffenden Spinalnervnummer markiert. Es ist aber aus dem Bild nicht zu erkennen, wie viele von den mit ν bezeichneten Ästen zum 8. Spinalnerv gehören und welche Äste auf dem Weg der (genau nach dem Objekt wiedergegebenen) geflechtartigen Verbindungen andere seriale Nervenäste (z. B. von 7 etc.) in sich aufgenommen haben. Und ferner ist nicht zu erkennen, ob diese mit ν bezeichneten Äste auch wirklich in dem Fascikel ν endigen oder ob sie sich nicht, dort angelangt, anderen Nervenästen anschliessen und so zu Fascikel μ , λ , κ etc. gelangen. Ich habe aber versucht, präparatorisch diese feinen, nur unter dem Präpariermikroskop sichtbaren Nervengeflechte aufzulösen. Es muss jedem, der mir bisher gefolgt ist, selbstverständlich erscheinen, dass die Ansichten, welche sich dabei ergeben, nicht mehr unmittelbar im Bilde zu fixieren sind. Denn man muss allmählich fortschreitend die Muskulatur, in welche die Nervenästchen eingelassen sind, zur Seite drängen und entfernen. Eine Abbildung würde deshalb doch nur zerstückelte und für den nicht intim mit dem Objekt vertrauten Betrachter unverständliche Verhältnisse wiedergeben. Ich habe deshalb damals

zu dem Mittel gegriffen, jedesmal an die Stelle der Muskulatur, bis zu welcher ich ein Nervenästchen eines bestimmten Spinalnervs — also nach Auflösung der Geflechte — präparatorisch isolieren konnte, die Nummer des betreffenden Spinalnervs zu setzen. So sind zwei Flächenansichten der Muskulatur von *Acanthias* entstanden, welche bereits vor Fertigstellung meiner ersten grösseren Publikation über die Selachier-nerven vorlagen und dieser auch beigegeben wurden (1898, Taf. XII, Fig. 1, 2), eine von der Unterfläche der ventralen Muskulatur, in welcher überall die Nervenziffern als solche wiedergegeben sind, und eine von der Oberfläche derselben Muskulatur, in welcher die gleichlautenden Ziffern zu Zonen verbunden wurden. Das letztere Bild ist hier in Fig. 8 S. 453 kopiert. Die einzelnen Ziffern an den präparatorisch ermittelten Endpunkten der Nerven (es handelt sich um viele Hunderte von Bestimmungen) sind weggelassen und statt dessen ist für den ganzen Bezirk eines jeden Nervs die für seine Gesamtheit geltende Ziffer eingetragen. Die verschiedenen Bezirke sind in Fig. 8 durch gestrichelte Linien gegeneinander abgegrenzt. Um ausserdem dem Leser eine schematische Vorstellung von der Anordnung der Geflechte selbst und von ihrer Lage zum Skelet zu geben, habe ich der Arbeit von 1899 neben einer Wiederholung der beiden naturgetreuen Bilder noch die als „halbschematische Wiedergabe“ bezeichnete Abbildung 15 b (S. 196) hinzugefügt. Diese ist es, von welcher Müller — ohne meinen Zusatz zu beachten — sagt, dass das Bild „nicht den tatsächlichen Verhältnissen entspricht. Es muss vielmehr als ein Phantasieprodukt bezeichnet werden.“ Von allem Übrigen, was ich hier in nuce wiederholt, aber in den Originalarbeiten viel ausführlicher abgebildet und beschrieben habe, nimmt unser Autor überhaupt keine Notiz.

In meinen früheren Arbeiten hatte ich den Beweis dafür, dass die beschriebenen Geflechte wirklich motorisch seien,

in der präparatorischen Feststellung erblickt, dass die Bestandteile derselben zum grossen Teil zwischen die Fasern der Muskulatur eindringen und dort auch verschwinden. Jedenfalls wurden nur solche Endigungen, bei welchen dies nachgewiesen war, für die Bestimmung des motorischen Territoriums eines jeden Spinalnervs verwendet. Viele Ästchen liessen sich auch zur Haut verfolgen. Diese wurden nicht berücksichtigt. Nachdem Goodrich (1906) auf Grund seiner Reizungsversuche an Raja behauptet hatte, die auch von ihm gesehenen Plexus könnten nichts anderes als sensible Verbindungen der Nerven untereinander sein, wurden diese Verbindungen von A. Krall (1907, S. 581) an einem besonders günstigen Objekt daraufhin präparatorisch geprüft. Er gibt an, die Nervenästchen seien bei der grossen Flosse, die er untersuchte, gross genug gewesen, „um auf Grund der Präparation sagen zu können, dass die betreffenden Nervenäste auch wirklich in den Muskeln endigen, in welche sie eintreten, und nicht etwa dieselben wieder als sensible Endäste verlassen“. Nach Krall versorgt auch bei der Beckenflosse von *Hexanchus*, um welche es sich handelt, der Ast eines einzigen Spinalnervs mehrere (bis zu vier) Mm. radiales. Müller, welcher von diesen Befunden keine Notiz nimmt, hat nun wohl an einigen Stellen etwas von den Nervengeflechten gesehen und zwar da, wo diese ganz in der Nähe des Skeletes liegen. Er nennt das Geflecht deshalb „Plexus basilaris“ oder „Grundnetz“. „Es hat ein besonderes Gepräge und besteht aus feinen Fäden, welche runde oder eckige Maschen begrenzen. Ihre Ähnlichkeit mit dem subcutanen Netz bei Raja macht die Annahme berechtigt, dass es seiner Natur nach sensibel ist“ (S. 553).

Dieses Argument unseres Autors hat aber damit zu rechnen, dass auch das Geflecht des Facialis runde und eckige Maschen hat und aus feinen Fäden besteht. Ja man braucht gar nicht die feinen Facialisgeflechte bei manchen Tieren und ihre Ähnlichkeit mit subcutanen Nervenplexus, wie es die von Raja sind,

zu kennen, man denke nur an die menschliche Anatomie, etwa an die Geflechte des Sympathicus in der Darmwand, um zu erkennen, dass die Dicke der Nerven und die Form der Maschen überhaupt keine Unterscheidungsmerkmale für die motorische oder sensible Natur eines Plexus sind. Dass nur der Plexus myentericus, aber nicht der Plexus entericus die Tunica muscularis der Darmwand motorisch versorgt, liess sich wohl nach der Topographie dieser Geflechte, aber nicht nach dem verschiedenen Aussehen ihrer Maschen vermuten. Sicher war dies nur durch die Funktionsprüfung zu entscheiden (R. Magnus).

Diese wird uns auch bei *Acanthias* zu einer reinlichen Abschätzung der einander entgegenstehenden Ansichten führen. Ich habe in Triest dieselbe Species (*Acanthias vulgaris*) untersucht und zwar den Brustflossennerv des 10. und 11. Spinalnervs. Dieselben gehören zu denjenigen Nerven, bei welchen Müller keine konstanten Anastomosen gefunden hat; denn sie beschränken sich nach ihm abgesehen von der cranialen Randpartie der Flosse auf die drei caudalen Nerven (12. bis 14. Spinalnerv, S. 506). Es kommen also hier, wenn man der anatomischen Schilderung dieses Autors folgt und ganz absieht von den Deutungen (ob motorisch oder sensibel), nur tiefe, keine Geflechte bildende Hauptäste in Frage, während nach meiner Beschreibung ausserdem noch der Nervenplexus vorhanden ist, welcher basal von den Muskelfascikeln, zwischen diesen und innerhalb derselben gefunden wurde. Bezeichne ich wie in Fig. 8 die Muskelfascikel mit griechischen Buchstaben, so bekommt die Muskulatur des Skeletstrahles XIV, zu welchem der betreffende Ast von Nerv 10 gehört (S. 444) den Buchstaben ι , auf Strahl XVI liegt Fascikel η usw. Nach Müller dürften sich also lediglich kontrahieren bei Reizung von

$$\overbrace{\zeta_{1/2}, \eta, \vartheta_{1/2}}^{\text{Nerv 11}}$$

$$\overbrace{\vartheta_{1/2}, \iota, \varkappa_{1/2}}^{\text{Nerv 10}}$$

Ich habe diese beiden Nerven unter den bei Raja beschriebenen Kautelen dutzende Male gereizt und jedesmal mit Sicherheit gefunden, dass sich kontrahieren bei

Nerv 11	Nerv 10
$\alpha, \beta, \gamma, \delta, \varepsilon, \zeta, \eta, \vartheta, \iota.$	$\delta, \varepsilon, \zeta, \eta, \vartheta, \iota, \kappa, \lambda, \mu.$

In Fig. 9 ist das Präparat mit den fixierten Grenzmarken, welche bei der Reizung wie bei Raja angelegt wurden, abgebildet. Die craniale und caudale Marke für das Kontraktionsgebiet des 10. Spinalnervs ist je mit einem ausgezogenen dicken Strich, die craniale Marke für das Territorium des 11. Spinalnervs mit einem unterbrochenen Strich wiedergegeben. Das letztere reichte bis an die mediale Randpartie der Muskulatur heran, welche bei dem kleinen Exemplar nicht hinreichend gesondert war, um hier eine Grenze genau festzulegen. Sicher reichte sie über den in der Zeichnung sichtbaren Rand der Muskulatur hinaus. Wir konfrontieren mit diesem auf dem Weg der physiologischen Reizung gewonnenen Nervenbild dasjenige, welches ich früher durch präparatorische Verfolgung der Nerven bis zu ihren letzten Enden gewonnen habe (Fig. 8). Man beachte die craniale Grenze von 11 in Fig. 8. Sie fällt auf ι . Dieses Fascikel wird also das letzte sein müssen, welches sich cranialwärts kontrahiert, wenn 11 gereizt wird. Die Übereinstimmung mit Fig. 7, also dem wirklichen Resultat der Reizung, ist ganz schlagend. Auch dehnt sich in Fig. 8 das Gebiet von 11 über alle caudal liegenden Fascikel soweit gegen den medialen Rand der Flosse hin aus, dass die in Fig. 9 sichtbaren Fascikel alle zucken müssten, was sie auch in Wirklichkeit taten. Bei Nerv 10 läuft in Fig. 8 die craniale Grenze bis auf λ . Es kontrahierte sich aber bei der Reizung des Nervs 10 noch der craniale Nachbar von λ nämlich μ (Fig. 9). Entweder habe ich also Ästchen zu Fascikel μ bei der Präparation übersehen, oder es kommen individuelle Schwankungen vor. Wie weit sich das Territorium von Nerv 10 nach der medialen Seite der Flosse präparatorisch ermitteln liess, lässt sich aus Fig. 8 nur teil-

weise erkennen. Es umfasst, wie man sieht, dort alle caudal auf 2. folgenden Fascikel bis inkl. η . Auf dem Bild der Unterfläche der ventralen Muskulatur (1898, Taf. XII, Fig. 1 und

Textfigur 8.
Ventrale Muskulatur von
Acanthias. Copie nach
Braus 1898 Taf. XII Fig. 2
(dasselbe 1899 S. 190 Fig. 14.)

Textfigur 9. Ventrale Muskulatur von Acanthias
mit den Grenzmarken der elektrischen Unter-
suchung. $2\frac{2}{3} \times$ vergr.

1899, S. 190, Fig. 13), welches ich hier nicht kopiert habe, ist aber vermerkt, dass auch Fascikel, welche weiter caudalwärts liegen als η , an ihrer zonalen Partie Ästchen von Nerv 10 erhalten. An dieser Stelle waren die Fascikel nicht scharf voneinander abzugrenzen; ich würde aber nach meinen Zeich-

nungen schätzen, dass sicher noch ζ und ϵ , wahrscheinlich sogar δ , γ und β partiell von Nerv 10 innerviert werden. Auch hier gibt die Kontraktion die Antwort und zwar in recht guter Übereinstimmung mit dem Gesagten. Denn es antworteten bei der Reizung 9 Fascikel im ganzen, das caudalste von ihnen war δ (Fig. 9)¹⁸).

Statt $12\frac{1}{2}$ Fascikel, welche nach Müllers Befund ausschliesslich auf Reizung eines Nerven reagieren sollten, sind es 9 bei Nerv 10 und sicher mehr als 9 bei Nerv 12, welche in Wirklichkeit ansprechen. Da dies durch den Verlauf und die Lage der langen tiefen Nervenäste, deren motorische Bedeutung Müller so „natürlich“ erschienen ist, nicht erklärt werden kann, dagegen vollkommen mit dem übereinstimmt, was meine Präparation des Plexus pterygialis distalis ergeben hatte, so ist damit nicht nur ein weiterer Beweis für die Existenz dieses Geflechtes gegeben, sondern speziell auch sein motorischer Charakter präcis bewiesen.

Ich freue mich über die vollständige Bestätigung, welche meine Arbeiten jetzt, ein Dezennium nach ihrer Veröffentlichung, durch ganz andere, von den früher angewendeten Methoden völlig differente Versuche erfahren haben. Die präparatorischen Untersuchungen, welche ich vor 20 Jahren als Student begonnen und unter vielen technischen Schwierigkeiten — denn das Material musste selbst zubereitet, das Präpariermikroskop konstruiert und die manuelle Geschicklichkeit Schritt für Schritt geschult werden — auf ein grosses Selachiermaterial in jahrelanger Arbeit ausgedehnt habe, ist, wie ich glaube, nicht umsonst gewesen.

Doch leider ist der Stockholmer Anatom anderer Meinung. Er selbst hat nur Acanthias, Spinax und Raja untersucht, hierbei aber Spinax wegen dessen Kleinheit wenig berücksichtigt. Er ist der Ansicht, dass seine auf zwei Familien beschränkten Erfahrungen durch die quantitative Häufung

von Untersuchungen an der gleichen Art den Wert qualitativ vergleichender Methoden ersetzen können. Er sagt: „Den Mangel, welcher meiner Untersuchung insofern anhaftet, als nicht noch mehr verschiedene Repräsentanten der Selachier untersucht werden konnten, habe ich dadurch zu eliminieren versucht, dass ich eine grössere Anzahl von jeder der genannten Formen bezogen habe. Hierdurch glaube ich Resultate gewonnen zu haben, welche für die Selachier im allgemeinen gelten“ (S. 472).

Da nach dem Vorausgehenden die Ergebnisse der Müllerschen Untersuchungen über die motorischen Nerven von *Acanthias* und *Raja* sich als völlig irrig herausgestellt haben, so könnte man nach dem von ihm aufgestellten Prinzip schliessen, dass seine Anschauung ebensowenig für alle übrigen Haie und Rochen gilt.

