

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien.)

Der Schultergürtel der Wirbeltiere. Funktionsanalytische Studie.

Von

W. v. Marinelli, Wien.

Mit 14 Abbildungen.

Der Schultergürtel der Wirbeltiere tritt uns in zwei wohlgesonderten Mannigfaltigkeiten entgegen: einerseits in dem Bautypus der Fische und andererseits in dem der Landtiere, die wir im allgemeinen und auch in dieser Studie als Tetrapoden bezeichnen, wenn auch manche subtilen Kritiker diese Bezeichnung nicht allgemein angewendet wissen wollen, weil es bei dieser Gruppe der Wirbeltiere nicht nur bipede (Mensch, Vögel, Dinosaurier), sondern auch völlig apode Formen gibt.

Der Bau des Gürtelskelettes ist in den beiden genannten Kreisen wesentlich verschieden, wenngleich sich die Einheit des Stammes mit der Möglichkeit, einen einheitlichen Bauplan für alle Wirbeltiere aufzustellen, auch in Bezug auf diesen Skeletteil nachweisen läßt. Es ist sogar nicht einmal leicht, den bestimmt vorliegenden Unterschied richtig und erschöpfend zu beschreiben, denn für alle Einzelangaben muß man Ausnahmen zulassen, welche den Gegensatz verwischen. Insbesondere sind es aber gewisse Fossilformen, die durch den Bau ihres Schulterkelettes eine vermittelnde Stellung zwischen ihnen nahestehenden Fischen und an sie anschließenden Tetrapoden einnehmen, wodurch die trennende Kluft zwischen dem Fisch- und Landtierbauplan überbrückt erscheint.

Für unsere Untersuchung ist jedoch gerade jener Gegensatz der Ausgangspunkt und es ist nicht die Absicht, den Weg einer deszendenztheoretischen Prüfung der Ableitungsmöglichkeiten zu beschreiten, sondern uns aus der Betrachtung der beiden Mannigfaltigkeiten zuvörderst die Grundlage zu einer Aufstellung

der beiden Typen zu schaffen. Es handelt sich also nicht um eine Beseitigung des Gegensatzes, sondern um seine richtige Kennzeichnung.

Die Wichtigkeit dieser Klarstellung ist durchaus nicht immer gewürdigt worden, und doch kann sie uns an den Kern des Problems „Schultergürtel“ heranführen. Dieses erkennen wir dabei allerdings nicht in der Frage nach der Einheit des Bauplanes, noch weniger in der Fülle der Benennungsfragen, sondern in der Frage nach dem Sinn der Bildung überhaupt, welcher uns nur aus der gesamten Formenfülle hervortreten kann. In diese müssen wir uns darum zunächst hineinarbeiten, wobei es unsere erste Aufgabe ist, ihre Gliederung zu erfassen. In dieser Hinsicht scheint nun die Zerlegung nach Fisch und Vierfüßler am tiefsten in die gesamte Mannigfaltigkeit der Bildungen einzuschneiden, weshalb wir diesen beiden Bautypen nacheinander unser Augenmerk zuwenden wollen.

A. Fische.

Bei den *Chondropterygii* besteht der Schultergürtel aus einem in der ventralen Mittellinie in einer Symphyse verschmolzenen Spangenpaar, welches als ein weit offener Halbring mit verlängerten und schwanzwärts umgebogenen, freien Dorsalenden den Körper von der Bauchseite her umfaßt. Eine Verbindung mit dem Achsenskelett besteht — außer bei Rochen — nicht und auch das unmittelbar vor dem Gürtel gelegene System der Kiemen-spangen tritt nur in lose Bandverbindung bei lockerer Anlehnung der letzten Spange an die Vorderfläche des Gürtels.

Am hinteren Außenrand trägt jede der beiden Spangen einen Gelenkhöcker für die Anheftung der freien Flosse; in seiner unmittelbaren Nähe finden wir Gruben in wechselnder Ausbildung, in welchen die Muskeln der Flosse entspringen, und Löcher für den Durchtritt der diese versorgenden Spinalnervenzweige.

Bei beträchtlicher Verschiedenheit der Ausprägung von Einzelheiten ist doch die Gesamtgestalt dieses Gürtelskelettes bei den *Selachii* (*Squaliformes*) ziemlich einheitlich. Auch die *Holocephali* weichen von dem Gestaltstypus nur wenig ab; der Unterschied liegt vornehmlich in der Ausbildung der Symphysenregion, welche als eine senkrecht gestellte, transversale Platte der an-

setzenden Muskulatur eine größere Fläche bietet, aber wohl auch dem ganzen Bogen eine höhere Festigkeit verleiht.

Die *Rajiformes* dagegen stehen recht weit abseits von diesem Bauplan, denn ihr Gürtel ist mit einem starken Knick seitwärts ausgebogen und in der Region des Flossengelenkes durch Leisten und Durchbrechungen in der Richtung der Körperlängsachse verbreitert, so daß die enorm vergrößerten Flossen an mehreren Gelenkhöckern ihre Festigung finden. Dieser Bautypus steht in Zusammenhang mit der Abplattung des Rochenkörpers und der Ausdehnung der Flossen. Ebenso können wir auch das Vorkommen einer dorsalen Bindegewebsanheftung der sonst freien Dorsalenden an das Achsenskelett oder einer unmittelbaren Verbindung dieser Enden untereinander als funktionell bedingt verstehen. Da bei dieser Formengruppe die Brustflossen nicht nur vergrößert sind, sondern auch allein die Arbeitsleistung beim Schwimmen zu vollführen haben, wird eine derartige Verfestigung und Versteifung der Ringform des Gürtels — denn darum handelt es sich bei der Alternative der Verbindung der Dorsalenden — als Anpassungsmerkmal voll verständlich. Der Gürtel wird dadurch als Versteifung des Körperquerschnittes gekennzeichnet, ähnlich den Spanten im Schiffsrumpf, aber zugleich erhält er auch eine Festigung gegen einen transversalen Zug nach außen, wie er durch das gleichzeitige Arbeiten beider Flossen, in ähnlicher Weise, wie beim Flügelschlag des Vogels, auftreten muß.

Den eben besprochenen Verhältnissen bei den Chondropterygiern gegenüber finden wir bei den *Knochenfischen* eine viel höhere Mannigfaltigkeit, die vor allem dadurch zustande kommt, daß zu dem sog. primären Gürtelskelett, das knorpelig vorgebildet ist und das wir auch mit den Bildungen bei den Haien im ganzen homologisieren können, noch ein sekundäres Gürtelskelett aus Deckknochen tritt. In gleichem Sinne wirkt sich aber auch die große Gestaltenfülle aus, mit der die Knochenfische auftreten und die Plagiostomen weit überflügeln. Die Gesamtgestalt des Gürtels erweist sich dabei nicht nur als abhängig vom Körperquerschnitt ähnlich wie bei den Haien und Rochen, sondern auch von der Konfiguration des Schädels; an dessen Hinterrand der Gürtel eng angeschmiegt ist.

Auch die freie Flosse der Knochenfische ist in ihrer Gestalt gegenüber der bei den *Chondropterygi* abgewandelt und mannig-

faltig, selbst wenn wir die beiden aberrantesten Typen, die *Dipnoi* und *Crossopterygii*, ausschließen wollten.

Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß unter dem Deckknochenpanzer der primordiale Anteil des Schulsterskelettes eine Rückbildung erleidet. Er beschränkt sich bei den *Teleostei* und *Crossopterygii* auf die mittlere Region, also die Gegend des Flossengelenkes, während die ventrale Verbindung der Gürtelhälften beider Seiten von den *Claviculae* (*Ganoidei*) oder *Cleithra* (*Teleostei*), die dorsale Verankerung am Hinterhauptpanzer durch Vermittlung von *Supracleithrale* und *Posttemporale* (manchmal noch ein *Supratemporale*) gebildet wird.

Der primäre Schultergürtel der *Teleostei* ist ferner durch eine den Hyalinknorpel quer durchschneidende Schicht vom Faserknorpel in einen dorsalen und ventralen Teil zerlegt, welche wir als *Scapula* und *Coracoideum* bezeichnen. An beiden treten accessorische Fortsätze auf (*Proc. pro-* und *postcoracoideus* und „Spangenstück“ am Scapularteil), deren funktionelle Bedeutung noch ungeklärt ist. Eine funktionelle Analyse wird sowohl die allgemeine, den Knochenfischen eigentümliche Tendenz zu ausgedehnter Verknöcherung in Rechnung stellen müssen, wie auch die im Skelett derselben noch gleichberechtigt nebeneinander stehenden Aufgaben, einen Hautknochenpanzer und mechanisch bestimmte Teile des Bewegungsapparates zu bilden. Die reichliche Beteiligung von Knochen am Aufbau ist an sich noch nicht dafür beweisend, daß die Beanspruchung des Gürtels der *Teleostei* bedeutend zugenommen hat.