Wir wollen jedoch, anstatt von zwei Formen auf die Gesamtheit zu schliessen, uns nach den Tatsachen umsehen. Der Zufall wollte es, dass ich kurz vor dem Erscheinen der Publikation Müllers meine Erfahrungen bei der elektrischen Reizung der Flossennerven von *Scyllium caniculus* und *Scyllium catulus* veröffentlichte (1909). Dort herrschen dieselben Verhältnisse wie ich sie bei *Acanthias* und *Raja* gefunden und hier beschrieben habe. Ich habe ausserdem in Triest *Mustelus laevis* Risso studiert. Es kontrahieren sich hier bei Reizung eines Nerven 6—9 Fascikel¹⁹⁾. Ich glaube kaum, da so verschiedene Familien (Spinaciden, Scylliiden, Carchariiden, Rajiden, wahrscheinlich auch Torpediniden) übereinstimmende Resultate ergeben, dass weitere Untersuchungen an anderen Familien, zu welchen mir leider das Material fehlte, noch Wesentliches an dem Ergebnis ändern werden. Auf Grund dieser Tatsachen bin ich der Meinung, dass wirklich die bei *Acanthias* und *Raja* gewonnenen Resultate allgemein für die Selachier gelten dürften. Es ist gerade das Gegenteil von den Angaben Müllers

anzunehmen, nämlich eine ausgedehnte polyneure Versorgung der Muskeln bei allen Selachiern.

Müller sagt selbst: „Die Differenz zwischen den Brauschen Resultaten und den meinigen liegt ohne Zweifel in den angewandten Methoden“ (S. 555). Ganz richtig; da aber unser Autor darunter im Speziellen die von ihm verwendete Macerations- und Färbungsmethode von M. Nussbaum²⁰⁾ versteht, so muss ich diese, für bestimmte Aufgaben ganz vortreffliche Methode noch in Schutz nehmen. In der Art, wie unser Autor dieselbe angewendet hat, war es allerdings gar nicht möglich, die feinen motorischen Nervenflechte vollständig zu Gesicht zu bekommen.

Jeder, der die Methode benutzt hat, weiss, dass die Osmiumsäure, welche die Nerven schwärzt und dadurch zum Schluss brillant hervortreten lässt, nur da einwirken kann, wo durch die vorhergehende Maceration mit Essigsäure eine vollständige oder fast völlige Blosslegung der Nerven eingetreten ist. Es ist dies auch Müller nicht unbekannt geblieben; denn er beschreibt ganz richtig, dass die tiefen langen Nervenäste, welche er so schön abgebildet hat, oft streckenweise nicht gefärbt werden, nämlich dann, wenn derbere Aponeurosen auf der Unterfläche der Muskulatur nicht völlig wegmaceriert und auf dem Nerven liegen geblieben sind. Trotz dieser Erfahrung ist Müller stets so vorgegangen, dass er von der integumentalen Oberfläche der durch Essigsäure erweichten Muskulatur eingedrungen ist, so dass er die gesamte Muskulatur wegräumen musste, um die Nerven freizulegen. „Die Hauptsache ist die, dass die Muskeln eine solche Konsistenz bekommen, dass sie leicht von den Skeletteilen abgestrichen werden können. Geht die Maceration zu weit, dann verliert man auch die Nerven“ (S. 499). Gemeint sind hier die tiefen langen Nervenäste (Fig. 5), welche dem Skelet anliegen und im allgemeinen bei dieser Methode erhalten bleiben. Regel-

mässig gehen aber alle diejenigen Äste der Nerven verloren, welche in der Muskulatur selbst (zwischen den Fascikeln und innerhalb derselben) verlaufen, also das Gros des Plexus pterygialis, welchen ich bei Squaliden präparatorisch gefunden hatte. Wenn man bedenkt, dass die dünne Essigsäure das Bindegewebe nicht löst, sondern nur zur Quellung bringt, so wird man gar nicht erwarten können, dass selbst ausserhalb der Muskulatur feinere Nervenästchen erhalten bleiben, geschweige denn innerhalb derselben und zwischen den Muskelfascikeln. Denn bei dem „Abstreichen“ der Muskeln werden alle anhängenden Bindegewebsteile, gerade weil sie gequollen sind, gezerzt und der in ihnen befindliche Anteil des motorischen Geflechtes zerrissen. Bei *Acanthias* hielt ich eine Nachprüfung meiner früheren Präparationen nicht für notwendig. Doch habe ich mir in Triest an vielen Präparaten von *Raja clavata*, deren Flossennerven ich früher nur stichprobenweise untersucht hatte, ein eigenes Urteil über die Art, wie Müller die Nüssbaumsche Methode angewendet hat, verschafft. Selbst wenn man die quellende Wirkung der dünnen Essigsäure vermeidet²¹⁾, sieht man doch bei vorsichtigster Entfernung der Muskulatur von der integumentalen Seite aus, dass die feineren Nervenästchen zerreißen und völlig mitentfernt werden. Man bemerkt dies sofort, wenn man die Muskelfasern unter dem Präpariermikroskop herauszupft und dabei auf die Nervenfasern zwischen ihnen achtet. Von den an der Unterfläche der Muskelfascikel liegenden Ästchen des Plexus lassen sich bei solcher Vorsicht — also mit prinzipiell der gleichen Technik, bei welcher Müller dieselben an den meisten Stellen vermisst — immerhin die meisten erhalten. Um aber ein möglichst vollständiges Bild zu gewinnen (Fig. 10), bin ich von einer ganz anderen Seite aus vorgedrungen. Da die Hauptnervestämme auf der Unterseite (chondralen Oberfläche) der Muskulatur verlaufen, also dort alle feineren Ästchen ihren

Ursprung nehmen, so wird man nach den ganz allgemein bei Präparationsmethoden üblichen Verfahren dann am besten zum Ziel gelangen, wenn man hier beginnt und also von den gröberen Ästen zu den feineren allmählich vordringt und nicht umgekehrt. Ich habe also — im übrigen unter Anwendung derselben Macerations-Färbungsmethode wie bisher — die Muskulatur von der Knorpelseite her freigelegt. In Fig. 10 sieht man oben, unten und rechts in der Zeichnung noch die Knorpelradialien erhalten. In der Mitte ist ein fensterartiger Bezirk vorsichtig abgelöst. Wir sehen durch das Fenster hindurch auf die chondrale Fläche der Muskelfascikel. Auf diesen ist, prächtig entwickelt, das Nervenplexus des Plexus pterygialis, zu sehen, soweit es eben zwischen den Fascikeln und dem Knorpel gelegen ist. Die dickeren Stämme, welche sich gabeln und mit ihren Gabelästen — manchmal etwas zwischen die Muskeln eingesenkt und streckenweise in der Zeichnung unsichtbar — zwischen je zwei Fascikeln distalwärts verlaufen, sind die Fortsetzungen der serialen Flossennerven. Man sieht sie am Präparat ihrer ganzen Länge nach, wenn man die Fascikel ein wenig auseinanderdrängt. Von ihnen nehmen die Äste des Geflechtes ihren Ursprung, dringen zwischen und in die Muskeln ein, ohne dass wir sie dort bei dieser Methode weiter verfolgen könnten. Wir haben ja aber aus der Funktion bei der elektrischen Reizung der Flossennerven im ersten Abschnitt dieses Aufsatzes ersehen können, wie weit und wie gesetzmässig sie sich innerhalb der Fascikel ausbreiten, und dass prinzipiell dieselbe Anordnung vorliegen muss, wie die bei *Acanthias* direkt präparatorisch ermittelte²²⁾.

Müller hat selbst mehrfach erwogen (S. 499, 556), ob nicht die Nervenplexus, welche er gegenüber meinen Präparaten in den seinigen vermisste, durch die Art seiner Präparation in Wegfall gekommen seien, behauptet aber, er habe „jeden Nerven von Anfang bis zu Ende“ verfolgen können

und sei sicher, „vollständige Färbungen“ erhalten zu haben. Dass das noch Erhaltene vollständig und bis zum Ende der

Texfigur 10.

Ventrale Muskulatur von *Raja clavata* (Brustflosse). Stelle in der Nähe des Basale metapterygii. 2 $\times$ vergr.

Nerven gefärbt war, bezweifle ich nicht. Ich habe jedoch durch Verwendung der Nussbaumschen Methode an demselben Objekt (*Raja*) bewiesen, dass die Enden in den Präparaten

Müllers meistens künstliche sind und die Färbungen also nur Fragmente des Gesamtnervensystems der Flosse darstellen; denn bei richtiger Anwendung der Methode kommt ein grosser Teil dessen zum Vorschein, was in Müllers Präparaten fehlt.

Diese Art des Eingehens von der Knorpelseite her ist nicht einmal neu. Ich habe sie immer bei den feineren Präparationen der Selachierflosse angewendet und die Figuren von der Skeletseite her abgebildet (1898, 1899, siehe hier Fig. 6), auch ausführlich diese Methode beschrieben (1899, S. 160). Dass man bei Nichtbeachtung dieser Präparationsvorschrift trotz grösster Sorgfalt zu keinem Resultat kommt, wurde mir schon bei meinen ersten Versuchen, die Selachierflosse zu präparieren, sehr genau bekannt (1892, S. 22). Damals standen mir noch nicht die Erfahrungen, welche ich später nach zahlreichen Misserfolgen machte, zu Gebote, und ich ging geradeso von der dermalen Seite aus vor, wie es jetzt Müller getan hat, allerdings unter Vermeidung der schädlichen Erweichung des Gewebes durch Macerationsmethoden. Und so ist denn auch in meiner Dissertation von 1892 besonderer Wert auf die tiefen langen Nerven gelegt, welche Müller so einseitig hervorgehoben hat. Ich verweise z. B. auf die Darstellung, welche ich dort für die „Hauptendäste“ der Spinalnerven in der Flosse von Scymnus gegeben habe, welche, soweit sie mit der betreffenden Spinalnervennummer bezeichnet wurden, „reine Fortsetzungen der mütterlichen Spinalnerven sind“ und „am Grund des Interstitiums in der Höhe des knorpeligen Brustflossenskelets zwischen den Fascikeln bis zu ihrer Insertion“ verlaufen. Diese „Hauptendäste“ fand ich zwischen folgenden, mit lateinischen Buchstaben bezeichneten Fascikeln (sie sind selbst mit arabischen Ziffern bezeichnet und in Klammern gesetzt): I. u. II. (11), II. u. III. (10.), IV. u. V. (9.), VI. u. VII. (8.), VIII. u. IX. (7.).

Sie liegen deutlich so, dass im allgemeinen ein Fascikel

(also auch ein Skeletstrahl) übersprungen wird²³). Von den Seitenästchen und dem ganzen Plexus pterygialis distalis sah ich nur Spuren. Es erging mir also ähnlich, wie es jetzt Müller ergangen ist. Ich sah aber immerhin genug, um festzustellen, dass die Muskelfascikel polyneur sind. Den weiteren Ausbau der Kenntnis dieser Nervengeflechte verdanke ich dann erst der Präparation der Muskeln und Nerven von der Knorpelseite her, zu welcher ich kurz nach der Publikation meiner Dissertation übergang, ein unbedeutender, aber doch für den Erfolg entscheidender technischer Fortschritt, welchem zu folgen Müller nicht für nötig gehalten hat.

Die Präparate werden freilich durch die Aufdeckung der feinen Geflechte immer komplizierter, geradeso wie ein menschliches Präparat, je mehr man die Nerven von den relativ einfachen Stämmen aus zwischen und in die Muskeln hinein verfolgt und die intramuskulären Geflechte freilegt. Mit den letzteren sind auch in der Tat die Nervengeflechte innerhalb der Selachierflosse von mir verglichen worden (z. B. 1899, S. 533).

Aber Müller hat nicht nur eine an sich vortreffliche technische Methode unrichtig angewendet, sondern ähnlich ist er auch mit einem bestimmten Vorwurf verfahren, welchen er in seinem Buch erhebt. Er ist bezüglich der Flossen und Extremitätenhypothesen durch das Stadium der Literatur zu der Überzeugung gekommen, „wie viel man in diesen Dingen spekuliert hat, und wie wenig wir eigentlich über die faktischen Verhältnisse unterrichtet sind“ (S. 472). Es bezieht sich dies, wie an vielen Stellen namentlich hervorgehoben wird, auf Gegenbaur und seine Schüler²⁴): „Die Schwäche der morphologischen Richtung besteht vor allem in einem Hang zur Spekulation, in einer Geneigtheit, auf einer ungenügenden empirischen Grundlage allzu weitgehende theoretische Schlüsse zu ziehen“ (S. 585).

Ob „eine ungenügende empirische Grundlage“ nur bei Arbeiten Gegenbaur'scher Schüler besteht und ob diese Schwäche wirklich dort grösser ist als bei anderen Forschern, das sind gewiss ganz interessante Fragen, zu welchen die Arbeit Müllers einen — allerdings negativen — Beitrag liefert. Denn Müller erfüllt keineswegs die Aufgabe, welche er selbst in der Einleitung zu seinem Buch seinen Vorgängern gegenüber als „mehr bescheiden“ bezeichnet und so formuliert: „Unsere Kenntnisse über die Bestandteile der Selachierflosse wenn möglich zu erweitern“ und „nur solche Schlüsse“ zu ziehen, „welche direkt aus den festgestellten Facta hervorgehen²³⁾.“ Gerade hier versagt infolge zahlreicher Missverständnisse und sachlicher Irrtümer die Arbeit Müllers vollständig.

Es liegt mir fern, die Taktik Müllers im allgemeinen zu bekämpfen. Er hat so wie jeder Forscher das Recht und die Pflicht, Untersuchungen vor dem Forum der Fachgenossen gebührend zu kennzeichnen, welche nach seiner Meinung leichtsinnig angestellt und schlecht fundiert sind. Dass er aber damit voll und ganz die Verantwortung übernimmt, diese seine Meinung für jeden Einzelfall und also auch für den meinen strikte zu beweisen, ist selbstverständlich.

Ich habe in dieser Arbeit vollständig Abstand genommen von allen theoretischen Schlussfolgerungen, welche ich an meine früheren Befunde geknüpft habe — und auch heute aufrecht erhalte, weil sie durch den Ausgang der hier mitgeteilten neuen Untersuchungen eine Bestätigung erfahren haben —; ich habe mich vielmehr einzig und allein mit der „empirischen Grundlage“ beschäftigt, auf welcher meine Schlüsse fussen. Auch gegen die empirische Grundlage dieser Arbeiten ist jener Vorwurf Müllers nämlich zweifellos gerichtet — ganz in Unrecht, wie ich gezeigt habe.

Anmerkungen und Zusätze.