Im Gegensatz zu den Plagiostomen ist die Flosse der *Teleostei* nicht an der Grenze zwischen Scapula und Coracoid, sondern größtenteils dorsal von der erwähnten Faserknorpelschicht, somit am Scapularteil angeheftet. Insbesondere besitzt der funktionell hervorragend wichtige „Randstrahl“ eine scapulare Einlenkung. Die Flossenbasis ist dabei verschieden weit verengt, die Zahl der proximalen Radien reduziert. Dies erhöht die Beweglichkeit und damit die Funktionsmannigfaltigkeit der Flosse. Die Lage des Flossengelenkes ist für die Schulsterspanne nicht in dem Maße gestaltsbestimmend, wie bei den Tetrapoden.

Die *Dipnoi* tragen in ihren Gürteln zwar auch Knochenbildungen, aber es sind keine typischen Deckknochen, welche sich in den Schädelpanzer einfügen oder ihm anschließen, sondern Hül-

senbildungen um die Knorpelspange, von denen nicht einwandfrei feststeht, ob es sich um primäre oder sekundäre Verknöcherungen handelt. Ihre Homologisierung ist daher zweifelhaft. Sie liegen vor allem ventral vom Flossengelenk, also im Coracoidteil, dem damit eine höhere funktionelle Bedeutung zuzufallen scheint. Von den Dorsalenden geht eine ähnliche Aufhängung am Schädel durch *Supracleithra* aus, wie bei den *Teleostei*.

Gestaltlich ist der Schultergürtel der *Dipnoi* ähnlicher dem der *Chondropterygii*, als dem der *Teleostei*, da es sich hier nur um eine weit U-förmige, im Querschnitt des Scapulartheiles breit abgeflachte, im Coracoidteil annähernd drehrunde Spange mit freien, zugespitzten Dorsalenden handelt. In der ventralen Symphyse stoßen die beiden Gürtelhälften senkrecht aufeinander und nicht, wie bei den Knochenganoiden und Teleosteern in einem nach hinten offenen, spitzen Winkel. Die transversale Verfestigung scheint auch für diesen Gürtel eine Rolle zu spielen.

Die freie Flosse ist unter den heutigen Formen nur bei *Neoceratodus* voll entwickelt, bei *Protopterus* und *Lepidosiren* zu einem gegliederten Knorpelstab reduziert. Sie sitzt dem Körper mit sehr enger Basis an, die nur durch das proximalste Glied des Achsenstabes gebildet wird, und ist dementsprechend sehr wendig. Sie dient dem Tier auch nicht nur als Stabilisierungsfläche, sondern zum Paddeln und auch als Körperstütze. Das Skelett der Flossenspreite bringt bekanntlich den von *Gegenbauer* konstruktiv entwickelten Typus der Urflosse, das Archipterygium, weitgehend zur Verwirklichung: an dem bereits erwähnten Achsenstab sitzen beiderseits ebenfalls gegliederte Radien in fiederförmiger Anordnung. Die Ausbildung des Achsenstabes ist aber vor allem funktionell wichtig, denn er ist es, auf den sich der Lungenfisch stützt. Die Hinterflosse wird nach ihrer Verwendung geradezu als ein Kriechorgan bezeichnet und auch dabei fällt dem Achsenstab die Hauptleistung zu.

Unsere erste Frage gegenüber dieser, nur in ihren wichtigsten Sonderungen dargestellten Mannigfaltigkeit der Bildungen der Gürtel richtet sich nach Beziehungen zu differenten Funktionen.

In dieser Hinsicht ist bei den Chondropterygiern festzustellen, daß innerhalb der *Squaliformes* keine wesentlichen Veränderungen des Baues im Zusammenhang mit den verschiedenen Schwimm-

typen auftreten; rasche oder träge Schwimmer unter ihnen, Formen mit großen und kleinen Flossen zeigen alle im wesentlichen den gleichen Gürtelbau. Auch bei den *Holocephali* entspricht die geringe Abweichung der Gürtelbildung nicht dem außerordentlichen Größenunterschied der Pectoralis und vor allem nicht dem grundsätzlich verschiedenen Schwimmtypus, der sich in dem plumpen, vorne abgestutzten Kopf und dem peitschenförmig auslaufenden Schwanz zu erkennen gibt. Einzig die dritte Formengruppe, die *Rajiformes*, zeigt in Korrelation zu den allgemeinen Veränderungen des Körperbaues auch eine aus der Mannigfaltigkeit der übrigen Plagiostomen heraustretende Gürtelbildung. Aber auch hier ist nicht nur die Flossenfunktion, sondern der ganze Körperbau, besonders dessen Abflachung, als gestaltsbestimmend anzuerkennen.

Die somit festzustellende relative Unabhängigkeit der Gürtelgestalt von der speziellen Funktion der Flosse tritt noch viel deutlicher hervor, wenn wir die Verhältnisse der vorderen Paarflosse mit denen der hinteren vergleichen. Anstatt einer Gürtelbildung finden wir als sog. Becken der Knorpelfische eine aus zwei Paarhälften verschmolzene, verhältnismäßig kleine Knorpelplatte, die sich auf die Ventralfläche des Rumpfes unmittelbar vor der Afteröffnung beschränkt. Nur bei Holocephalen und Rochen trägt diese Platte auf jeder Seite einen dorsal aufsteigenden Fortsatz, der als *Pars iliaca* bezeichnet wird, aber niemals zu einer Verbindung mit dem Achsen skelett kommt.

So wenig die besondere Größenentfaltung der Pectoralflosse der Holocephalen mit einer besonderen Ausbildung der Schultergürtelsperle verknüpft ist, so wenig entspricht das Auftreten der *Pars iliaca* bei denselben Formen etwa einer Vergrößerung der Abdominalflosse: diese ist vielmehr bei den Vertretern der Ordnung sehr klein. Mit der Ausbildung eines Begattungshilfsorgans an dieser Flosse bei den Männchen hat der erwähnte Fortsatz auch nichts zu tun, da er sich bei beiden Geschlechtern vorfindet und bei den Haien, trotz übereinstimmender Ausbildung dieses Organes fehlt.

Wichtiger als diese Einzelheit der Bedeutung der *Pars iliaca* ist aber die Feststellung, daß die Gesamtausbildung des Beckens im Verhältnis zum Schultergürtel nicht mit dem Größenunterschied der beiden Flossenpaare übereinstimmt. Wenn, was offen-

kundig der Fall ist, die Gestaltung des Beckens für die Bewegung und Feststellung der Beckenflosse ausreicht, dann ist die bedeutende Ausdehnung und vor allem der weit bis in die Höhe der Wirbelsäule aufsteigende Dorsalfortsatz des Brustgürtels aus der funktionellen Belastung durch die Pectoralflosse nicht befriedigend zu erklären. Dabei ist zu bedenken, daß es eben dieser Dorsalfortsatz ist, der dem Skeletteil die Bogen- und Gürtelform verleiht.

Ziehen wir auch die Ausbildung der Flossenmuskulatur mit in den Kreis unserer Untersuchung, so gewinnen wir doch keine wesentlich anderen Gesichtspunkte für die Beurteilung der Gürtelbildungen. Die Flosse der Chondropterygier steht horizontal vom Körper ab und trägt auf der dorsalen und ventralen Fläche je eine Muskelportion, die sich in oberflächliche und tiefe Lagen, wenn auch nur unvollständig, zerlegen läßt. Die ventralen Flossensenker haben durch ihr rostral gelegenes Ursprungsgebiet am Gürtel zugleich die Möglichkeit, die Flosse vorzuziehen und zu spreizen, bzw. gegen den Frontaldruck der Wassergegenströmung anzustellen. Die dorsalen Heber ziehen die Flosse auch nach hinten. Die Ursprungsflächen der ventralen Muskelportionen beider Flossenpaare liegen auf den Gürtelteilen beiderseits der Symphyse, die dorsalen Portionen dagegen entspringen nur zum Teil am Gürtel, zum Teil aber von mehr weniger deutlich herausdifferenzierten Bindegewebsplatten, welche in das Bindegewebe der Körperseitenmuskulatur und der Myocommata übergehen. Am Scapularteil, bzw. — wo vorhanden — an der *Pars iliaca* heften sich nur die vordersten Faserbündel an, wobei sie die Dorsalenden freilassen. Die aufsteigenden Gürtelfortsätze können darum nicht mit der Flossenfunktion und nicht mit einer Beanspruchung durch die Flossenmuskulatur in Zusammenhang gebracht werden, zumal den Dorsalmuskeln die geringere funktionelle Bedeutung zufällt.