1. (zu S. 428.) Ich verweise auf das Original (Goodrich 1906 S. 369, 370 und auf meine Auszüge aus der Arbeit Goodrichs, Anat. Anz. Bd. 34, S. 535) Es sei hier nur hervorgehoben, dass Goodrich zwar die Frage diskutiert, ob wegen der bindegewebigen Verbindung der eng aneinanderliegenden Muskelbündel untereinander und mit dem Skelett zweifelsfrei zu entscheiden sei, wie viel Bündel sich wirklich aktiv (oder nur durch Mitbewegung) bei der Reizung bewegen, dass er sich aber nach häufiger Wiederholung der Versuche für überzeugt erklärt, dass tatsächlich nur zwei Fascikel aktiv zucken (»I am quite convinced, that such is really the case«). Es wurden von ihm noch eine Reihe besonderer Versuche über diesen Punkt angestellt und daraus der klar formulierte Schluss gezogen, dass ein Spinalnerv bei *Raja* nur je ein Paar von Radialmuskeln versorgt. Ich habe mich übrigens selbst bei *Raja* überzeugt, dass bei genügend schwachen Strömen passive Mitbewegungen von Muskeln entweder gar nicht auftreten oder dass solche passiv bewegte Muskeln von den durch eigene Kontraktion anschwellenden und sich verdickenden Fascikeln sehr leicht zu unterscheiden sind. Siehe näheres darüber im Haupt-Text p. 431.

2. (zu S. 429.) Diese und die anderen hier beschriebenen neuen Versuche und anatomischen Untersuchungen unternahm ich in der K. K. Zoologischen Station zu Triest im Oktober dieses Jahres. Ich bin dem Leiter derselben, Herrn Prof. Cori, für seine bereitwillige und hingebungsvolle Unterstützung meiner Arbeiten durch lebendes Material zu herzlichem Dank verpflichtet. Die untersuchten Rochen gehörten alle zu der Species *Raja clavata* L. E. Müller hat dieselbe Art und ausserdem *R. radiata* und *R. batis* benutzt. Es standen mir 8 frisch gefangene Exemplare zur Verfügung, von welchen ich sechs zu elektrischen Versuchen und anatomischen Studien und zwei ausschliesslich zu letzteren benutzte. Ausserdem bearbeitete ich in Triest *Torpedo marmorata*, *Acanthias vulgaris*, *Mustelus laevis* und *Mustelus vulgaris*.

3. (zu S. 430.) Müller gibt selbst zu (S. 555), es sei für die Enden der Flosse (die cranialen und caudalen Randpartien) sehr wahrscheinlich „dass die Nerven über grössere Gebiete sich verteilen, aber diese Ausnahmen — setzt er hinzu — heben nicht die allgemeine Regel auf“. Ich habe auch diese Parteen elektrisch geprüft und dasselbe Resultat (dorsal und ventral) wie in der Mitte der Flosse erhalten. Was Müller für die Ausnahme hält, ist die Regel welche ausnahmslos für alle Teile der Extremität gilt.

4. (zu S. 430.) Die Schwierigkeiten, welche bei meinen früheren Untersuchungen ein definitives Resultat an *Torpedo* vereitelten, beruhten, wie ich richtig vermutet hatte, auf der Verwendung von etwas zu starken Strömen (1909, S. 544). Ich benutzte diesmal einen vorzüglich funktionierenden Dubois'schen Schlitten (mit einem Trockenelement, wie es für kleine elektrische Klingelleitungen gebraucht wird). Die sekundäre Spirale wurde bei den Versuchen soweit ausgezogen, dass sie gar nicht mehr in der Schlittenführung, sondern in der Verlängerung derselben auf dem Arbeitstisch stand. Auf der

Zunge ist ein so schwacher Strom nicht entfernt merkbar. Es ist wichtig, gerade die allerschwächsten, noch eben wirksamen Ströme zu nehmen. Es werden dadurch nicht nur Stromschleifen vermieden, sondern es ist geradezu eine Bedingung für vollkommene Resultate, speziell bei Rochen. Die Nerven dieser sind gegen stärkere Ströme sehr empfindlich, in dem Sinne, dass die Erregbarkeit oft schon durch die erste Reizung stark herabgesetzt wird, und dass weitere Reize kein richtiges Bild mehr ergeben. Es leiden dabei diejenigen Nervenästchen am ehesten, welche die wenigsten Nervenfasern enthalten, also die dünnsten. Nur die dickeren Nervenäste mit vielen Nervenfasern sprechen noch an. Darauf beruht es, dass ich in Neapel bei Torpedo nur beim ersten Mal mehrere Fascikel, bei den Wiederholungen aber nur drei zucken sah. Bei schweren mechanischen Eingriffen (Durchschneidung der Nervenwurzeln am Rückenmark, Quetschen der Nerven) sieht man bei Rochen sehr häufig nur einen, zwei oder drei Fascikel blitzartig zucken und zwar bei denselben Nerven, welche bei richtiger Anwendung des elektrischen Stromes 7 und 8 Fascikel in Kontraktion versetzen. Ich vermute, dass solche brutalen Reize die feineren Nervenverzweigungen unmittelbar so schädigen, dass der Reiz in ihnen gar nicht bis an die Muskeln fortgeleitet wird. Bei ganz minimalen Ästen erlischt selbst bei schwächsten Strömen manchmal die Reizbarkeit sehr bald. So erkläre ich auch das Verhalten des 8. Fascikels bei dem im Text beschriebenen Fall (S. 430). Anders bei dicken Ästen, in welchen auch bei brutalen mechanischen Reizen nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit eher Fasern für die Reizleitung passierbar bleiben können, als bei dünnen Ästchen. Die anatomische Verteilung der Nervenverzweigungen ist nun nach meinen Erfahrungen eine solche, dass die dickeren Äste eines Nerven zu den mittleren Komponenten seines motorischen Endgebietes verlaufen, während die Randpartien nur dünne Ästchen erhalten.

Aber ganz abgesehen davon, wie die Resultate bei starken Reizen zu erklären sind, beweisen für die Polyneurie allein die im Haupttext beschriebenen positiven Ergebnisse, während negative selbstverständlich ausgeschlossen werden müssen.

Die übrigen Protokolle samt den hier mitgeteilten publiciere ich gemeinsam mit meinen Reizversuchen aus Monaco und Neapel in einem mit Abbildungen erläuterten Aufsatz in den „Annales de l'Institut océanographique“ von Monaco, welcher in Vorbereitung ist.

Es sind übrigens bei einiger Übung die Versuche sehr leicht auszuführen und ich empfehle die Nachprüfung wegen der prinzipiellen Wichtigkeit für viele Probleme (siehe Anm. 25 und 1899 S. 530, 547) allen, welchen lebendes Hai- und Rochenmaterial zur Verfügung steht. Ich habe Raja vor Beginn der Versuche cocainisiert (siehe 1899 S. 537) durch eine konzentrierte wässrige Lösung, welche in die Kiementaschen eingepinselt wurde. Die Tiere lagen dann unbeweglich auf dem Präparierbrett. Durchströmung der Kiemen mit Seewasser wurde nur bei den Exstirpationsversuchen (Anm. 16) angewendet. Die Reizbarkeit der Nerven hielt in meinen Versuchen ca. 2 Stunden an (bei Squaliden etwa die doppelte Zeit oder länger), eine Zeit, welche genügt, um hunderte von Reizversuchen anzustellen.

5. (Zu S. 432.) Müller sagt über den Plexus cervico-brachialis von Raja (S. 518): „Die Elemente des Plexus cervico-brachialis sind nämlich so fest aneinander gefügt, dass es auch bei stärkerer Lupenvergrößerung nicht möglich ist, die besonderen Nerven zu isolieren. Ich finde es auch nicht wert auf eine solche Präparation besondere Mühe zu verwenden, da es selbst bei der eingehendsten Lupenpräparation nicht ausgeschlossen ist, dass nicht feine mikroskopische Elemente übersehen werden“. Dies wirft ein bezeichnendes Licht auf die Präparationstechnik des Autors. Es ist nämlich die Auflösung dieses Plexus längst vor ihm gelungen. Ich verweise auf die von M. Fürbringer (1897) mitgeteilte Literatur und die zahlreichen dort und später von mir (1898) publicierten und abgebildeten Fälle, unter welchen sich auch Raja befindet. Fürbringer (l. c. p. 389) hat ausdrücklich beschrieben, welche einfachen Kunstgriffe notwendig sind, um die Auflösung des Plexus zu ermöglichen. Wendet man dieselben an (vor allem die Präparation vom Centrum zur Peripherie hin unter dem Präpariermikroskop), so hat besonders bei frischem Material, wie ich mich in Triest überzeugte, die Auflösung nicht die geringste Schwierigkeit. Bei Vernachlässigung dieser Regeln ist sie allerdings ungemein schwierig oder unmöglich.

Müller hält übrigens selbst die Annahme, es könnten innerhalb des Collectors (siehe das Schema desselben Braus 1909 Fig. 4 S. 539) feinste Ästchen von dem einen Componenten zum andern übertreten, im Verlauf seiner Arbeit nicht aufrecht. Er könnte sonst nicht behaupten (S. 527, 528), dass die Nervenstämmе, welche peripher aus dem Plexus cervico-brachialis hervorgehen, genau derselben Regel folgen, welche er für die nicht zu Collectoren verbundenen Nerven aufstellt. Das Prinzip dieser Regel besteht nach Müller darin, dass derjenige Nervenast, welcher einem bestimmten Skelettstrahl an oder aufliegt, die direkte und unermischte Fortsetzung eines bestimmten Spinalnervs ist. Das wird ja aber ausdrücklich in der oben zitierten Stelle für die zu Collectoren vereinigten Spinalnerven von ihm als nicht erwiesen betrachtet.

Ich habe jedoch durch die elektrische Prüfung ein Mittel in der Hand positiv zu beweisen, dass innerhalb eines Collectors kein Übertritt von Ästen (auch nicht von mikroskopisch feinen und vielleicht unsichtbaren Fäden) des einen Componenten zu einem der Nachbarcomponenten erfolgt. Ich habe zu dem Zweck einen Componenten beim Austritt aus dem Rückenmark gereizt und das Kontraktionsgebiet umgrenzt. Es wurde dann präparatorisch der Collector aufgelöst und dabei durch einen Assistenten darauf geachtet, ob während der Präparation Kontraktionen der Muskeln auftreten. Es war dies nicht der Fall. Ausserdem wurde derselbe Nerv, nachdem er bis zu seiner Gabelung isoliert war, dort durchtrennt und dicht an der Gabelungsstelle (Stelle 1 Fig. 1 S. 432) gereizt. Es sprachen dieselben Fascikel an wie bei Reizung des centralen Endes, jedenfalls nie mehr als die in der 1. Versuchsreihe gezählten. Oft war die Zahl um 1 oder 2 Fascikel herabgesetzt, was auf die verringerte Irritabilität bezogen werden muss, da bei langen Nervenstrecken ziemlich viel Zeit durch die Präparation verloren geht. Wären Verbindungen der einzelnen Spinalnervenäste irgend welcher Art innerhalb des Collectors vorhanden, so

müssten dieselben bei der Isolation eines Nerven mechanisch gereizt werden und die von ihnen versorgten Muskeln müssten ansprechen. Wäre dies aus den in Zusatz No. 4 S. 464 erwähnten Gründen unterblieben, so hätte doch bei peripherer Reizung mit schwächsten Strömen ein grösseres Gebiet ansprechen müssen als bei centraler Reizung, weil peripher — nach Hinzutritt der Fasern eines oder mehrerer Nachbarnerven — nicht nur der eine Component, sondern auch die motorischen Endgebiete anderer Componenten des Collectors mitgetroffen worden wären. Man vergleiche dazu die Schemata 4 und 5 meines früheren Aufsatzes (1909).

Man könnte nun aber gegen die Reizungen der Nerven an Punkt 1 (Fig. 1 S. 432) einwenden, es seien die Spinalnerven der *Selachier* ganz allgemein (da, wo sie nicht zu Collectoren vereinigt sind) zwischen den Punkten 3 und 1 (Fig. 1) durch unsichtbar feine Ästchen miteinander verbunden. So könnte man erklären, dass bei Reizung distal an Stelle 1 nicht wenige, sondern viele Fascikel ansprechen. Denn dort würden dann nicht nur die Fasern eines einzigen Spinalnervs, sondern auch die inzwischen hinzugekommenen Fädchen der Nachbarnerven gereizt. Ich betone, dass präparatorisch von diesen Verbindungen auch nicht das geringste zu sehen ist. Ich habe bei den jetzigen Versuchen aber besonderen Wert darauf gelegt, die Reizung unmittelbar beim Austritt des Nerven aus dem Rückenmark anzustellen, wie im Haupttext bei *Raja* beschrieben wurde (S. 430). Das Resultat beweist positiv das Fehlen solcher fictiver, unsichtbarer Nerven Anastomosen. Früher (1909 S. 539, 534) hatte ich nur infolge Mangels an Übung — es kommt auf sehr schnelle und doch schonende Präparation unter Vermeidung von unnötigem Blutverlust an — keine so deutlichen Resultate an Stelle 1 (Fig. 1) wie an den übrigen erzielt. Dass der Unterschied kein principieller ist, beweisen die hier mitgeteilten Untersuchungen.

6. (Zu S. 436) In Fig. 2 sieht man bei den Nerven 20–22 nur an einer Stelle, wo die caudale Grenze des betreffenden Nerventerritoriums gelegen ist. Da bei ein und demselben Tier zu viel Zeit verloren geht, um auch die caudalen Grenzen so genau zu bestimmen, wie dies bei den cranialen geschah, habe ich die letzteren durch besondere Versuche bei anderen Exemplaren von *Raja clavata* (an denselben und verschiedenen anderen Nerven) festgestellt. Die caudale Grenze ist entweder in derselben Richtung schräg gestellt wie die craniale, nur nicht in derselben Masse, oder sie läuft mit Ausbuchtungen nach vorn und hinten in der Richtung der Fascikelgrenzen oder endlich ihr Verlauf ist entgegengesetzt schräg zur vorderen Grenze (von basal und cranial nach terminal und distal) gestellt. Unter allen Umständen kommen zu der Gesamtsumme der Fascikel, welche zu einem Nerventerritorium gehören, noch einige zu den in Fig. 2 sichtbaren hinzu, wenn man die von der caudalen Grenze in deren ganzen Ausdehnung mit betroffenen Radialmuskeln berücksichtigt. Deshalb kommen in Fig. 2 und 3 nur die Minima der Ausdehnung der einzelnen motorischen Gebiete zur Anschauung. Die absolut richtige Gesamtzahl der zu einem Nervengebiet gehörigen Fascikel erhält man bei einer Versuchsanordnung wie der im Haupttext S. 430 beschriebenen. Sie beträgt 8 Fascikel (statt 5–6 in Fig. 2 und 3). Es wäre deshalb

sehr leicht möglich, dass bei Raja manche Fascikel von vier verschiedenen Spinalnervenästen versorgt werden, (man denke sich z. B., dass in Fig. 3 S. 436 von Nerv a noch ein Astchen in Fascikel 7 eindrange). Ich besitze vielleicht strikte Beweise dafür in meinem konservierten Material. Doch fehlt mir im Augenblick noch die dazu unerlässliche Bestimmung der serialen Nummern der einzelnen Nerven, welche ich bei verschiedenen Exemplaren zu diesem Zwecke gereizt und markiert habe. Ich werde darauf in der Publikation in den Annalen von Monaco zurückkommen (vergl. Anm. 4 S. 464).