Bei den Knochenfischen treffen wir die Flosse, wie erwähnt, in verschiedener Stellung und Ausbildung, aber eine Beziehung der speziellen Bildung des Gürtels zur Funktion der Flosse läßt sich hierbei sowenig feststellen, wie bei den Knorpelfischen. Die große, zur aktiven Ruderarbeit und zum Stützen des Körpers verwendete Dipnoerflosse sitzt an einem der schwächsten Gürtel, bei der nur als Stabilisierungsfläche wirkenden Flosse der träge

schwimmenden Störe finden wir dagegen sowohl den primordialen, wie auch den sekundären Gürtel in größter Ausdehnung und Stärke entfaltet.

Die bei Knochenfischen allgemeine Reduktionstendenz des primären Schultergürtels entspricht nicht einer ebensolchen Reduktion der Flossenmuskulatur, die vielmehr eine höhere Differenzierung erreicht, als bei den Chondropterygiern und ihren Ursprung auf die Deckknochen des Gürtels verlegt. Die Ursprungsflächen beschränken sich aber auch am sekundären Gürtel nur auf den mittleren, gelenknahen Abschnitt, während die Enden sowohl in der Symphysenregion, wie auch dorsal von den Flossenmuskeln nicht in Anspruch genommen werden.

Das Becken der Knochenfische ist in gleicher Weise wie bei den Knorpelfischen weit einfacher gebaut, als der Brustgürtel. Es ist sowohl kleiner, als auch auf die ventrale Fläche oder richtiger Kante des meist seitlich kompressen Rumpfes beschränkt. Dabei ist aber der Größenunterschied zwischen Brust- und Bauchflosse, meist durch schwächere Entfaltung der Pectoralis, geringer als bei Haien oder gar Chimaeren und Rochen.

Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß die Ventralflosse mit dem Becken von ihrer ursprünglichen und normalen Lage vor der Afteröffnung über die ganze Körperlänge nach vorne bis in die Brust-, ja sogar Kehlgion verschoben werden kann, so daß sie dann vor die Brustflosse zu liegen kommt. Die Brustflosse bleibt dagegen mit der Schulterspange an ihren Ort unmittelbar hinter der Kiemenregion gebunden und erleidet niemals solche Verschiebungen.

Auch in ihrer extremsten, jugularen Stellung wird aber weder das Becken, noch die freie Flosse größer oder irgendwie ähnlicher den pectoralen Elementen ausgestaltet. Die Lagebeziehung zum Vorderende des Schwimmkörpers kann uns also die Gestaltsdifferenz zwischen Brust- und Beckengürtel und Extremität nicht erklären.

Auf Grund dieser kurzen Übersicht müssen wir feststellen, daß im ganzen weiten Kreise der Fischformen sowohl die unterschiedliche Ausbildung von Becken und Schultergürtel, wie auch die besondere Größe und Ausbildung des weit dorsal aufsteigenden Astes am zweitgenannten keine befriedigende Erklärung aus

der Muskulatur oder funktionellen Beanspruchung der freien Flosse erhalten. Während das Becken in Größe und Ausbildung seiner Aufgabe als Flossenträger und als Anheftungsstelle für die Flossenmuskulatur zu entsprechen scheint und uns dadurch einen Maßstab zur Beurteilung der Ausbildung des Schultergürtels abgibt, geht dieser sowohl nach seiner Stärke, wie besonders in seiner dorsalen Ausdehnung weit über diese Aufgaben hinaus und scheint dadurch auf anderweitige Inanspruchnahme hinzuweisen.

Andererseits beobachten wir eine weitgehende Unabhängigkeit der Gestaltung des Gürtels von der besonderen Flossenfunktion: der Flugfisch *Exocoetus* und der an Land kriechende *Petrophthalmus* tragen im wesentlichen denselben Gürtel, wie ein im Stillwasser wenig Flossenarbeit leistender Teichfisch. Dies läßt auf geringe Beeinflussung des Gürtels von Seiten der Flosse schließen.

B. Tetrapoden.

Fassen wir zunächst nur die rezenten Formen ins Auge, da sich ja nur bei diesen auch die Muskulatur zur Beurteilung der funktionellen Beanspruchung der Skeletteile heranziehen läßt, so können wir die Urodelen als den primitivsten Bautypus vornehmen. Der Schultergürtel ist hier nur zum geringsten Teil verknöchert, wobei wir, im Gegensatz zu Anuren und Stegocephalen, sowie höheren Formen, nur Ersatzknochen auf knorpeliger Grundlage (Coracoid und Scapula) antreffen. Die auch beim Erwachsenen knorpelig bleibenden Bezirke des Gürtels sind viel größer als die Knochenterritorien, der ganze Gürtel breit in die Fläche entwickelt und dabei ganz dünn, so daß wir ihn im ganzen im Vergleich zu den Bildungen bei den Fischen als schwach und zart bezeichnen können.

Für die richtige Einschätzung dieser Tatsache ist zu bedenken, daß die Beanspruchung der freien Extremität durch die Aufgabe, den Körper wenigstens zeitweilig vom Boden abzuheben, bedeutend höher anzuschlagen ist, als die einer bloß stabilisierenden oder selbst rudern den Flosse. Ferner ist zu beachten, daß die Hinterextremität kaum größer oder stärker bemuskelt ist als die vordere, jedoch an einem bedeutend kräftigeren, fast völlig verknöcherten Becken ansitzt, welches zum Überfluß noch durch

starke Entfaltung dorsal aufsteigender Fortsätze, die wir als *Ileum* bezeichnen, ringförmig geworden ist und eine feste Verbindung mit dem Achsen skelett erlangt hat. Wie bei Fischen steht der Bauunterschied zwischen Becken und Schultergürtel in keinem befriedigenden Verhältnis zu der Funktionsdifferenz zwischen Vorder- und Hinterextremität.

Verschaffen wir uns nunmehr einen Überblick über die Mannigfaltigkeit der Schultergürtelbildungen bei Landtieren, so müssen wir zunächst feststellen, daß die hier als Pfanne ausgebildete Gelenkstelle für die freie Gliedmaße durchgehend eine wichtige Grenzmarke bildet zwischen dem dorsalen und ventralen Gürtelteil, deren Trennung wir bei den Knochenfischen durch die Einschaltung eines Streifens aus Faserknorpel in den primären Gürtel unabhängig von der Gelenklage vorbereitet fanden, die aber erst hier im Laufe der Entwicklung völlig durchgeführt wird. Dabei zeigt sich ein gewisser Gegensatz in den weiteren Schicksalen der beiden Gürtelabschnitte, indem nämlich dorsal von Anfang an der Deckknochen, das *Cleithrum*, wenig hervortritt oder ganz fehlt, der primäre Anteil, die *Scapula*, — bei gewissen Säugertypen allein vom ganzen Gürtel — erhalten bleibt, während ventral der Ersatzknochen, das bei primitiven Formen sehr ausgedehnte *Coracoid*, auf der Säugerstufe verschwindet und der Deckknochen, die *Clavicula*, überdauert.

Die in dieser kurzen Andeutung des Umbildungsweges erfaßten Reduktionen erfolgen ohne Rücksicht auf die Belastung des Gürtels oder der freien Extremität durch Größe, Gewicht oder spezielle Verwendungsweise bei den betreffenden Klassen. Wir können feststellen, daß die großen und schweren Landsäuger einen relativ kleineren und grazileren Schultergürtel besitzen, als Fische, bei denen durch den Auftrieb im Wasser eine weitgehende Entlastung der Extremität herbeigeführt wird. Es handelt sich hier eben nicht um einfache Verschiebungen in den Größenverhältnissen, wie sie auch beim Fischtypus vorkommen, sondern um einen tiefgreifenden Umbau. Wenn wir diesen bei den Säugtieren mit einer geänderten Extremitäten(Oberarm-)stellung in Zusammenhang bringen können, so wird damit die Annahme gefestigt, daß bei den Tetrapoden Gürtel und freie Extremität das funktionelle System aufbauen. Bei den *Teleostei* ist, wie oben ausgeführt, trotz der mannigfaltigsten funktionellen Ausgestaltung

der Flosse, selbst beim Übergang zum Klettern, Kriechen über Land und Fliegen, kein derartiger Umbau zu beobachten.