7. (Zu S. 438.) Die zitierte Stelle bezieht sich, obgleich mein Name nicht genannt ist, ganz zweifellos auf mich. Es geht dies aus anderen Stellen mit Sicherheit hervor, z. B. S. 496: „Für Braus sind die zahlreichen Plexusbildungen . . . die Hauptsache“; ferner S. 555 „Aus dem nun Mitgeteilten geht hervor, dass eine bedeutende Differenz zwischen den Ergebnissen von Braus und den meinigen besteht. Nach Braus bilden die Pterygialnerven komplizierte und unregelmässige Geflechte, dadurch entstanden, dass die Zellen der Myotomknospen von dem einen nach dem andern übergewandert sind. . . Nach meinen Präparaten zu urteilen, behalten die Pterygialnerven ihre Selbständigkeit bis zu Ende.“ Und kurz vorher: „Man darf sich also nicht vorstellen, dass das motorische Zellenmaterial der Flosse ganz ohne Ordnung in einen Topf geworfen ist“ u. a. m.

8. (Zu S. 464.) Das Wort „Pterygialnerven“ ist von mir für die Flossennerven eingeführt worden. Ich habe den Hauptnerv, welcher vom Intercostalnerve aus durch die Bauchmuskulatur hindurch bis zur Flosse verläuft (Fig. 1 S. 432) als Ramus pterygialis communis bezeichnet und seine Teiläste (nach der Gabelungsstelle Bi) Ramus pterygialis dorsalis und Ramus pterygialis ventralis genannt. Der Vorschlag Müllers, lediglich bestimmte Äste dieser Teiläste als „Pterygialnerven“ zu bezeichnen, kann zu der grössten Verwirrung in den an sich recht komplizierten Beschreibungen führen. Es genügt meiner Ansicht nach, die Äste, welche der Autor mit dem Ausdruck „Pterygialnerven“ belegt hat, als die „Hauptäste“ der Flossennerven zu bezeichnen oder noch besondere kennzeichnende Zusätze wie „direkte (d. h. haploneure) Hauptäste“ oder „gerade“, „lange“, „tiefe“ Hauptäste zu machen, dagegen besondere lateinische Termini zu vermeiden (vergl. auch Anm. 12 S. 479).

9. (Zu S. 441.) Fig. 4 gibt nur einen Teil von meiner Fig. 2 Taf. XXIII 1899 und von deren verkleinerter Copie (Textfigur 12b auf S. 182 derselben Arbeit) wieder, aber diesen Teil ganz genau. Die Bezeichnungen der Strahlen sind genau entsprechend der von Müller angegebenen Art der Bezeichnung vorgenommen. Textfigur 12b meiner früheren Arbeit ist hier in Textfigur 6 S. 445 ohne jede Änderung der Zeichnung wiederholt (es sind jedoch die griechischen Buchstaben des Originals hinzugesetzt, weil diese zur Orientierung des Lesers nötig sind; dieselben sind der Hauptfigur Fig. 2 Taf. XXIII entnommen, also dem gemeinsamen Original zu Textfigur 4 u. 6). Man überzeuge sich selbst von der völligen Übereinstimmung der Skelet- und Nervenzeichnung in Fig. 4 und Fig. 6 in der vorliegenden Arbeit. Da wo die Hauptnervenäste sich in Fig. 6 zwischen die Muskelfascikel (gestrichelte Linien) einsenken, so dass sie nicht sichtbar sind, wurden sie in Fig. 4 genau nach

meinen Zeichnungen ergänzt. Man kann dies z. B. hier bei Fascikel ξ kontrollieren, welches in Fig. 7 S. 447 nach meinen früher publizierten Zeichnungen (1899 Textfigur 9 S. 178) copiert ist. Derartige Zeichnungen besitze ich von allen Fascikeln. Auch ist in der Originalfigur (1899 Taf. XXIII Fig. 2) und deren Copie in der früheren Arbeit und hier (Textfigur 6) jedesmal dann, wenn Nerven zwischen den Fascikeln verschwinden und auf diese Weise für eine Strecke weit unsichtbar werden, an der Stelle, wo sie wieder auftauchen, die Nummer des betreffenden Spinalnervs, zu welchem sie ausschliesslich gehören, hinzugesetzt. Man überzeuge sich also auch daran, dass Fig. 4 genau das wiedergibt, was ich 1899 in meinen Figuren publizierte.

Ich habe im Text meiner Abhandlung damals ausdrücklich in der Einleitung betont: „Für die Abfassung der Arbeit war es von grosser Wichtigkeit, durch eine ausreichende Anzahl von Abbildungen der Anschauung zu Hilfe zu kommen und den Text dadurch von allen weitläufigen und doch schwer verständlichen Beschreibungen nach Möglichkeit befreien zu können“ (1899 S. 141). Auch habe ich bei der Beschreibung der speciell auf Taf. XXII jener Arbeit abgebildeten Präparate ausdrücklich darauf verwiesen, dass eine Beschreibung in Worten zu weitläufig sein würde (S. 169). Ebenso komme ich ganz besonders für die Nervengeflechte von *Acanthias* und deren Anordnung auf diesen Punkt zurück (S. 189). Müller (S. 497) citiert diese Stelle aus meiner Arbeit so: „Ich will nicht auf all das Detail dieser Geflechte eingehen, welches sehr variiert und wenig Interesse bietet“. Das ist ganz richtig; aber entscheidend ist, dass ich in jenem Text unmittelbar so fortfahre: „Das Notwendige ist aus den Abbildungen zu entnehmen“. Indem Müller diese für das Verständnis absolut notwendige Fortsetzung in seinem Citat fortlässt, muss der nicht orientierte Leser allerdings den Eindruck gewinnen, dass ich der Meinung sei, es bestehe überhaupt nur regellose Variabilität in den Details der Nervenarrangierungen. Und in der Tat sagt der Autor selbst — in völliger Missverstehung meiner Darstellung — zum Schluss jenes Citates und anderer Auszüge aus meiner Arbeit: „Aus diesen Citaten geht zur Genüge hervor, dass für Braus . . . die Nerven keine regelmässige Verästelung oder Verteilung in der freien Flosse zeigen“.

Ich habe hier besonderen Wert darauf gelegt, dass allein meine Abbildungen, die alle von mir selbst gezeichnet sind, aufs klarste erkennen lassen, wie genau mir damals bekannt war, was Müller jetzt als neu beschrieben hat, und wie grund- und haltlos die Behauptung dieses Autors ist, ich hätte diese Dinge übersehen oder mir nicht die Mühe gegeben, sie zu untersuchen. Denn Figuren sind nicht wie Worte sprachlichen Missverständnissen ausgesetzt.

Aber auch im Text ist von mir in vollkommenster Deutlichkeit das Richtige beschrieben, was Müller bezüglich der tiefen Hauptäste der Nerven für *Acanthias* hervorgehoben hat. Er legt Wert einmal auf deren „Individualität“, d. h. dass sie unvermischte Fortsetzungen eines einzigen Spinalnervs sind. Es ist dies von mir bereits 1892 (vergl. die im Haupttext S. 460 citierte Stelle) beschrieben und 1899 (S. 194) als erster Satz an die Spitze meiner Zusammenfassung gesetzt worden in den Worten: „Wiewohl die

Flossennerven bei den Selachiern mit ihren Ästen zahlreiche und innige Geflechte in der Extremität eingehen, so lassen sich doch bei vielen die Hauptstämme eine ziemliche Strecke weit in die Flosse hinein oder völlig isolieren“. Es wird dann speciell auf *Acanthias* verwiesen, wo diese völlige Isolation gegenüber anderen Spinalnerven — nämlich das, was Müller die „Individualität“ seiner „Pterygialnerven“ nennt — entweder unmittelbar aus der Zeichnung zu entnehmen oder durch die hinzugesetzten serialen Nervenziffern besonders markiert ist.

Ferner ist nach Müller von besonderer Wichtigkeit, dass die langen tiefen Hauptäste immer einem Skeletstrahl folgen, dass aber je zwischen zwei solcher Hauptäste ein Skeletstrahl frei bleibt. Dass das so sein kann, habe ich schon 1892 in einer Formel für *Scymnas* besonders zum Ausdruck gebracht (dieselbe ist im Haupttext auf S. 460 copiert). Man könnte einwenden, dass dort nur auf die Lage der Nervenstämme zu den Muskelfascikeln Bezug genommen ist. Doch gilt das für die letzteren Gesagte hinreichend genau auch für die Skeletstrahlen. Ausserdem bin ich 1899 S. 191, 192 sogar in einem besonderen Abschnitt auf die Lage der Stämme speciell zu den Radien des Skelets eingegangen, allerdings mit ganz anderem Ergebnis als demjenigen Müllers.

Man könnte Müller zugeben, dass seine Formel für die Lage der Hauptäste mathematisch genau oder doch im Princip hinreichend genau zutrefte; dann würde doch sein auf diese Formel gegründeter Schluss, es sei das Skelet metamer, logisch unzutreffend sein. Es ergibt sich dies daraus, dass die Muskelfascikel nicht metamer gebaut sind. Ich verweise deswegen auf die spätere Anmerkung 25.

Ich will hier nur materiell auf das spezielle Objekt selbst, nämlich die Lage der Nervenäste zum Skelet eingehen. Ich habe die von Müller als gesetzmässig statuierte topographische Beziehung der Nervenäste zu den Skeletstrahlen in meinen Arbeiten deshalb nicht im einzelnen hervorgehoben, weil ich schon 1892 und später auf die zahlreichen Variationen dieser Beziehungen aufmerksam gemacht habe. Läge hier wirklich etwas Gesetzmässiges vor, so müsste doch in erster Linie verlangt werden, dass derjenige Spinalnerv, dessen ventraler Ast zu einem bestimmten Skeletstrahl gehört, auch seinen dorsalen Ast zu demselben Skeletstrahl und zu keinem anderen sendet. Müller vergleicht direkt die Beziehungen der Radien zu den Flossennerven mit den Beziehungen der Wirbel im Rumpf zu den Intercostalnerven und sagt: „Der morphologische Charakter der Wirbel wird von ihren Verhältnissen zu den Spinalnerven entschieden. Nun sind die Flossennerven einfache und selbständige Fortsetzungen der Spinalnerven. Sind nun bestimmte, immer wiederkehrende Verhältnisse zwischen den Flossennerven und den Strahlen zu finden, so sind natürlich auch die Strahlen metamer“ (S. 566). Bleiben wir bei diesem Vergleich. Der erste Schritt, diese Art von Gesetzmöglichkeit, welche der Autor für streng bewiesen hält, zu prüfen, müsste doch darin bestehen, in ein und derselben Flosse das Oben und Unten miteinander zu vergleichen.

Denn Ventral und Dorsal in der Flosse würde in gewisser Beziehung dem Rechts und Links bei der Wirbelsäule entsprechen. Gerade so wie „der morphologische Charakter“ eines Rumpfsegmentes darin zum Ausdruck

kommt, dass symmetrisch rechts aus dem Wirbelloch ein Spinalnerv desselben Metamers herauskommt wie links aus dem dortigen Wirbelloch, so müsste zu einem Skeletstrahlenpaar der Flosse, welches zu diesem Metamer zu rechnen wäre, dorsal und ventral ein Spinalnerv desselben Metamers gehören. Denn die Skeletstrahlen der Flossen liegen in der Hauptsymmetrieebene dieses Körperteils gerade so, wie die Wirbelsäule in der Symmetrieebene des ganzen Körpers liegt. Würde auf einem Strahlenpaar dorsal der Spinalnerv eines anderen Metamers liegen als der metamere Spinalnerv, welcher ventral auf demselben Strahlenpaar liegt, so wäre das gerade so, wie wenn zwischen zwei Wirbeln rechts und links verschiedene Segmentalnerven herauskämen. Dies ist aber der ganzen Definition eines Metamers nach nicht möglich. Wenn es — abgesehen von sekundären Umgestaltungen des rein logisch notwendigen Ausgangszustandes — vorkäme, so wäre die allgemeine Vorstellung, dass die Wirbelsäule ein metamer eingeteiltes Organ ist, hinfällig. Wir sehen denn auch in der Tat, dass bei der Wirbelsäule zwar grosse Schwankungen vorkommen in der Art, wie die Spinalnerven eines Segmentes im einzelnen zu den zugehörigen Wirbelbildungen liegen, dass aber selbst dort, wo der Vergleich Müllers am zutreffendsten wäre, nämlich bei der Schwanzwirbelsäule der Selachier mit ihren Halbwirbeln, doch ausnahmslos der rechte und linke Spinalnerv in demselben Segment und nur in diesem verläuft.

Bei jenen Halbwirbeln gehören zu einem Metamer zwei Wirbel ebenso wie zwei Skeletstrahlen der Flosse zu einem Metamer gehören sollen. Zum ersten dieser Wirbel gehört ganz regelmässig rechts und links je ein Spinalnerv, während der zweite Wirbel ebenso regelmässig ohne Nerv ist (vergl. z. B. Hertwig, Hdb. d. vergl. Entw.-Lehre, Bd. III, Teil III, S. 185). Es würde dies dem Verhalten der Nerven in der Flosse zu den Radien entsprechen, wie es Müller schildert, da auch bei diesen der erste eines Paares einen Nerv haben soll, der zweite nicht. Dieser Vergleich ist also sehr geeignet, klar zu machen, worauf es ankommt. Wir fragen 1. kommt wirklich regelmässig in der Flosse auf den ersten Strahl eines bestimmten Paares der Nerv des betreffenden Metamers, auf den folgenden Strahl keiner und setzt sich dies entsprechend weiter fort bei den folgenden Strahlenpaaren? und 2. ist der Nerv, welcher dorsal zu dem ersten Strahl liegt, ein Ast desselben Metamers, zu welchem der ventral vom ersten Strahl liegende Nerv gehört?

Unser Autor hat die zweite dieser Fragen überhaupt nicht aufgeworfen und der ersten nur ganz ungenügende Beachtung geschenkt, ja er hat ganz übersehen, dass beide bereits (die erste seit 1892, die zweite seit 1899) aufgestellt und beantwortet waren. Ich habe nämlich sowohl bei *Acanthias* wie bei anderen Selachiern den Knorpel der Brustflosse seiner Fläche nach gespalten und dann für ein und dasselbe Exemplar von der Skeletseite aus (siehe dazu den Haupttext S. 458—461) die Nervenstämme dorsal und ventral freigelegt. Bei dieser Art der Präparation lässt sich die Lage der Nerven zum Skelet aufs sicherste bestimmen (1899 S. 160 u. a.). Es kommen dabei nicht etwa nur ganz geringe Abweichungen zwischen dem Nervenverlauf oben und unten vor

Diese Bestimmungen sind sehr genau. Ich habe ähnliches mit einfacheren Methoden schon 1892 (S. 24) bei *Odontaspis* gezeigt. Doch kann es bei weniger zuverlässigen Methoden als dem Spalten des Knorpels und der Präparation von der chondralen Seite aus (s. o.) den Anschein haben, als ob oben und unten sich entsprächen (siehe meinen Fall von *Scymnus* 1892 S. 23).

Es ist aber auch an Müllers eigenen Präparaten von *Acanthias* eine so hochgradige Variabilität zu erkennen, dass wir sie hier als Material zur Beantwortung unserer beiden Fragen mit heranziehen können. Manchmal scheinen ja die verschiedenen Individuen ganz überraschend übereinzustimmen. Der Zufall hat es gefügt, dass dies bei den beiden in Fig. 4 und 5 abgebildeten Präparaten, dem Präparat Müllers (Fig. 33) und dem meinigen, der Fall war. Der Autor glaubt auch, es gelte etwas ähnliches für seine drei Figuren 33, 34 und 35. Er spricht bei diesen von „nur geringen Abweichungen“, „nur in kleinen Details“ (S. 508, 509). Doch sind dieselben durchaus nicht unerheblich; man muss allerdings zu Müllers Figuren erst nach seiner Beschreibung die Ziffern für die Strahlen und die Nerven, welche erstere ganz und letztere bis auf wenige fehlen, hinzusetzen. Dann ergibt sich folgende Aufstellung, welche ich hier genau nach den Beweisstücken Müllers, seinen Figuren, reproduciere und im übrigen nach der Art der Zifferndarstellung für *Hexanchus* (siehe oben) vorgenommen habe. Die Skeletstrahlen sind mit meinen lateinischen Ziffern (Fig. 6) markiert. Die arabischen Ziffern Müllers (Fig. 4 und 5) laufen gerade entgegengesetzt, so dass sein 1. Strahl meinem XXII. Strahl und sein 22. Strahl meinem I. Strahl entspricht (immer unter Hinnahme der von Müller für die Zählung der Skeletstrahlen aufgestellten Regel).

	XXI	XX	XIX	XVIII	XVII	XVI	XV	XIV	XIII	XII	XI		
Fig. 33	.	.	5	.	.	6	.	7	.	8	.	9	.
Fig. 35	.	.	5	.	.	6	.	7	.	8	.	9	.
Fig. 36	.	5	.	.	6	.	.	7	.	8	.	9	.
Fig. 34	.	.	5	.	.	6	.	7	.	8	.	9	.
Fig. 37	.	.	5	5	6	.	.	7	.	8	.	9	.
Fig. 38	.	.	5	.	.	6	.	7	.	8	.	9	.

	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II	I			
Fig. 33	.	10	.	.	11	.	.	12	.	13	.	14	.
Fig. 35	.	10	.	.	.	.	.	12	.	13	.	14	.
Fig. 36	.	10	.	.	.	.	.	12	.	13	.	14	.
Fig. 34	10	.	11	.	.	.	.	12	.	13	.	14	.
Fig. 37	10	.	11	.	.	.	.	12	.	13	.	14	.
Fig. 38	10	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Also selbst wenn wir zugeben, dass Müllers Benennungen der Strahlen die richtigen sind, obgleich auch gegen diese manches einzuwenden wäre, so

sind an seinem eigenen Material doch erhebliche und zwar ganz regellose Unterschiede vorhanden. Man vergleiche etwa das Verhalten des 5. Spinalnervs, welcher auf dem XX. Strahle, zwischen diesem und dem XIX. Strahl, auf dem XIX. Strahl und zwischen diesem und dem XVIII. Strahl gefunden wurde.

Der Autor gibt denn auch für das seiner Fig. 34 zugrunde liegende Präparat „einen gewissen Unterschied“ gegenüber den übrigen zu. Ich kann aber den Unterschied nicht andersartig finden als denjenigen, welcher zwischen den drei zuerst in der Tabelle angeführten Präparaten besteht. Auf Fig. 37, welche auch als Ausnahme anerkannt wird, komme ich noch zurück. Fig. 38 ist nach einem Präparat der dorsalen Nerven gezeichnet, welche sich „ganz wie die ventralen“ (S. 511) verhalten sollen. Man beachte, dass aber in Wirklichkeit mit keinem der übrigen Bilder völlige Übereinstimmung besteht und vergleiche dies mit dem, was ich schon 1899 bei *Acanthias* gefunden und oben (S. 471) citiert habe.

Ich habe auch in der nach den Befunden Müllers aufgestellten Tabelle die Einteilung der Strahlen in Paare entsprechend den postulierten Metameren in der Weise angedeutet, dass ich zwischen je zwei Knorpelzahlen einen dicken Strich gemacht habe. Die Einteilung, welche ich vorgenommen habe, ist die für die Anschauung Müllers günstigste. Trotzdem ist zu sehen, dass Nerv 12 und 13 gelegentlich zu anderen „Metameren“ gehören können als den der ganzen Situation nach ihnen zukommenden.

Im allgemeinen stimmt jedoch die Verteilung der Nervenstämme in der tabellarischen Aufstellung mit der Einteilung der Radien in Paare. Solche vage Beziehungen der metameren Nerven zu den Strahlen des Skelets können aber nicht als Beweis für eine innere Gesetzmässigkeit gelten. Denn sie sind der embryologischen Entstehung der Muskulatur nach als ganz selbstverständlich vorauszusetzen. Da immer je zwei dorsale und zwei ventrale Muskelknospen von einem Rumpfmetamer aus entstehen, und da zu diesen ursprünglich ein Spinalnerv gehört, so ist dadurch allein bedingt — mag sich das Material der Muskeln nachher auf dem Wege der Mollierschen Anastomosen auch noch so sehr durcheinanderschieben — dass von vornherein gewisse metamere Nervenbahnen in der Flosse existieren. Man kann sich das so vorstellen, dass die Hauptnervenäste, während sich das motorische Material umordnet und die feinen Nervenäste zu Geflechten vereinigt werden, im wesentlichen zwischen den Knospen liegen bleiben. Ebenso wenig wie die Knospen ihre äussere Form ändern sondern durch innere Umwandlung direkt in die *Musculi radiales* übergehen, eben, so wenig braucht die Lage der Hauptnervenäste längs den Knospen und späteren *Musculi radiales*, welche für sie die geschützte ist, im wesentlichen aufgegeben zu werden. Starke Veränderungen vollziehen sich nur an den direkt bei den Umwandlungsprozessen in Mitleidenschaft gezogenen Seitenästchen der Hauptnervenäste, welche wirklich motorisch sind.

Ich führe diese Auffassungsweise, welche sich aus dem von der ontogenetischen Entwicklung der Muskelknospen Bekannten ableitet (siehe das im *Morph. Jahrb.* Bd. 27 p. 548 über die „serialen Hauptäste“ und die feineren Nerven zweige Beschriebene), nur deshalb hier an, um zu zeigen, dass ober-

flächliche Übereinstimmungen zwischen der Lage der Nervenstämmen und der Skeletstrahlen nichts für eine Gesetzmässigkeit der Beziehungen beider beweisen. Denn da die Muskeln ungefähr in ihrer Lage mit den Skeletstrahlen übereinstimmen, so kann man sehr leicht die entwicklungsgeschichtlich bedingte topographische Beziehung zwischen den Nerven und Muskeln nun auch auf das Skelet übertragen. Es hat das aber mit einem bestimmten Wachstumsgesetz, durch welches die Lage der Nerven zu den Skeletstäben reguliert sein könnte, nichts oder nicht notwendig etwas zu tun, sondern man malt gleichsam künstlich das alte, für Muskeln und Nerven geltende Schema auch auf die Oberfläche des Skelets auf. Infolgedessen passt alles auch nur ganz im Ungefähren.

Nun behauptet Müller, dass er in *Raja* ein Objekt gefunden habe, bei welchem „in dieser Hinsicht eine fast mathematische Regelmässigkeit“ bestehe (S. 567). Dass dies von ihm irrtümlich wie bei *Acanthias* für die motorischen Zonen ausgedeutet wurde, ist im Haupttext besprochen. Hier handelt es sich nur darum, ob wenigstens das richtig ist, dass die Lage der langen direkten Hauptäste der Spinalnerven zu bestimmten Skeletstrahlen eine streng gesetzmässige sei. Dafür fehlen aber die Unterlagen. Es ist wohl als gesichert anzunehmen, was schon seit Swan (1835) bekannt ist, dass die Nerven längs der Skeletstrahlen sehr regelmässig verlaufen. Auch scheint mir Müller den Beweis erbracht zu haben, dass bei *Raja* regelmässiger als bei *Acanthias* zwischen zwei Fascikeln resp. Skeletstrahlen ein Hauptnervenzweig verläuft, dass dann das folgende Interstitium übersprungen wird usf. Es gibt allerdings auch davon Ausnahmen, wie die Beschreibungen und Zeichnungen Müllers erkennen lassen (auch ist die seriale Natur der zum propterygialen Teil gehörigen Nerven vom Autor nicht sichergestellt, siehe Anm. Nr. 5, S. 465). Doch ist, wie ich mich durch eigene Präparation überzeugt habe, diese Beobachtung im allgemeinen richtig. Aber diese Regel ist, wie mir scheint, völlig erklärbar — wie auch die entsprechenden Fälle bei Squaliden — durch die ursprüngliche Zugehörigkeit des betreffenden Nerven zu zwei Muskelknospen und deren dysmetameren Derivaten, den Radialmuskeln. Es ist bekannt, dass die Radialmuskeln sich bei Rajiden den Skeletstrahlen enger anschliessen — sie inserieren hier am Knorpel, während sie bei Squaliden distal rein an den Hornfäden befestigt sind — und länger werden als bei *Acanthias*. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass hier die Hauptnervenäste auf längere Strecken deutlicher hervortreten. Ebenso wie die Lage der Muskeln zum Skelet regelmässiger ist als bei Squaliden, ebenso ist es die Lage dieser Nervenäste zu den Skeletstrahlen. Auch hier sage ich dies nur um zu zeigen, dass keine Notwendigkeit vorliegt, die Art von Gesetzmässigkeit anzunehmen, welche Müller direkt beobachtet zu haben behauptet. Dagegen widerlegen seine Untersuchungen an *Raja* geradezu den einzigen wirklichen Beweisversuch, welchen ich unter seinen vermeintlichen Beweismitteln entdecken kann.

Müller behauptet, es bestehe eine bestimmte Relation zwischen den Variationen der Zahl der Flossennerven und der Zahl der Skeletstrahlen, und nennt dies selbst einen „sehr kräftigen Beweis für die Metamerie der

Flosse“ (S. 569). Wenn er wirklich beobachtet hätte, dass jedesmal, wenn im Spezialfall ein segmentaler Nerv mehr oder weniger als gewöhnlich gefunden wurde, auch eine entsprechende Anzahl von Skeletradien — nämlich zwei pro Segment — mehr oder weniger vorhanden wäre, so wären solche Befunde allerdings ein schlagender Hinweis auf eine gesetzmässige Correlation zwischen metameren Nerven und Skeletstrahlen. Sehen wir uns aber die Befunde Müllers im einzelnen an, so zeigt sich, dass sich seine Behauptung auf einen einzigen Fall von *Acanthias* stützt. Er hat zwar bei *Acanthias* mehrfach gefunden, dass statt 12 Spinalnerven einer mehr oder einer weniger zur Flosse geht. Ich will diese Zählungen als richtig voraussetzen (in Wirklichkeit kann man sich leicht selbst bei der exaktesten Präparation irren, vergl. dazu Braus 1909 S. 548 unten). Es ist aber nur ein Fall bei *Acanthias* von Müller beschrieben worden (S. 511, Fig. 37), in welchem sowohl die Zahl der Nerven wie die Zahl der Skeletstrahlen angegeben ist. Die erstere war um einen Nerv vermindert (statt 12 nur 11), die Zahl der Knorpelstrahlen um zwei verringert und zwar gerade um die beiden, welchen sonst der betreffende (ausgefallene) Nerv topographisch zugehört. (Es ist das in Fig. 37 abgebildete Object, siehe hier Tabelle S. 472).

Selbst dieses Resultat liesse sich im einzelnen kritisieren, da abgesehen von der Zählung der Nerven (s. o.) die Bestimmung der Knorpelradien wieder nur auf Deutungen beruht. Schwerwiegender ist, dass von Müller nicht einmal die Frage aufgeworfen wird, ob der einzelne Fall nicht auf einem zufälligen Zusammentreffen zweier untereinander unabhängiger Varianten beruht. Aber diese Frage lässt sich sogar nach Müllers eigenen Befunden entscheiden. Denn dass es sich keineswegs um eine generelle Gesetzmässigkeit handeln kann, das beweisen aufs deutlichste die Zahlen, welche Müller für *Raja* ermittelt hat. Ich ordne dieselben hier nach der Zahl der Skeletstrahlen, welche der Autor für *Raja radiata* angibt (S. 520), in Gruppen. Die Fälle, in welchen eine übereinstimmende Anzahl Skeletstrahlen gefunden wurde, habe ich in je einer Gruppe vereinigt. Es ergibt sich dann für die 11 von Müller complet untersuchten Fälle folgendes:

Zahl der Strahlen	Zahl der Nerven
64	31
67	33
68	32
„	32
„	32
69	33
70	34
„	33
„	34
„	32
„	33

Es ist also keineswegs hier die behauptete feste Relation zwischen der Variabilität der Nerven und der Strahlen von Müller selbst beobachtet

worden. Abgesehen von der ganz ungeordneten Zu- und Abnahme der Nervenzahlen im allgemeinen gegenüber dem successiven Ansteigen der Skeletstrahlen in der Tabelle ist zu beachten, dass fast die höchste Zahl der Nerven (33) vergesellschaftet sein kann mit 67 Strahlen, also mit einer relativ sehr geringen Zahl von Radien, und dass eine der Minimalzahlen der Nerven (32) sogar mit dem Maximum der Strahlen (70) zusammentreffen kann.

Müller selbst hat diese Befunde da, wo er über das Verhältnis der Variationen spricht, ausgeschaltet und gibt als Grund dafür an, dass es ihm nicht gelungen sei, den ersten Flossennerv bei *Raja radiata* genau festzustellen (S. 570). In Wirklichkeit hat aber Müller jedesmal bei diesem Object den zweiten Spinalnerv als den ersten Flossennerv angenommen (S. 519). Da es sich nur um Relativzahlen handelt, so ist es für die Tabelle gleichgültig, ob dieser Nerv oder der folgende den 1. Flossennerv abgibt; es würde sich die Zahl der Nerven im letzteren Fall durchgehends um eins vermindern, aber das wechselnde Verhältnis zu den Strahlen bliebe bestehen.