Das Becken der Tetrapoden behält in der großen Mehrzahl der Fälle seine Ringform, die es von allem Anfang an besitzt, bei. Auch die Zahl der diesen Gürtel zusammensetzenden Elemente bleibt durch die ganze Reihe der Formen gleich. Als einzige wesentliche Unterschiede in der Bildung lassen sich Änderungen in der Größe und den Winkelstellungen der Teile zueinander anführen, wie die entgegengesetzte Richtung der Ileum-Achse bei Reptilien und Säugern, bei jenen nach oben-hinten, bei diesen nach oben-vorne geneigt.

Die angedeuteten Ausnahmefälle tragen ein Becken, dessen Symphyenregion eine Reduktion oder mindestens eine weitgehende Umgestaltung erfahren hat, wie sie uns in der rezenten Fauna vor allem bei den Vögeln entgegentritt. Die beiden ventralen Beckenelemente, das *Os ischii* und *Os pubis*, sind aus ihrer ursprünglichen Lage nach hinten ausgedreht und zu dünnen Stäben verlängert. Die Symphyse ist dabei meist verloren gegangen. Daß es sich hier nicht um eine einfache Gewichtersparnis im Zusammenhang mit dem leichten Bau des Vogelskelettes handelt, beweisen uns die *Dinosauria*, welche trotz ihrer Übergröße im Stamme der *Ornithischia* denselben grazilen Beckenbau aufweisen.

Eine Öffnung des Beckenringes in der Symphyenregion wird aber auch bei Säugern — *Talpa*, *Chiroptera* — angetroffen. Hier kann man, um Zusammenhänge mit funktionellen Verhältnissen zu zeigen, auf eine Schwäche der Hinterextremität hinweisen, was aber für die Vögel und Dinosaurier nicht zutrifft, da diese infolge ihrer Bipedie sogar zu einer übermäßigen Belastung der Beckenextremität gelangt sind.

In den Aufbau des Schultergürtels der Tetrapoden werden noch zusätzliche Skeletteile einbezogen, welche ursprünglich nicht zu diesem gehören und den Fischen fehlen; es sind dies die verschiedenen Sternalbildungen. Beim Säugertypus, von dem der Begriff „Sternum“ seinen Ausgang genommen hat, ist dieses ein embryonal mindestens bei etlichen Formen mit dem Rippenblastem zusammenhängender, paarig angelegter und später zugleich mit Abtrennung von den Rippen unpaar verschmelzender Skeletteil, an dessen cranialem Ende die Clavicula durch Bindegewebe befestigt ist. Eine ganz besondere Entfaltung zeigt dieses

Gebilde bei den Vögeln, wo es zum größten Skelettstück wird, das auch das Becken noch übertrifft. Hier und bei den Reptilien — ebenso bei den abseitsstehenden Monotremen — tritt es auch zum Coracoid in Beziehung und stellt eine Verbindung zwischen dem Gürtel und dem Rippenkorb des Rumpfes her.

Morphologische Schwierigkeiten erwachsen uns für diesen Skeletteil durch die Verhältnisse bei den Amphibien, bei welchen ein aus Rippen gebildeter Brustkorb und damit auch das Blastem zur Sternalbildung in der beschriebenen Form fehlt, trotzdem aber unpaare ventromediane Skelettstücke in gleicher Lage, wenn auch geringer Entfaltung nach Ausdehnung und Verknöcherung, gefunden werden. Man hält vielfach an ihrer Homologie mit den echten Brustbeinbildungen fest, muß aber dann konsequenterweise die morphologische Zusammengehörigkeit mit den Rippen (Kostaltheorie) aufgeben. Da auch der Annahme einer Abspaltung des Sternums von der Coracoidplatte Schwierigkeiten entgegenstehen, bleibt nur die Möglichkeit, das Sternum als morphologisch autonomes Skelettgebilde anzuerkennen (Autogentheorie). Trotzdem scheint die funktionelle Bedeutung eher darauf hinzuweisen, daß Beziehungen zum Rippenkorb den Sinn der Bildung enthüllen, indem es in seinen besten Ausbildungszuständen die Verbindung zwischen Gürtel und Rippenkorb von Knochen zu Knochen ohne Einschaltung von Muskeln vermittelt, also die mit wenigen Ausnahmen einzige feste, wenn auch nicht starre Bindung zwischen Schultergürtel und Achsenskelett bei Tetrapoden herstellt. Gerade in Bezug auf die Klärung der funktionellen Bedeutung der Sternalbildungen sind die Amphibien ein sehr ungünstiges Objekt, da hier bei deren ganz unbedeutender Entwicklung von besonderer Funktion kaum überhaupt gesprochen werden kann.

Verfolgen wir durch diese Mannigfaltigkeit der Skelettformen hindurch die Ausbildung der zugehörigen Muskulatur, so läßt sich in klarem Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Fischen feststellen, daß die Extremitätenmuskeln mit ihren Ursprungsflächen den ganzen auf dem Gürtel verfügbaren Raum einnehmen, in großen und ausgedehnten Portionen auch noch darüber hinausgreifen auf die Rumpfregeion, und daß die spezielle Konfiguration der Muskulatur immer eine befriedigende Übereinstimmung mit der Extremitätenfunktion, wie auch zwischen dieser und der Gürtelbildung erkennen läßt.

So ist etwa die besondere Ausbildung des Sternums der Vögel in allen Einzelheiten damit in Übereinstimmung, daß dieser Typus in seinem Brustschulterapparat den ganzen Flugmechanismus vereinigt und vom Sternum aus den übrigen Körper durch die Luft trägt. Ebenso können wir die oben gekennzeichnete völlige Reduktion des Brustabschnittes des Gürtels bei Säugern mit einer geänderten Extremitätenfunktion und Beanspruchung des Brustmuskels in Verbindung bringen. Es ist hier zu einer Verschiebung in der Stellung der Extremität zum Körper gekommen, indem der Oberarm mit dem Ellenbogen nach einwärts gedreht wurde, sodaß die Achse desselben nicht mehr quer zum Körper steht, sondern mit der Sagittalebene parallel gerichtet ist. Dies bedeutet eine Entlastung des Pectoralissystems und eine Mehrbelastung des Tricepsbiceps-Systems, wovon man sich leicht am eigenen Körper überzeugen kann, wenn man in Liegestütz mit eingeknicktem Ellbogengelenk diese Rotation des Oberarmes durchführt. Über diese Verhältnisse soll noch in einer eigenen Studie berichtet werden.

Für unseren Vergleich mit den Verhältnissen bei den Fischen ist nun besonders hervorzuheben, daß die Scapula nicht über die durch die ansetzende Muskulatur gezeichnete Grenze wesentlich hinauswächst. Sowohl die autochthonen Extremitätenmuskeln, wie *Supra-* und *Infraspinatus*, *Subscapularis* und *Teres major*, reichen über die ganze Länge der Scapula bis an ihren Dorsalrand, als auch der aus der Rumpfmuskulatur abgespaltene *Serratus anterior*, der vom Dorsalrand der Scapula zur Ventralregion des Brustkorbes zu seiner Insertion an den Rippen zieht. Diese nach den Verhältnissen bei Säugern beschriebenen Zustände finden sich, in entsprechender Abwandlung im einzelnen, aber im wesentlichen unverändert, auch bei allen anderen Gruppen der Tetrapoden und erweisen sich somit als typisch. Der Vorderkörper der Landtiere wird demnach von der Scapula aus in einer Muskelschlinge getragen, bei welcher Aufgabe dieses Skelettelement seiner ganzen Länge nach funktionell beansprucht wird. Form und Größe der Scapula ist in allen Fällen als gestaltlicher Ausdruck für diese funktionelle Beanspruchung durch die Extremität aufklärbar.

Für die Hinterextremität gilt nicht in gleichem Maße dasselbe, wie ja schon oben darauf hingewiesen worden ist, daß die erhöhte Belastung derselben bei den bipeden Typen, wie Dinosauriern und Vögeln, mit einer Beckenbildung verbunden ist, die

zwar in ihrer verstärkten Darmbeinpartie und vor allem in der zu einem Synsacrum verlängerten Anheftung an das Achsenskelett dieser Beanspruchung entspricht, dagegen in der offenkundig geschwächten Ventralpartie mit den schlanken, keinesfalls besonders tragfähigen Stäben des Scham- und Sitzbeines ebenso offenkundig widerspricht.

Wir fassen also für den Kreis der Tetrapoden das Ergebnis unserer übersichtlichen Zusammenstellung der Bildungen in das Urteil zusammen, daß hier der Schultergürtel nach Gestalt und Ausbildung mit der Extremitätenfunktion in befriedigender Übereinstimmung festgestellt werden kann, während für das Becken noch einige ungelöste Fragen offen bleiben müssen.

In beiden betrachteten Mannigfaltigkeiten bleiben somit gewisse Unstimmigkeiten bestehen, wenn wir eine funktionelle Analyse der Bildungen versuchen; dort aber, wo wir Form und Funktion in Übereinstimmung finden, besteht ein wesentlicher Gegensatz zwischen den Bautypen, indem bei den Tetrapoden in der uns von unserem eigenen Körper her vertrauten Weise die Funktion der freien Extremität die Gürtelgestalt verstehen läßt, während bei den Fischen diese Beziehung erstaunlicher Weise nicht erkennbar ist.

Um in beiden Dingen einer Lösung näherzukommen, sei eine funktionelle Analyse eines Vertreters von jedem der beiden Bautypen angeschlossen.

I. *Galeus canis*.

Nach Abpräparieren der Haut finden wir den Schultergürtel größtenteils durch Muskulatur dem Anblick entzogen. Der einen einheitlichen Mantel um die Kiemenregion bildende *M. constrictor superficialis* (vgl. Abb. 6) des Visceralapparates bedeckt ihn an seinem Vorderrande, während die Flossenmuskulatur und eine Portion des Seitenrumpfmuskels von hinten her über ihn hinweggreifen. Erst nach Abtragung des Constrictors erhalten wir ein vollständiges Bild seiner Lage und Ausdehnung (Abb. 1).

Wir erkennen nun, daß der Abductor-Protractor der Flosse auf dem ventral vom Gelenk liegendem Spangenteil entspringt, während der Adduktor-Levator unter eine sich abhebende oberflächliche Portion des Seitenrumpfmuskels (*Lateroscapularis externus* Nishi, vom *Obliquus ventralis* stammend) eintritt, so daß

wir seine Anheftung am Gürtel erst nach Entfernung dieser Muskelschicht gewahr werden (Abb. 2). Es zeigt sich dann, daß er keineswegs die Anheftungsmöglichkeit am ganzen Skapularteil

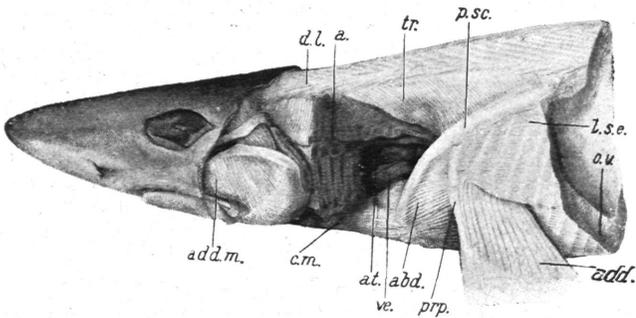


Abb. 1. *Galeus canis*. Demonstration des Kiemendurchbruches. *M. constr. superf.* und *caudale* Hälfte des Kiemenkorbcs abgetragen ¹⁾).

des Gürtels ausnützt, sondern mit seinen caudalen Faserbündeln schon in halber Höhe in eine Sehnenplatte übergeht, die sich nach oben bis fast an das Ende des Dorsalastes erstreckt, wobei sie aber

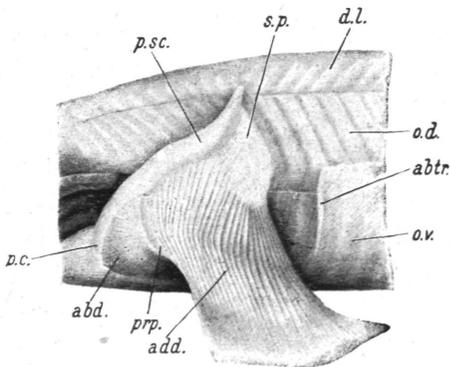


Abb. 2. *Galeus canis*. Schultergürtel *in situ*. *M. trapezius* und *lateroscapularis* abgetragen (dieser bei „abtr.“ weggeschnitten).

ebenso, wie mit dem hinteren freien Rand, mit dem darunterliegenden Bindegewebe der Außenfläche des Rumpfmuskels und mit den Myocommata in Verbindung tritt. Im wesentlichen ist es

¹⁾ Erklärung der Abkürzungen dieser und der folgenden Abbildungen dieses Beitrages s. S. 163.

dasselbe Bild, welches wir auch von der Anheftung der Dorsalmuskeln der Bauchflosse an der Körperwand gewinnen (Abb. 3), nur daß dort die Beziehung zu einem aufsteigenden Gürtelfortsatz wegfällt.

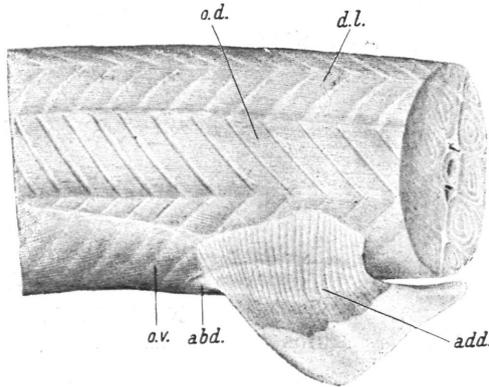


Abb. 3. *Galeus canis*. Linke Bauchflosse in situ.

Auch eine Innenansicht des herausgelösten Gürtels belehrt uns, daß die Ursprungsfläche der Flossenmuskeln nicht die ganze Länge des Dorsalastes beansprucht (Abb. 4). Auch hier bleibt das

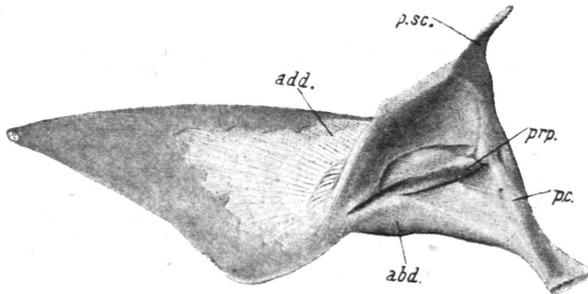


Abb. 4. *Galeus canis*. Linke Brustflosse mit Gürtel herausgelöst. Anblick von hinten, Flossenmuskulatur von innen.

Ende muskelfrei. Damit ist aber klargestellt, daß nicht die ganze Gestalt des Brustgürtels zur Flossenfunktion in Beziehung steht. Ja, es ist sogar eben jener Teil, der dem ganzen Skelettelement den Gürtelcharakter verleiht und es so deutlich von der Bildung

des Beckens scheidet, welcher hier aus der Beziehung zur Flosse ausgenommen ist.

Bei der Freilegung des Gürtels mußten wir bereits einen Teil der Seitenrumpfmuskulatur abtragen. Um diese Verhältnisse klarzustellen, entfernen wir am Präparat die Flosse mit ihren Muskeln und auch den Visceralapparat mit Ausnahme der ventralsten Muskelstränge, welche vom Gürtel zum Kinnwinkel durchziehen (Abb. 5). Es wird dadurch die große Durchbrechung der Körperseitenwand durch die Kiemenspalten und den bis an die Körperoberfläche vordringenden Branchialapparat eindrucksvoll vor Augen geführt. Wir sehen, daß der Gürtel den hinteren Abschluß dieses Durchbruches bildet, der uns einen Einblick bis auf die

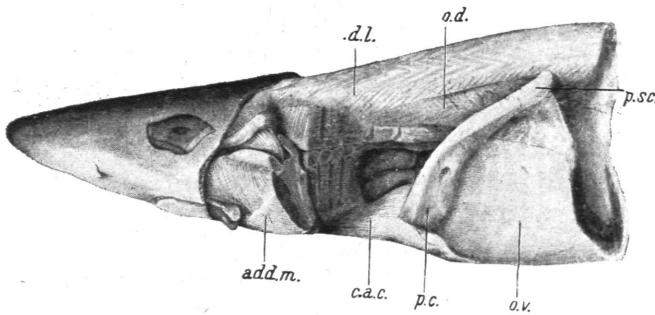


Abb. 5. *Galeus canis*. Ansatz der Seitenrumpfmuskulatur am Schultergürtel. Das gleiche Präparat, wie Abb. 1, jedoch *M. trapezius lateroscapularis* und die Brustflosse samt Muskeln abgetragen.

innersten Weichteile des Körpers gestattet. Zugleich erkennen wir aber auch die vollständige Ausnutzung der am Gürtel gegebenen Anheftungsmöglichkeiten durch die Körpermuskulatur (Abb. 1 und 5).