Bei *Raja clavata* können wir übrigens nach Müllers eigenen Angaben ganz sicher gehen; denn er gibt dort für vier Fälle, in welchen die Skeletstrahlen gezählt wurden, an, welches der erste Spinalnerv war (S. 521). Es ergibt sich dort

Zahl der Strahlen	Zahl der Nerven
80	39
„	38
81	38
„	38

Also auch hier ist keineswegs die Zunahme der Strahlen eine der Zunahme der Nerven entsprechende; es kann sogar gerade im Gegenteil das Maximum der Nervenzahl (39) mit dem Minimum der Strahlenzahl (80) vergesellschaftet sein.

Fasse ich zusammen, was über die Lage der langen direkten Nervenäste in der Selachierflosse tatsächlich ermittelt ist, so ergibt sich, dass die ursprüngliche Beziehung eines Nerven zu zwei Muskelknospen dorsal und ventral in einer bestimmten topographischen Anordnung erhalten bleiben kann. Dieselbe besteht darin, dass der Nerv längs einer dieser Knospen und später längs dem entsprechenden Radialmuskel (trotz dessen innerer Umgestaltung zu einem polyneuren Muskel und trotz der Entstehung der motorischen Nervengeflechte) verläuft und dass sich dies bei allen übrigen Nerven wiederholt.

Auf diese Weise kann abwechselnd neben einem Radialmuskel (an seiner Unter- oder Seitenfläche) sich ein solcher Hauptnervenast befinden, beim folgenden nicht, beim nächstfolgenden wieder wohl usf. Solche Fälle waren vor Müller wohl einzeln bekannt, so dass ihre Bedeutung richtig abgeschätzt werden konnte; es soll aber das Verdienst Müllers nicht bestritten werden, diese Nerven und ihre Lage viel anschaulicher und bei einer grösseren Anzahl von Fällen, besonders bei Rochen, demonstriert zu haben, als dies von seinen Vorgängern geschehen war. Es lassen sich nun die topographischen Bezie-

hungen der langen Nervenstämme zu den Muskeln auch auf das Skelet in der Weise übertragen, dass man sich die Nervenstämme auf die Skeletzeichnung gleichsam projiziert denkt. Diese Projektion kann im Objekt selbst deshalb sichtbar sein, weil die Muskel- und Skeletgrenzen oft völlig oder wenigstens auf kürzere Strecken völlig zusammenfallen. Mit motorischen Beziehungen, welche Müller annimmt, hat dies nichts zu tun; denn die motorischen Nerven haben eine ganz andere Verteilung als diese langen Nervenstämme. Auch gegen eine andere gesetzmässige Beziehung, welche Müller für erwiesen erachtet, sprechen die zahlreichen Variabilitäten der Nerven. Die Zahl derselben besitzt anstatt der von Müller behaupteten gesetzmässigen Relation zu der Zahl der Strahlen bei Variabilitäten beider keine solche Relation; es ist auch keineswegs die Lage der einzelnen Nerven zu bestimmten Strahlen konstant. Die topographischen Beziehungen also, welche zwischen den langen Nervenstämmen und den Skeletstrahlen bestehen, können alle durch die Lagebeziehungen der Nerven zu den Muskeln erklärt werden, ohne dass ein besonderes Gesetz für die Zuordnung der Hauptäste zu bestimmten Strahlen angenommen zu werden braucht. Ist es schon nicht nötig, ein solches Gesetz anzunehmen, so ist von Müller dafür, dass es tatsächlich existiert, kein einziger stichhaltiger Beweis beigebracht worden.

10. (zu S. 442.) Die Berücksichtigung der Literatur ist bei Müller überhaupt sehr unvollständig, selbst auf seinem Spezialgebiete, der Anatomie der Gefässe, welcher ein besonderes Kapitel gewidmet ist. Er tut hier für die Selachier nur der Arbeit von T. J. Parker Erwähnung. Obgleich in dieser die epochemachenden Untersuchungen von A. Monro (1785) zitiert werden, findet sich über die Befunde dieses Autors bei Müller nichts. Monro hat schon bei Rochen die schlitzförmigen Öffnungen der Vena subclavia in seiner Taf. II genau abgebildet, welche Müller auch bebeschreibt (S. 543), und nach Injektionspräparaten ein Bild der Arteria propterygialis, der Arteria pterygialis lateralis und von den Ästen dieser Gefässe gegeben (Monro Taf. I, Fig. 5), welches mit der Abbildung Müllers (Fig. 62) und dessen Beschreibung (S. 539) übereinstimmt, namentlich in dem von letzterem besonders hervorgehobenen Punkt, dass nämlich die Äste unregelmässig zu den Radien verteilt sind. Die feineren Ästchen und Gefässnetze sind allerdings bei Monro nicht abgebildet.

Die Schilderung der A. subclavia bei *Acanthias* durch Müller (S. 531. 532) liest sich, wie wenn der Autor das von mir 1899 S. 170, Fig. 6 abgebildete Objekt beschrieben hätte. Man vergleiche Müllers Abbildung Fig. 40 mit dieser Zeichnung oder meine Tafelfigur 4 Taf. XXII 1899 mit seiner Fig. 39 (Art. pterygialis medialis). Doch ist von diesen Bildern und Beschreibungen aus meinen Arbeiten mit keinem Wort die Rede. Müller sagt vielmehr an der Spitze seiner Einleitung „In der Literatur fand ich bloss die Angabe, dass nach jeder Flosse eine A. subclavia verläuft“ (S. 471).

Ähnliches liesse sich für die Behandlung der Literatur auf den anderen Gebiete der Flossenanatomie (Skelett, Muskulatur, Nerven) durch Müller aufzeigen. Nur einiges davon ist in dieser Arbeit vermerkt.

11. (zu S. 443) Die Rr. intermittentes Müllers sind in meiner Figur von *Acanthias*, welche in Fig. 6, S. 445 verkleinert reproduziert ist, ebenso deutlich zu sehen, wie in den Figuren des Autors. Sie gehören zu dem motorischen Plexus pterygialis distalis, welchen ich beschrieben habe.

12. (zu S. 446.) Es handelt sich hierbei um diejenige Anordnung der Nerven welche v. Davidoff zuerst bei der Beckenflosse beobachtet und als Bildung eines „Längsstammes“ bezeichnet hat. Es sind das Nerven, welche sich aus Ästchen mehrerer oder vieler Spinalnerven innerhalb der Flosse bilden, schräg oder senkrecht zu den Spinalnerven selbst resp. zu deren direkten Fortsetzungen verlaufen und längs der Kante des Basale metapterygii liegen. v. Davidoff glaubte, dass nur ein „Längsstamm“ in der Beckenflosse vorhanden sei, ich wies aber mehrere „Längsstämme“ nach (1899 S. 193) und betonte an derselben Stelle, (nicht nur 1898, wie Müller angibt), dass sie in der Brustflosse viel seltener sind. Dort kommen statt dessen viel lockerere Geflechte vor, welche ich als eine Vorstufe der vielen „Längsstämme“ aufgefasst habe. Letztere vereinigen sich dann bei höheren Tieren immer mehr, sodass schliesslich die einheitlichen Nervenstämme unserer Gliedmassen resultieren.

Alles dies ist bei Müller völlig irrig referiert. Er betont z. B. mir gegenüber, dass bei *Acanthias* kein vom Metapterygium lateral gelegener Längsstamm gebildet werde (S. 565, auch S. 498). Ich habe nie von einem solchen, dagegen ausdrücklich nur von einem „lockeren Geflecht mit zahlreichen Maschen, welche zum Teil auf dem Skelet, zum Teil aber auch in der Muskulatur selbst liegen“ (1899 S. 196) gesprochen. Dagegen habe ich tatsächlich bei *Acanthias* einen kleinen Längsstamm medial vom Basale metapterygii beobachtet. Derselbe ist auch in der hier S. 445 reproduzierten Figur 6 zu erkennen. Er verläuft auf den medial über den Rand des Basale metapterygii herausragenden Muskelfascikeln links von Nerv 11 zu Ästen von Nerv 12, 13 und wahrscheinlich bis 14. Dazu findet sich im Text meiner Arbeit die Bemerkung, dass das ganze Geflecht konstant sei und dass „manchmal sogar ein, allerdings äusserst dünner Längsstamm zustande komme.“ (S. 188). Selbst wenn letzterer in den Objekten Müllers nicht vorhanden war, so wäre dies noch nichts Auffallendes. Aber Müller leugnet die Existenz des gesamten Geflechtes medial vom Basale metapterygii (S. 564); dies liegt nur daran, dass er bei der Art seiner Methode übersehen musste, weil es fern vom Skelet gelegen ist (vergl. S. 456—461). Bei anderen Objekten z. B. bei *Laemargus* ist ein dicker Längsstamm von mir abgebildet worden. Obgleich Müller dieses Bild zitiert, sagt er in der Zusammenfassung doch: „Die Längsstammbildung . . . fehlt aber den Selachiern“ (S. 563). Gehört denn *Laemargus* und gehören die Beckenflossen, in welchen mehrere der deutlichsten Längsstämme vorkommen, nicht zu den Selachiern? Müller kommt durch diesen Irrtum dazu, eine tiefgreifende Verschiedenheit zwischen den Flossennerven der Selachier und denen von *Ceratodus* anzunehmen, deren Nichtexistenz ich schon 1899 bewiesen hatte.

Möglicherweise hat ein Teil dieser Irrtümer in einem sprachlichen Missverständnis seine Quelle. Ich habe das Wort „Längsstamm“ von v. Davidoff übernommen, selbst aber gelegentlich die tiefgelegenen direkten Fortsetzungen

der Spinalnerven „lange Nervenstämmе“ (z. B. 1899 S. 191) genannt. Diese kommen in Menge in der Brustflosse von *Acanthias* vor, liegen aber in der Richtung der Strahlen und schräg zu den Basalia, nicht längs deren Kanten wie die „Längsstämme“. Ich glaube auch jetzt noch nicht, dass besondere Termini nötig sind, da es leicht ist, sich an der Hand der Abbildungen zu orientieren; besondere Namen komplizieren nur die Beschreibung, weil sie immer wieder die Kenntnis ihrer speziellen Bedeutung verlangen und deshalb bei einem nicht ganz orientierten Benutzer der Arbeit die wiederholte Lektüre von A bis Z voraussetzen.

13. (zu S. 446.) Das Urteil Goodrichs hätte für Müller um so schwerwiegender sein müssen, da dieser Autor im übrigen meine Angaben über die motorische Natur der Geflechte bestreitet (vergl. Braus 1909 S. 534 u. f., auch hier S. 450).

14. (zu S. 446.) Selbstverständlich ist dies im Text meiner Arbeit ausführlich auseinandergesetzt. Siehe auch hier S. 458, 460.

15. (zu S. 447.) Ich erblicke hierin den Grund dafür, dass die Hauptäste der Nerven, welche entwicklungsgeschichtlich zu zwei Muskelknospen gehören, später noch meistens ihre Lage in der Richtung der Muskeln und also auch in der Richtung der Strahlen nehmen (vergl. Ann. 9 S. 477).

16. (zu S. 447.) Bereits 1899 S. 191 habe ich darauf hingewiesen, dass die tiefen langen Nervenäste distal zur Haut gehen. Sie sind ihrer Hauptmasse nach sensibel. Allerdings sind ihnen motorische Ästchen eine Zeit lang beigegeben. Für diese ist aber gerade charakteristisch, dass sie die langen geraden Nervenäste verlassen, sich zu Geflechten verbinden und dann erst im Muskel endigen. Den langen Nerven wird ihr durchlaufender Weg und ihre stattliche Grösse dagegen von den sensiblen Anteilen vorgeschrieben. Es geht daraus hervor, dass Müller die wirklich motorischen Nerven der Selachierflosse übersehen und im wesentlichen sensible Nerven für dieselben gehalten hat. Wie gross der sensible Anteil dieser langen Nervenstämmе ist, lässt sich gerade aus Müllers Figuren von *Acanthias* besonders deutlich entnehmen. Man sieht dort (z. B. Fig. 36) wie diese Nerven zu sehr weit verbreiteten, dichten Nervengeflechten in der Haut verlaufen; allerdings muss man sich bei der Betrachtung solcher Figuren nach dem Objekt selbst oder nach anderen Figuren gegenwärtig halten, wie klein in Wirklichkeit das von der Muskulatur der Squalidenflosse eingenommene Gebiet im Verhältnis zur Gesamtfläche der Flosse ist. Denn die Muskeln sind in den Präparaten Müllers entfernt. Das Ende der Muskulatur liegt schon vor (zonal von) dem distalen Ende des Skelets (siehe Fig. 6, S. 445). In der grössten Längsausdehnung der Flosse ist nur etwa $\frac{1}{5}$ von Muskulatur bedeckt, $\frac{4}{5}$ nehmen die Hornfäden und die Haut ein! Daraus allein geht hervor, wie enorm die Zahl der sensiblen Fasern sein muss, welche die langen Nervenäste passieren, da diese allein zu dem grossen distalen Teil der Flosse hinführen.

Bei *Raja* ist in ganz ähnlicher Weise auffallend, wie gleichmässig dick die langen Nervenäste zwischen den Fascikeln bis gegen die Randpartien der Flosse hin bleiben (siehe z. B. die Figur von Swan 1835 Taf. XI und die damit übereinstimmende von Müller Fig. 54). Ich glaube deshalb — zumal nach

meinen eigenen Präparaten von Raja vergl. S. 457 — behaupten zu können, dass auch hier gerade die durchlaufenden Stämmchen sensibel sind. Allerdings werden sie bei Raja von motorischen Bestandteilen bis weit gegen den Rand der Flosse hin begleitet, weil hier die Muskulatur bis nahe an diesen heranreicht. Deshalb ist bei Rochen nicht mit derselben Sicherheit wie bei Squaliden zu unterscheiden, was sensibel ist. Ich habe versucht bei *Torpedo marmorata*, welche in Triest im Aquarium gut eingebürgert war — Raja lässt sich nicht leicht längere Zeit lebend erhalten — durch die Resektion von Spinalganglien exakt zu unterscheiden, was von den langen Nerven und den zwischen ihnen liegenden und von ihnen ausgehenden Geflechten motorisch und sensibel sei. Das erstere hätte erhalten und für die Osmiummethode färbbar bleiben, das letztere hätte degenerieren und bei der Färbung in Fortfall kommen müssen. Ich habe die Operation auch bei drei Exemplaren an je drei Spinalganglien unter sorgfältiger Erhaltung der ventralen Wurzeln ausgeführt. Die Tiere überstanden die Operation gut. Doch konnte ich den Eintritt der Degeneration nicht mehr selbst in Triest abwarten. Leider sind die Fische dann etwa eine Woche nach meiner Abreise eingegangen; die Untersuchung nach Marchi ist an den konservierten Objekten vielleicht noch möglich, aber schwierig und noch nicht abgeschlossen.