In dieser seiner Beziehung zur Rumpfsseitenmuskulatur betrachtet, zeigt sich uns der Gürtel als eine vordere Grenzspanne ihrer Ausdehnung, da sie mit ihren in mittlerer Höhe des Körperprofils liegenden Fasersträngen über den Kiemendurchbruch nicht hinausgelangen kann. Die Gürtelspanne bietet dem Muskel hier den einzigen Widerhalt von vorne. Sie ist dabei selbst am Dorsalende durch den Trapezius (Abb. 1), in der Symphysenregion durch den Coracomandibularis und Coracohyoideus (Abb. 6) direkt oder

indirekt mit dem als Bug des Schwimmkörpers wichtigen Schädel verbunden und in ihrer Lage festgehalten.

In dieser Aufgabe, die sich uns jetzt enthüllt hat und die darin besteht, den Kiemendurchbruch an seinem hinteren Rande für die aus dem Rumpfgebiet zum Kopf strebende Muskulatur tragfähig zu überbrücken, wird uns die Gestalt und die Ausdehnung der Gürtelspange voll verständlich. Wir müssen dabei im Auge behalten, daß die Rumpfseitenmuskulatur als die gerade Fortsetzung der Schwanzmuskulatur an deren funktioneller Haupt-

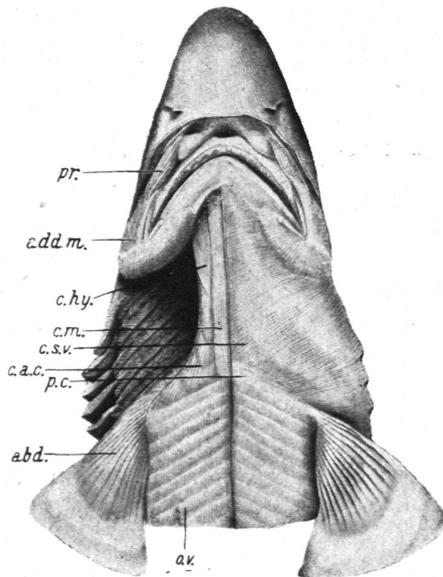


Abb. 6. *Galeus canis*. Demonstration des Kiemendurchbruchs in Ventralansicht. *M. constrictor superf.* der rechten Seite und ventrale Hälfte des Kiemenkorbcs abgetragen.

aufgabe, die den Körper vorwärts treibenden Seitenschläge des Schwanzes auszuführen, mitbeteiligt ist. Denn diese Kraftwirkung ist nur dann möglich, wenn die ganze Muskelfläche vorne eine feste Anheftung findet.

Es ist in diesem Zusammenhange unwesentlich, daß tiefe Schichten der Rumpfseitenmuskulatur (*Obliquus dorsalis*, Abb. 5) unter dem Scapularteil ohne Zwischeninsertion frei durchziehen zu einer Insertion am Schädel. Wichtig für die Beurteilung der

Verhältnisse ist nur, daß der *M. obliquus ventralis*, der den mittleren Bereich der Rumpfseitenwand bildet und die lateralsten und damit wirkungsvollsten Teile der Schwanzmuskulatur fortsetzt, nur durch den Einbau des Schultergürtels eine vordere feste Ansatzstelle erhält. In diesem Zusammenhang erfassen wir jetzt erst die Bedeutung der Gürtelform und des Dorsalfortsatzes.

Ist diese Auffassung richtig, daß die Gestalt des Schultergürtels in einem wesentlichen Zuge ihre funktionelle Erklärung nicht aus der Beanspruchung durch die freie Flosse findet, sondern aus ihrer Aufgabe, die Seitenrumpfmuskulatur zu stützen, so müssen sich korrelative Veränderungen dieses Systems in der früher besprochenen Mannigfaltigkeit nachweisen lassen.

Zunächst sei aber über diese hinausgegriffen und auf die Verhältnisse bei den Cyclostomen verwiesen. Für diese ist das vollständige Fehlen der paarigen Extremitäten samt ihren Gürteln typisch, was zunächst für eine Zusammengehörigkeit der beiden Gebilde zu sprechen scheint. Betrachten wir aber die Ausbildung der Rumpfseitenmuskulatur, so zeigt sich deutlich, daß hier der große Durchbruch des Branchialapparates durch die Rumpfwand, welcher bei den Gnathostomen Teile der Rumpfseitenmuskeln ihrer vorderen Anheftungsmöglichkeit am Schädel beraubt, nicht eingetreten ist. Die Kiemensäcke der Cyclostomen treten nur in einer Serie kleiner rundlicher Öffnungen durch die Körperwand, wodurch in der Muskulatur nur ein schmaler Schlitz notwendig wird, an dem vorbei dorsale und ventrale Züge der Rumpfmuskulatur zum Ansatz am Schädel weitergeführt werden können. Es gibt hier in der Rumpfwand keine Muskelzone, welche durch den Kiemendurchbruch ihren vorderen Halt verloren hätte, es besteht daher auch keine Notwendigkeit zu einer Überbrückung durch ein gürtelförmiges Skelettelement. Das Fehlen des Gürtels bei diesen Formen steht also auch mit den Verhältnissen der Körpermuskulatur in vollem Einklang.

Bei Knochenfischen ist dagegen der Kiemendurchbruch durch die Vereinheitlichung der Kiemenspalten zu einer großen Kiemenhöhle noch verstärkt. Dem entspricht auch die Verstärkung seiner hinteren Umrahmung durch das Auftreten der härteren und starren Deckknochen am Gürtel und die Herstellung einer festen Aufhängung seines Dorsalendes durch die zwischengeschaltete Knochenreihe am Schädel. Die Gestalt der Gürtelspange zeigt sich da-

bei eng an den hinteren Umfang des den Kiemendurchbruch außen verschließenden Kiemendeckels gebunden, wodurch der weit vorgezogene spitze Winkel der ventralen Symphysenregion zustandekommt. Er ist für die Nebenfunktion des Gürtels, den Körperquerschnitt gegen transversale Einwirkungen zu verfestigen, sicher ungünstig. Es findet hier sogar eine gewisse Lockerung der Verbindung mit der Muskulatur des Rumpfes statt, indem sowohl das Rectussystem bei den meisten *Teleostei* nur mit der oberflächlichsten Schicht am Gürtel ansetzt und dann durch den Coracomandibularis fortgesetzt wird, während die tieferen Lagen ohne Zwischeninsertion zur Kopula des Zungenbogens unter dem Gürtel durchziehen, wie auch dorsal, ebenso wie schon bei *Galeus* festgestellt (Abb. 5), der Obliquus den Gürtel nicht mehr in Anspruch nimmt. Durch diese Lockerung aus seiner Bindung, wie sie beim Hai vorliegt, gelangt aber der Gürtel nicht etwa in engere Beziehung zur freien Flosse, sondern nur in eine weitgehende Angliederung und Abhängigkeit von der Konfiguration des Schädels.

In diesem Zusammenhange kann auch noch darauf hingewiesen werden, daß, nach den Darstellungen von *Stensiö*, bei den Cephalaspiden wohl eine Gürtelbildung als Zonalpartie des Kopfschildes gefunden wird, ohne daß freilich bis heute eine Spur der Flosse selbst bekannt geworden wäre. Diese Zonalpartie steht bei unmittelbarem Anschluß an den Schädelpanzer wohl auch gestaltlich zu diesem in einem Abhängigkeitsverhältnis, gehört aber auch genetisch zu ihm.