17. (zu S. 447.) Es ist das Herausheben nur bildlich gemeint. Bei der Präparation wurden diese und ähnliche Abbildungen so gewonnen dass die Fascikel der Reihe nach in situ gezeichnet und dann durch präparatorische Darstellung der Nerven successive abgetragen wurden. Leider sind in der Arbeit von 1899 S. 178 und 180 die Abbildungen der Fascikel, von welchen hier in Fig. 7 eine kopiert ist, irrtümlich auf den Kopf gestellt. Ich habe das in Fig. 7 korrigiert. In der Stellung, welche ich hier dem Fascikel § gegeben habe, entspricht es in seiner Richtung besser der Fig. 6.

18. (zu S. 454.) Ich bemerke ausdrücklich, dass mir bei der elektrischen Untersuchung des in Fig. 9 abgebildeten Präparates nicht genau bekannt war, welche serialen Nerven ich vor mir hatte. Die Bestimmung der Ausdehnung des Kontraktionsgebietes erfolgte ohne jede spezielle Rücksicht auf meine früheren Präparationen und Abbildungen. Erst nachdem ich nach meiner Rückkehr nach Heidelberg durch Präparation des konservierten Tieres genau ermittelt hatte, welche Nerven ich gereizt hatte, und nachdem die Benennung der Muskelfascikel genau entsprechend der Figur 8 durchgeführt war, konnte ich das hier Beschriebene durch die Vergleichung der beiden Resultate feststellen. Eine Beeinflussung der neuen Befunde durch die alten ist also ausgeschlossen. Sie wird aber auch von jedem für unmöglich gehalten werden, welcher einmal gesehen hat, wie unverkennbar die Kontraktionen der Muskelfascikel bei richtiger elektrischer Reizung der Nerven sind und wie leicht sie sich begrenzen lassen.

19. (zu S. 455.) Bei der Reizung eines metazonalen Nervs (blaue Marke) kontrahierte sich die ganze caudale Hälfte der dorsalen Muskulatur. Bei der Reizung des nächstfolgenden cranialen Nervs (rote Marke) zogen sich dieselben Muskelfascikel zusammen wie bei dem vorhergehenden (blau), ausserdem aber noch zwei Fascikel in der Mitte der Flosse, welche bei dem letzteren

(blau) nicht angesprochen hatten. Es waren durch den rot markierten Nerv mindestens 9 Fascikel in Kontraktion versetzt, von welchen also alle bis auf 2 auch vom blauen Nerv aus gereizt werden konnten. Die Überkreuzung der serialen Territorien ist eine ganz beträchtliche. Dasselbe zeigte sich bei einem der hintersten metazonalen Nerven. Auch bei einem Nerv aus dem Plexus cervico-brachialis (grüne Marke) wurde die Ausdehnung des motorischen Endgebietes bestimmt. Dieselbe betrug sechs Fascikel und lag im vorderen Teil der Flosse nach der Mitte derselben zu.

Bei *Mustelus* wurden ferner die Beobachtungen über die Innervation des *M. obliquus abdominis* ergänzt, welche ich an *Scyllium* nicht weit genug dorsal ausgedehnt hatte (vergl. 1909 S. 542 Anm.). Ich sah deutlich (*Mustelus vulgaris*), dass im *Obliquus* bis gegen die Höhe der Wirbelsäule hin ein einziges Myomer (zwischen zwei *Inscriptiones tendineae*) bei Reizung des Nervis an der Wirbelsäule ansprach. Die Behauptung Bardeens, dass zwei benachbarte Segmente von einem Spinalnerv Äste empfangen, hat sich also hier nicht bestätigt. Der elektrische Befund stimmt mit dem präparatorisch von Wikström Ermittelten überein (vergl. *Morph. Jahrb.* Bd. 27, S. 573, 1899).

20. (zu S. 456.) Die Methode Nussbaums (1895) ist eine Verbesserung und Erweiterung der alten Methode der Maceration durch verdünnte Essigsäure. Die Nerven werden mittelst dieses Macerationsverfahrens freigelegt und dann durch stark verdünnte Osmiumsäure geschwärzt. Auch hat die Essigsäure die Aufgabe, die Einwirkung der Osmiumsäure auf das andere Gewebe ausser den Nerven zu verhindern. In den Händen des Entdeckers, seiner Schüler und Mitarbeiter (G. Ottendorf, R. G. Harrison,) sind an geeigneten Objekten (Muskel- und Hautnerven des Frosches, Hautnerven der weissen Maus und von menschlichen Embryonen, an Flossen der Salmoniden), also auch bereits an Fischflossen herrliche Färbungen der Nerven auf diesem Wege erzielt worden. Hat Müller dies für so bekannt gehalten, dass er bei der ziemlich ausführlichen Besprechung (S. 499) des von ihm selbst benutzten Receptes nichts von dessen Vorgeschichte erwähnt? Dasselbe ist identisch mit dem Verfahren Nussbaums, nur sind die Lösungen in Prozenten ein wenig anders. Das ist aber praktisch ganz unerheblich. Wie mir Herr Prof. Nussbaum mitteilte, benutzt er selbst oft sehr verdünnte Osmiumlösungen etc. Das richtet sich ganz nach dem Objekt. Ich habe bei meinen eigenen Präparationen in Triest auch vielfach die Konzentration der Lösungen variiert. Brauchbar fand ich auch das einzige Neue, was Müller hinzufügt, nämlich die Behandlung mit Ammoniak, um die überflüssige Osmiumsäure zu entfernen. Ich benutzte eine sehr stark verdünnte Ammoniaklösung, nur einige Tropfen auf eine grosse Schale Wasser, und wässerte dann nur kurz zum Schluss. Die Präparate sind danach sehr schön erhalten geblieben.

21. (zu S. 457.) Auf den Rat von Herrn Prof. Cori wendete ich zur Darstellung der Nerven die Behandlung mit Salpetersäure an, welche seit Reichert viel benutzt wird. Ich nahm 20 Teile Salpetersäure und 10 Teile Glycerin auf 70 Teile Wasser. Es wird in dieser Mischung nach einigen Stunden je nach Grösse und Dicke der Flosse eine solche Lockerung erzielt, dass sich die Muskelfasern ohne jede Zerrung aus den Bindegewebshüllen herausziehen lassen.

Auch die Knorpel sind aus dem Perichondrium leicht herauszuschälen. Ich fand, dass so vorbehandelte Präparate ebenso schön mit Osmiumsäure gefärbt werden können wie Essigsäurepräparate.

22. (zu S. 458) Es ist auch an Präparaten, welche mit Salpetersäure (Anm. 21) vorbehandelt sind, nicht möglich die feinsten Nervenästchen tiefer in die Muskulatur hinein zu verfolgen. Sie würden dort durch Wegnahme der Muskulatur ringsum freigelegt werden. Dazu ist aber das Gewebe zu morsch; es zerreißen daher die intramuskulären Nervenäste. Nur da, wo die Ästchen auf einer Unterlage einen Halt haben (wie in Fig. 10 S. 459 auf der Unterseite der Muskulatur oder bei Darstellung von der Hautseite her auf dem Skelett), lassen sie sich gut erhalten und vollständig darstellen. Betrachtet man aber Fig. 7 S. 447 so ist klar, ein wie grosser Teil der Nervengeflechte bei dieser Methode nicht dargestellt wird. Namentlich im zonalen Teil der Fascikel (nach dem Schultergürtel zu) verzweigen sich bei *Acanthias* die motorischen Nerven zwischen und in den Muskeln selbst. Da wo die Fascikel dünner werden, nämlich nach ihrem distalen Ende zu, liegen die Geflechte mehr an der Unterfläche der Fascikel. Man sieht sie deshalb an dieser Stelle besser in der Darstellung der Unterfläche in Fig. 6 (in der Zone der Radialen des Skelets) als in Fig. 7. Dagegen ist in Fig. 6 wieder wenig von den Geflechten im zonalen Teil der Fascikel zu sehen (in der Zone der Basalia des Skelets). Bei *Raja* sind ebenfalls in der zonalen Partie der Fascikel nur relativ wenige Nervenfasern ausser den durchlaufenden tiefen langen Stämmen mit der Osmiummethode darzustellen. Die vorhandenen senken sich sofort zwischen die Muskeln. Dagegen liegt auch hier das Geflecht distal zum grössten Teil frei an der Unterfläche der Muskulatur (Fig. 10).

Da die Präparationsmethode mit dem Präpariermikroskop an gut conserviertem Material dem Untersucher gestattet, sowohl die an der Unterfläche der Muskeln als auch die innerhalb der Fascikel und zwischen ihnen liegenden Nerven in ihrem Zusammenhang darzustellen, so ist sie gegenüber der Nussbaum'schen Methode bei unserem Objekt die universellere. Die letztere ist nur dann zweckmässiger, wenn eine bestimmt begrenzte Partie des Nervensystems — nämlich in einer Fläche ausgebreitete Nerven — dargestellt werden soll. Dann gibt sie mit viel geringerer Mühe sehr übersichtliche und klare Bilder.

Da die in Fig. 10 abgebildeten Geflechte zum Teil dem Skelet nahe liegen, so sind sie auch Müller nicht ganz entgangen. Er hat in seiner Figur 55 sogar eine Abbildung von denselben gegeben, welche wenigstens Teilstücke des Geflechtes erkennen lässt. Im Text sagt er, solche Stellen finden sich „hie und da“ (S. 525). Sie sollen auch da, wo sie vorkommen, auf die Partie der Nerven distal von den Gabelungen beschränkt sein. Ich habe sie durch Anfertigung ähnlicher Fenster wie in Fig. 10 an den verschiedensten Stellen der Flosse immer ganz in derselben Ausdehnung gefunden. Auch sind sie keineswegs auf die Partie distal von den Gabelungsstellen beschränkt, sondern reichen, wie auch in Fig. 10 zu sehen ist, ein gutes Stück über diese in der Richtung nach den Basalia zu hinaus. Allerdings verschwinden sie dann an der Unterfläche der Muskulatur aus dem oben ange-

gegebenen Grunde. Übrigens ist in Fig. 10 die für den Beschauer nach links liegende Partie des Fensters nur in der unteren Hälfte der Zeichnung massgebend für die Dichtigkeit der Geflechte. In der oberen Hälfte waren die Muskelfascikel an dieser Stelle ein wenig auseinander gewichen. Dies genügt, um viele der feinen Nervenfäden zu zerstören.

Müller rechnet die Teile des Geflechtes, welche ihm zu Gesicht kamen, zu dem „tiefen Grundnetz“ oder „Plexus basilaris“ und hält sie mit Wahrscheinlichkeit für sensibel. Die ganze Beziehung zur Muskulatur spricht aber dagegen. Ausserdem der Vergleich mit den Geflechten bei *Acanthias*. Schliesslich stimmt das Resultat der elektrischen Reizung mit der Existenz eines motorischen Geflechtes überein. Leider mussten meine Versuche, welche bezweckten, nach Ausschaltung der sensiblen Nerven (Resektion von Spinalganglien bei *Torpedo* S. 480) die motorische Natur des Geflechtes durch die Nussbaumsche Methode unmittelbar zu demonstrieren, abgebrochen werden, ehe ein Resultat eingetreten war.

Dass diese Geflechte keine „Netze“ im Sinne Apathys sind, wie Müller angibt, kann man an guten Osmiumpräparaten daran erkennen, dass an den Knotenpunkten ganz deutlich nur eine Überkreuzung der Nervenfasern, keine Verbindung derselben stattfindet. Damit stimmt auch das Resultat der elektrischen Reizung überein. Dasselbe ist der Fall bei den Nervengeflechten in der ventralen Partie der Bauchwand, (siehe meine Präparationen 1899 und elektrischen Reizungen 1909). Von diesen behauptet Müller sogar, dass sie „ein gutes Beispiel“ darstellten „wo metamere angeordnete Nerven in ein indifferentes Netz übergehen“ (S. 556).

Übrigens liegt an der betreffenden Stelle bei Müller auch ein literarischer Irrtum vor. Er citiert meine Bemerkung (1898 S. 380): „Bei höheren Haien (*Carchariiden*, *Zygaena*, Rochen) finden sich oft zahlreiche Anastomosen benachbarter Intercostalnerven, welche die Stämme auf kürzere oder längere Zeit vereinigen“ und glaubt, dieses Citat beziehe sich auf die Geflechte in der Gegend des Rectus abdominis, welche er selbst bespricht. An den Stellen aber, welche ich dort meine, verbinden sich die Intercostalnerven selbst miteinander und stellen einen Collector dar. Das ist etwas ganz anderes als die von Verzweigungen dieser Nerven gebildeten Geflechte, welche ventral von der Vena parietalis im Gebiet des Rectus und dessen Nachbarschaft liegen. Jene Collectoren befinden sich viel weiter dorsal, zwischen Wirbelsäule und Gabelungsstelle der Flossennerven. Die Geflechte für den Rectus und den ventralen Teil des Obliquus sind nun von Wikström, mir und van Bisselick studiert worden (vergl. Braus 1909 S. 542). Ausser der gar nicht hierher gehörigen Stelle aus meiner Arbeit erwähnt Müller davon nichts.

23. (zu S. 461.) Müller fasst dies als die Regel auf und nimmt an, dass in dem grössten Teil der Flosse genau je ein Nerv zwei Strahlen entspricht. Es wird dies sogar in eine Reihe gestellt mit *Raja*, wo im überwiegend grössten Teil der Flosse „mathematische Genauigkeit“ in dieser Regel herrscht (S. 579). Für *Acanthias* aber sagt er: „natürlich hat diese Regel ihre Ausnahmen“ (S. 506). Die „Natürlichkeit“ solcher Ausnahmen ist

sehr problematisch (vergl. Anm. 9 S. 469—477). Ich halte die Ausnahmen für ungemein wichtig, weil sie keineswegs zu der Art von Ausnahmen gehören, welche die Regel bestätigen und deshalb „natürlich“ ohne Wert sind; es sei deshalb besonders hervorgehoben, dass recht erhebliche Abweichungen von der Regel, welche Müller formuliert hat, bereits 1892 und 1899 von mir beschrieben wurden.

24. (zu S. 461.) Ich verweise hier nur auf folgende charakteristische Stellen, welche man im Original nachlesen möge, da der Ton und die Motivierung keines Kommentars bedürfen: über Gegenbaur S. 590 Zeile 13, 23 u. 24; über Fürbringer S. 593 Zeile 1—3, 7—8, 14—15; S. 573 Zeile 20; S. 588 Zeile 7. Müller betont ausdrücklich, dass seine Untersuchung „von Anfang an ganz indifferent und unparteiisch angelegt“ gewesen sei. Sie hat ihn jedenfalls zu einer Auffassung geführt, welche bezeichnend für moderne Strömungen in unserer Wissenschaft ist. Ich betrachte es sogar als ein objektives Verdienst Müllers, vieles davon an die Öffentlichkeit gebracht und dadurch der Kritik zugänglich gemacht zu haben.

25. (zu S. 462.) Dass die „festgestellten Facta“ z. B. die motorische Versorgung der Muskelfascikel, so wie Müller sie beschrieben und meiner richtigen Beschreibung gegenüber als allein zutreffend hingestellt hat, nichts anderes sind als Schlüsse, haben wir gesehen (S. 443 u. a.) und wir haben ferner konstatieren müssen, dass diese Schlussfolgerungen durch die Wirklichkeit als völlig irrig erwiesen werden. Ob der Satz: „Das Hauptergebnis der mitgeteilten Untersuchung ist das, dass nach meiner Meinung unzweideutige Beweise von der segmentalen Natur der verschiedenartigen Bestandteile der Flosse geliefert sind“ (S. 551) von unserem Autor selbst als „ein festgestelltes Faktum“ oder ein „direkt aus den festgestellten Fakta hervorgehender Schluss“ angesehen wird, ist mir nicht klar. Klar aber ist, dass in Wirklichkeit kein Beweis dafür vorliegt, welcher nötigt, die niemals geeignete ursprünglich segmentale Natur des Nerven- und Muskelsystems der Selachierflosse, nun auch für das Skeletsystem anzunehmen. Es ergibt sich dies rein logisch, wenn wir den Tatbestand, auf welchem Müller fusst, durchmustern.

Müller geht so weit, dass er sagt, es zerfalle die Flosse in topographisch-anatomischer Hinsicht in typische metamere Stücke, welche den Wirbeln und übrigen segmentalen Bildungen des Rumpfes (Muskeln, Nerven) genau entsprächen. Ein jedes dieser Flossenmetamere bestehe im Prinzip aus zwei Skeletradien, aus zwei dorsalen und zwei ventralen Radialmuskeln, welche diesen Strahlen genau entsprechen und aus je einem dorsalen und ventralen direkten Spinalnervenast. Der Spinalnerv eines Metamers folgt den Skeletstrahlen ihrer ganzen Länge nach. Es liegt abwechselnd auf einem von zwei Strahlen ein solcher Nerv, auf dem folgenden fehlt er, auf dem nächstfolgenden findet man wieder einen usw.

Diese Vorstellung von einer metameren regelmässigen Einteilung der fertigen Flosse in Stücke entsprechend den Rumpfsegmenten steht und fällt nun aber — rein logisch betrachtet — mit der Annahme, dass die betreffenden Nerven, welche zu einem Segment topographisch gehören, auch wirklich die Muskeln desselben Segmentes allein und ausschliesslich ver-

sorgen. Dass sie das faktisch tun, nimmt auch Müller ganz folgerichtig an. Es ist aber gerade dies grundfalsch. Denn die betreffenden Nerven, welche Müller im Auge hat, sind wesentlich sensible Nerven (Nr. 16, S. 479); die wirklich motorischen Äste haben eine ganz andere Verteilung. Sie richten sich nicht nach den von Müller konstruierten metameren Grenzen, auch nicht nach den etwas dehnbaren Ausnahmegesetzen, welche der Autor (S. 581) für diese in Betracht gezogen hat; sie versorgen anstatt je eines Muskelpaares dorsal und ventral das vierfache an Fascikeln der Zahl nach und richten sich auch der Lage nach keineswegs nach der Richtung und den Grenzen der Fascikel. Infolgedessen sind auch die Radialmuskeln selbst polyneur (poly-metamer) versorgt.

Wird Müller bei dieser veränderten Sachlage noch behaupten, die Lage der betreffenden Nervenstämme beweiße die von ihm (im Anschluss an Rabl) gegebene Formel? Wir wollen einmal annehmen, er täte es und ich glaube wir können dies tun, nach dem, was er S. 580—581 sagt, ohne ihn misszuverstehen. Wir nehmen also an, es würde behauptet, es sei schon allein die Topographie der direkten Spinalnervenfortsetzungen zu den Skeletradien — gleichgültig ob diese Nerven nun motorisch sind oder nicht — Beweis genug für die metamere Struktur der fertigen Selachierflosse. Zugegeben sei dabei, dass wirklich die Lage der Muskelfascikel genau der Lage der Skeletradien entspreche, obgleich dies nicht der Fall ist. Zugegeben sei auch, dass genau zwei Paar Radien auf die Zahl der Nerven komme und also die Summe der Radien gleich der doppelten Summe der Nerven sei, obgleich auch dies nicht richtig ist. Und zugegeben sei endlich, dass immer auf eines der Müllerschen Segmente auch genau ein und nur ein metamerer Nerv falle, obgleich auch dies nicht so ist. Übrigens macht auch Müller selbst in allen diesen Voraussetzungen gelegentlich Zugeständnisse, obgleich er an anderen Stellen von „mathematischer Genauigkeit“ der Formel spricht. Wenn jemand aber dann weiter fortfahren und sagen würde: weil zu jedem Radienpaar topographisch ein metamerer Nerv gehört, deshalb entspricht dieses Radienpaar einem Körpermetamer, so wird er auch zugeben müssen, dass aus demselben Grunde die beiden topographisch zu dem Radienpaar und zu dem Nerv gehörigen Muskelpaare einem Körpermetamer entsprechen. Denn auch sie liegen genau so topographisch zum Nerv, wie es von den Skeletstrahlen behauptet wird.

Man kann sich dies vielleicht noch besser an einem Modell klar machen, das wir mit unseren Fingern herstellen wollen. Die Finger der einen Hand seien die Knorpelstrahlen, die Finger der anderen Hand die Radialmuskeln. Lege ich die ausgestreckten Finger beider Hände mit den Palmarflächen aufeinander, so habe ich ein Modell der Topographie von Knorpel- und Muskelradien zueinander, wie wir es hier annehmen. Würde nun zwischen die beiden Daumen in deren Längsrichtung ein Faden gelegt, so entspräche dies dem Verlauf des metameren Nerven im 1. Segmente, welches aus den Daumen und Indices besteht. Der nächste Faden wäre zwischen die beiden Mittelfinger zu legen; denn das zweite Metamer bestände aus den Mittel- und Ringfingern. Der dritte Faden käme zwischen die beiden Minimi zu

liegen und weiterhin müsste man sich die Finger noch zu vielen Paaren fortgesetzt denken, so dass also auf je zwei Fingerpaare ein segmentaler Nerv kommt. Ziehe ich aus dieser Topographie den Schluss, dass die segmentale Natur und die Anordnung der Fäden (Nerven) für die Finger der einen Hand (Knorpel) beweise, dass dieselben metamere Strukturen seien, so muss ich auch zugeben, dass die Finger der anderen Hand (Muskeln) entsprechende metamere Strukturen sind. Denn die Fäden liegen ja zu dem einen Daumen genau so wie zum andern, ferner zum Mittel- und Kleinfinger der einen Hand genau so wie zu denen der anderen Hand. Was also den einen (Knorpeln) recht ist, ist den andern (Muskeln) billig. Nun ist es aber nachweislich grundfalsch, dass die Radialmuskeln der Selachierflosse metamer sind. Sie sind mit Sicherheit *dysmetamer* (siehe oben). Folglich besteht auch nicht der geringste Zwang zu schliessen, dass die Skeletradien metamer seien.

Man könnte wohl überlegen, ob aus den Beziehungen der Gesamtzahl der Nerven zu der Gesamtzahl der Muskeln und der Strahlen und aus all den anderen Beziehungen, welche als zutreffend von mir vorausgesetzt wurden, ein solcher Schluss herzuleiten sei. Aber gerade diese Beziehungen waren nur des Beispiels wegen zugestanden. Sie bestehen in Wirklichkeit nicht oder doch nicht strickte, so dass sie nichts beweisen (vergl. Anm. 9, S. 469—477). Das einzige was beweisen soll, die Topographie der serialen Nervenäste zu den Skeletradien, ist — rein logisch betrachtet — unmöglich ein Beweis für die Metamerie.

So steht es mit den „unzweideutigen Beweisen von der segmentalen Natur der verschiedenen Bestandteile der Flosse“, welche Müller als sein Hauptergebniss betrachtet! Ich habe hier nur seinen Haupt- und Originalbeweis herausgehoben. Ich brauche nicht auf die übrigen einzugehen, da die tatsächlichen Nachweise für die wirklichen anatomischen Zustände in dieser Arbeit für den, welcher sie nachprüfen will, genügen dürften. Bezüglich der vorläufigen Mitteilungen des Autors über seine entwicklungsgeschichtlichen Befunde kann ich nur sagen, dass ich in denselben keine stichhaltige Korrektur an dem von mir früher Beschriebenen entdecken kann.

Es scheint mir nicht richtig zu sein, über die genealogischen Extremitätenprobleme selbst, welche Müller kritisiert, etwas hinzuzufügen. Wer sich über die Beziehung der hier besprochenen Facta zu diesen Hypothesen orientieren will und sich für meine Auffassung von diesen Dingen interessiert, wird in meinen früheren Arbeiten das Nötige finden. Es liegt gewiss nicht im Interesse einer Wissenschaft, dass im Kampf um genealogische Hypothesen und Feinheiten oft der problematischsten Art die tatsächlichen Feststellungen um ihrer selbst willen, also die Objekte, wie sie jetzt sind, solchen retrospektiven, historischen Tendenzen zuliebe Gefahr laufen, den Augen der Forscher zu entschwinden.

Ist nicht die Tatsache, dass die Muskeln der Wirbeltiere polyneure Gebilde sind, an sich d. h. ohne Rücksicht auf die Beziehung der Muskeln und Nerven zum Skelet und auf historische Probleme etwas sehr bemerkenswertes? Es müssen damit bestimmte Organisationen im Centralnervensystem verknüpft sein; denn infolge der polyneuren Versorgung ist ein und derselbe

Muskel nicht nur von dem zentralen Kern eines Spinalnervs aus, sondern auch von den Kernen anderer Nerven aus erregbar. Diese Ausdehnung der centralen motorischen Zone eines jeden Muskels dürfte zur Folge haben, dass von den verschiedensten Stellen des Centralorgans aus ein Muskel und dass von einer Stelle des Centralorgans aus die verschiedensten Muskeln in Betrieb gesetzt werden können. Hier ist aus den Innervationsverhältnissen der Muskeln heraus der Zusammenhang des komplizierten neuromotorischen Apparates in den Extremitäten zu begreifen. Es gibt kein besseres Objekt als die langen schmalen Muskelstreifen der Selachierflosse, welche in einer Ebene nebeneinander liegen, um das Grundsätzliche festzustellen, welches bei den Extremitäten aller Wirbeltiere und ebenso auch beim Menschen als etwas Typisches, Unverrückbares immer wiederzukehren scheint, aber nirgendwo so einfach und klar zutage liegt, wie bei diesen Fischen.

Dieses und andere Dinge, welche den Anatomen, den Physiologen und Pathologen in gleicher Weise angehen, welche bei Selachiern seit fast 20 Jahren anatomisch bekannt sind und wohl der weiteren Pflege durch eine ruhige wissenschaftliche Forschung wert wären, werden in Erörterungen darüber, was die eine und was die andere Schule oder Gruppe von Forschern wert sei, zum Zankapfel widerstreitender Parteien. Liegt hier im Kampf noch Fortschritt? Ist es wirklich, wie Müller meint, die Kiemenbogenhypothese, welche der sachlichen Feststellung von Grundtatsachen der Flossenanatomie den Weg versperrte? Ist die Annahme, die Extremitäten seien ganz aus rein metameren Bestandteilen des Rumpfes hervorgegangen, etwa keine „historische“ und keine „morphologische“?

Auf solche Fragen und andere gibt das Müllersche Buch bestimmte Antworten (siehe besonders S. 596 u. a.): „Die Zeit, wo die historische Betrachtung die Aufmerksamkeit vor allem fesselte“, gilt ihm als die Ursache allen Übels. Denn den „Morphologen“ ist generell „der streng empirische Boden“ d. h. also die selbstverständliche Voraussetzung allen naturwissenschaftlichen Forschens, die Treue der Beobachtung, abzusprechen. Jetzt aber ist die „neue Periode“ angebrochen: die „lähmende“, die „reaktionäre“ Schule wird beseitigt, und es wird die Lehre denjenigen Forschern übergeben, welche „auf einem streng empirischen Boden stehen“.

So und ähnlich lautet es in dem Buch dieses „Empirikers“. Denn die hier wiedergegebenen Aussprüche, welche zum Teil von Müller zur Charakterisierung von speziellen Extremitätenhypothesen gebraucht werden, sind ganz allgemein zu nehmen, weil er ausdrücklich sagt, dass die „Schwächen“ jener Schule kaum irgendwo „so grell hervortreten wie in der Bearbeitung der Extremitätenmorphologie“ (S. 585).

Ich möchte daraufhin an diejenigen, welche seine Grundanschauung teilen, die Frage richten, ob diese Vorwürfe mit Recht erhoben werden und ob das Buch Müllers als eine gültige Probe der „neuen Periode“ anerkannt werden kann?

Heidelberg, im November 1909.

Verzeichnis der citierten Literatur.

1. Braus, H. Über die Rami ventrales der vorderen Spinalnerven einiger Selachier. Inaug. Diss. S. 1—35. Jena 1892.
 2. — Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. 31 S. 239 bis 468. Jena 1898.
 3. — Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmasse bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. Jenaische Denkschriften. Bd. 4. Zugleich Semon: Zool. Forschungsreisen. Bd. 1 S. 187—300. Jena 1899.
 4. — Experimentelle Untersuchungen über die Segmentalstruktur der motorischen Nervenplexus. Anatomischer Anzeiger. Bd. 34 S. 529—551. Jena 1899.
 5. Fürbringer, M. Über die spino occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Anatomie. Festschrift f. Gegenbaur Bd. 3 S. 350—788. Leipzig 1897.
 6. Goodrich, E. S. Notes on the development, structure and origin of the median and paired fins of fish. Quart. Journ. micr. Science. Vol. 50 p. 333—376. London 1906.
 7. Krall, A. Die männliche Beckenflosse von *Hexanchus griseus*. Morph. Jahrb. Bd. 37 S. 529—585. Leipzig 1907.
 8. Monro, A. The structure and physiology of fishes explained and compared with those of man and other animals. 128 S.S. Edinburgh 1785.
 9. Müller, E. Die Brustflosse der Selachier. Ein Beitrag zu den Extremitätentheorien. Anatomische Hefte Bd. 39 S. 471—601 Taf. 27—46. Wiesbaden 1909.
 10. Swan, J. Illustrations of the comparative anatomy of the nervous system. Pag. 311. London 1835.
-