Die oben erwähnte Schwäche des Gürtels bei den Dipnoi trifft sowohl mit deren träger Schwimmweise, als auch mit dem Übergang von Schwanzschwimmen zum Flossenschwimmen zusammen. Es macht sich aber kein gestaltbestimmender Einfluß von seiten der großen Flosse aus geltend. Die Körpermuskulatur zieht wie bei Teleostern größtenteils unter dem Gürtel durch. All dies läßt uns die Schwäche des Gürtels verstehen.

Indirekte Beweise für die hier vertretene Auffassung lassen sich auch aus den Verhältnissen der Beckenflosse gewinnen. Wir finden, daß der Einbau der Beckenplatte den Verlauf der Rumpfmuskeln weit weniger stört, als der des Schultergürtels, d. h. daß zwischen dem Becken und diesen Muskeln nur ganz lose Beziehungen bestehen. Die vom Schwanz auf den Rumpf übertretenden Muskelportionen finden in dessen Seitenwand ihre direkte Fort-

setzung und bedürfen deshalb keiner Anlehnung oder Zwischeninsertion. Das Becken beschränkt sich im allgemeinen auf seine Aufgabe, die freie Flosse zu tragen und ihrer ventralen Muskulatur die Ansatzfläche zu bieten. Die dorsalen Muskeln heften sich, wie schon gezeigt (Abb. 3), bindegewebig an die Außenfläche der Rumpfmuskelwand. Für die Festigungsansprüche der Flosse ist somit Gürtelform und Dorsalfortsatz nicht notwendig.

Die besondere Ausbildung einer *Pars iliaca* bei den Holocephalen, die wir mit der geringen Größe ihrer Beckenflosse nicht in Einklang bringen konnten, gewinnt nun aus der Rumpfmuskulatur eine teilweise Erklärung (Abb. 7). Die ventralen Stränge der Schwanzmuskulatur finden hier ihre Fortsetzung nicht in der

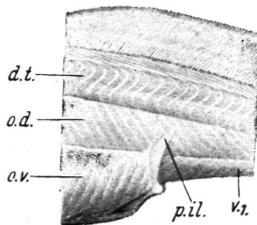


Abb. 7. *Chimaera monstrosa*. Beckenknorpel ohne Flosse in situ.

Ebene der Bauchfläche, sondern in den dorsalen Zügen des *M. obliquus ventralis*. Der Schwanzabschnitt des Körpers besitzt einen viel niedrigeren Querschnitt, als der Rumpfabschnitt, so daß sich die Bauchfläche gegen das Schwanzprofil weit nach unten vorwölbt. Die Anheftung der ventromedianen Muskelzüge des Schwanzes an den Hinterrand des Beckens und der ventralsten Faserzüge der Rumpfmuskulatur, die nicht als besonderes Rectus-system abgegrenzt sind, an dessen Vorderrand geben diesem darum in seiner besonderen Lage keinen festen Halt, sondern eher ein Drehmoment. Diesem wirkt die *Pars iliaca* entgegen, da sie sich in das Gebiet der geraden Fortsetzung der Schwanzmuskeln in die Rumpfmuskeln erhebt und von vorne durch den *Obliquus ventralis*-Ansatz gehalten wird. Soweit also das Becken hier durch den Dorsalfortsatz eine Ähnlichkeit mit dem Schultergürtel gewinnt, ist diese Bildung nicht auf eine besondere Belastung durch die Flosse, sondern auf die Verhältnisse der Rumpfmuskulatur zurückzuführen.

II. *Salamandra maculosa*.

Auch bei *Salamandra* finden wir nach Abtragung der Haut den Schultergürtel teilweise durch darüber gebreitete Muskelschichten verdeckt (Abb. 8). Es handelt sich aber nicht um den *Constrictor* der Kiemenregion oder Portionen der Rumpfsseitenmuskulatur, also nicht um Muskeln des Körpers, sondern um Extremitätenmuskeln, welche ihren Ursprung über den Gürtel hinaus auf angrenzende Teile der Körperwand ausgedehnt haben. Die ventrale Region (Coracoidregion) finden wir im hinteren Teil überlagert durch die Abdominalportion des *M. pectoralis*, die dorsale (Scapula) durch den *M. latissimus dorsi* und den vorderen

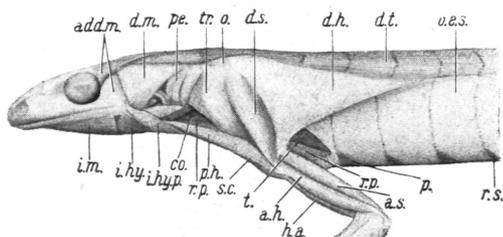


Abb. 8. *Salamandra maculosa*. Muskulatur des Vorderkörpers nach Abtragen der Haut.

Anteil des späteren Trapezius (*M. triangularis dorsi* Ribbing). Der *Latissimus dorsi* entspricht in seiner Lage völlig den hinteren Faserbündeln der Dorsalmuskulatur bei *Galeus* (Abb. 2) und besonders der Chimaeren. Es wäre also gar nicht notwendig, für ihn von einem sekundären Übergreifen eines Extremitätenmuskels auf den Rumpf zu sprechen, denn es kann sich hier um ganz ursprüngliche Zustände handeln. Nach der hier vertretenen Auffassung ist nicht anzunehmen, daß alle Segmente der Flossenmuskulatur primär am Gürtel entsprungen sind; am Muskel der Beckenflosse und an den hinteren Faserbündeln des Muskels der Brustflosse lernten wir die direkte Anheftung an der Körperwand bereits kennen.

Auf den breitflächig entwickelten Gürtel-elementen liegen nun die kurzen Extremitätenmuskeln, welche über die ganze Fläche bis zu deren Außenrand reichen, so daß das ganze Skelettelement unter dem Einfluß ihrer Kontraktionen steht. Lösen wir eine

Gürtelhälfte aus ihrer ventromedianen Verbindung und klappen sie soweit, als ohne Zerreiung der Muskeln mglich, zur Seite (Abb. 9), so knnen wir feststellen, da der Grtel nicht in die Rumpfsseitenmuskulatur eingebaut ist, sondern ihr ziemlich lose aufliegt, wobei nur einzelne, wohlgesonderte Muskelportionen vom Rumpf her auf die Rnder und die Innenflche der Scapula bergreifen. Diese knnen den Grtel sowohl nach vorne oder hinten verschieben, bzw. ihn gegen solche Verschiebungen fest-

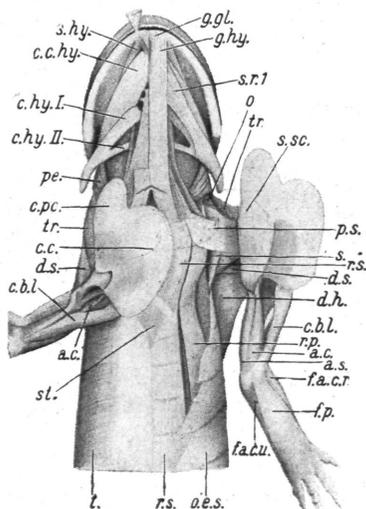


Abb. 9. *Salamandra maculosa*. Muskulatur des Vorderkrpers nach Entfernung der *M. coracohumeralis* und *pectoralis* beiderseits, des *M. geniohyoideus* und *obliquus externus superf. u. prof.* der rechten Seite.

stellen, zugleich aber tragen sie auch durch dorsoventral gerichtete Fasern (ventraler Teil des *M. serratus anterior*) bei aufgesttzter Extremitt den Vorderrumpf in einer Muskelschlinge. Eine Anheftung von breiten Teilen der Rumpfsseitenmuskulatur an den Grtel, etwa als hinteren Abschlu des Kiemendurchbruches und Brckentrger, kommt hier nicht zur Ausbildung.

Lsen wir nun den Schultergrtel aus seiner Verbindung und legen damit die Zge der Rumpfmuskulatur frei (Abb. 9, 10), so erkennen wir, da diese ventral und dorsal an dem Kiemendurchbruch vorbei nach vorne gefhrt werden. Das ventrale System (Rectus) bleibt schmal und luft unter dem Brustgrtel mit einer

unbedeutenden Zwischeninsertion am Sternum, das hier ganz klein ist, bis in die Kinnregion durch (*M. sternohyoideus*). Die ventrale Bauchdecke wird daher in ganzer Breite in die Kopfregion fortgesetzt. Die laterale Muskulatur des Obliquussystems verschmälert sich nach vorne zu mit schräg aufsteigenden Fasern und befestigt sich an den Transversalfortsätzen der vordersten Wirbel, insbesondere an dem sehr verstärkten und weit seitwärts ausladenden Fortsatz samt Rippe des zweiten Wirbels, von dem auch die oben erwähnte ventrale Portion des Serratus anterior zum Schulterblatt zieht. Der Kiemendurchbruch, der hier viel kleiner ist als beim Hai, hat durch diese Muskelanordnung einen nach hinten stark verschmälerten Umriss und die Muskulatur bedarf keiner Überbrückungsspanne als Ansatzstelle.

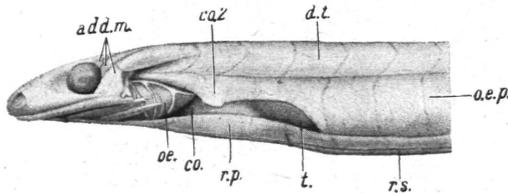


Abb. 10. *Salamandra maculosa*. Muskulatur des Vorderkörpers nach Entfernung des Schultergürtels mit gesamter Muskulatur. Demonstration des Kiemendurchbruches.

Durch die Änderung der Faserlage in der Rumpfsseitenwand kommt eigentlich erst das Obliquussystem richtig zur Ausbildung, zeigt seine volle Entfaltung allerdings erst bei den Reptilien. Bei klarem Hervortreten der Schräglage und segmentaler Zerlegung bildet es dann den wichtigsten Unterschied in der Konfiguration der muskulösen Rumpfsseitenwand zwischen Hai und Vierfüßer. Wir können ihn auf die Herauslösung des Schultergürtels aus seinem ursprünglichen Einbau zurückführen.

Es ist im Rahmen dieser kleinen Studie nicht möglich, auf alle weiteren Schicksale von Gürtel und Muskulatur durch die ganze Mannigfaltigkeit der höheren Tetrapoden einzugehen. Dies sei späteren Mitteilungen über diesbezügliche Untersuchungen vorbehalten. Schon jetzt läßt sich aber vorläufig feststellen, daß der Übergang zum Landleben für die Beanspruchung des Gürtelskelettes einerseits eine Mehrbelastung durch die Tragefunktion der Extremität mit sich bringt, andererseits aber eine Entlastung

durch seine Herauslösung aus dem Aufbau der Seitenrumpfmuskulatur. Nur aus dieser Entlastung aber können wir seinen grazilen Bau und die fortschreitende Reduktion verstehen.

Noch innerhalb der Amphibien verbleibend sei dagegen ein ganz kurzer Hinweis auf die Verhältnisse bei den Gymnophionen angeschlossen, denen bekanntlich jede Extremitäten- und Gürtelbildung abgeht. In dieser Hinsicht läuft der jetzige Vergleich parallel zu dem oben geführten zwischen Hai und Cyclostomen. Wir stellen an einem Vertreter dieser Gruppe für die ventrolateralen Muskeln (*Obliquus externus*, ventraler Teil und *Rectus*) fest (Abb. 11), daß sie in der Kiemenregion durch schräg abwärts gerichtete Faserbündel zum letzten Kiemenbogen und von da durch den Geniohyoideus viel breiter als beim Salamander nach vorne zur

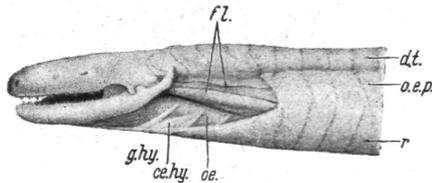


Abb. 11. *Ichthyophis glutinosus*. Muskulatur des Vorderkörpers nach Entfernung sämtlicher oberfl. Muskeln des Kiefer-Kiemenbogenapparates und des *M. obliquus externus superf.*

Anheftung im Mundbodenskelett geführt wird, sodaß also ein ziemlich breiter Teil der eigentlichen Rumpfsseitenwand seine Fortsetzung ventral an dem sehr eingengten Kiemendurchbruch vorbei findet, während der dorsale Teil des *Obliquus externus* oberflächlich an einer Grenzsehne endigt, die an der dorsalen Stamm-muskulatur verankert ist. Von dieser ziehen in tieferer Lage Muskelportionen des Subvertebralis-Systems weiter gegen die Schädelbasis und unterstützen so die Sehne von vorne her. Auch hier ist durch Verengung des Kiemendurchbruches und entsprechende Zusammenfassung der Muskelzüge der Rumpfwand, außerdem aber durch eine besondere Sehnenbildung das Fehlen des Schultergürtels kompensiert. Ob man das Fehlen der Faserkonvergenz im dorsalen Bereich des *Obliquus* damit in Zusammenhang bringen darf, daß hier die Rückbildung des Schultergürtels eintrat, bevor er aus der Rumpfwand gelöst und bevor also ein

richtiger Obliquus zur Ausbildung gekommen war, kann nach dieser einen Untersuchung noch nicht entschieden werden. Weitere Untersuchungen sind anzuschließen.

In diesem Zusammenhang verdienen die Verhältnisse bei den Stegocephalen eine Erwähnung. Hier ist gerade bei den primitivsten Formen der Gürtel besonders schwer und massig gebaut und steht damit gar nicht in Einklang mit der Schwäche der eher kümmerlichen Extremität. Im Sinne unserer bisherigen Ausführungen könnte dieses Mißverhältnis seine Aufklärung durch die Annahme finden, daß hier eben der Gürtel noch in die Rumpf-

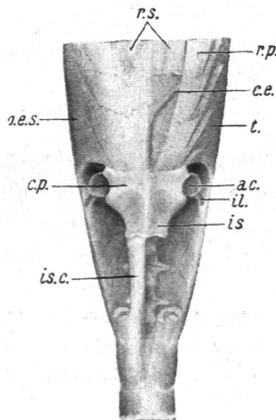


Abb. 12. *Salamandra maculosa*. Stammuskulatur der Beckenregion. Extremität mit gesamter Muskulatur entfernt. *M. rectus superf.* und *obliquus externus superf.*, sowie *ischio-caudalis* der linken Seite abgetragen.

wand eingebaut war und ein richtiger Obliquus fehlte. Von einem solchen Zustand wären dann auch die Verhältnisse bei den Gymnophionen, soweit an unserem Beispiel dargestellt, befriedigend herzuleiten.

Gehen wir nun anschließend, wie früher bei den Fischen, auf die Verhältnisse in der Beckenregion ein, so ist zunächst anzunehmen, daß der Schwanzmuskulatur durch die Ausbildung des Obliquusystems des Rumpfes ebenso für ihre lateralsten Portionen die vordere Anheftungsmöglichkeit genommen ist, wie in der Brustregion durch den Kiemendurchbruch der Gnathostomen den entsprechenden Zügen der Rumpfseitenmuskulatur. Dem Becken müßte sonach eine ähnliche Überbrückungsaufgabe zufallen, wie

der Schulterspanne bei den Fischen. Von diesem Gesichtspunkt wäre dann auch das Auftreten des geschlossenen Beckenringes verständlicher, als durch den Hinweis auf die angenommene höhere Beanspruchung durch die Arbeit der hinteren Extremität, welcher gar keine Verstärkung derselben gegenüber der Vorderextremität entspricht.

An unserem Beispiel, dem Salamander, finden wir bei völliger Entfernung der Hinterextremität mit ihren Muskeln (Abb. 12 u. 13), daß die Schwanzmuskulatur mit ihren ventralen Faserzügen an der Beckenplatte ansetzt, die von vorne her durch das Rectussystem gehalten wird, das eine gerade Fortsetzung dieser

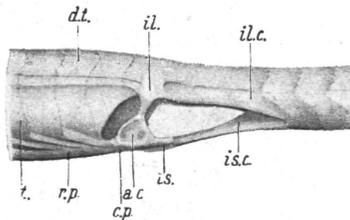


Abb. 13. *Salamandra maculosa* (wie Abb. 12, Seitenansicht).

Faserzüge darstellt. Die dorsalen Faserzüge der ventralen Schwanzmuskeln steigen gegen die Wirbelsäule hin an und heften sich in der Höhe der Sacralverbindung an das Becken (Abb. 13). zwischen beiden klafft ein dreieckiges Fenster, entsprechend der vorderen Ausdehnung des Obliquus, und die in diesen Raum fallenden Faserzüge der Schwanzmuskulatur sind, z. T. in Verbindung mit Muskeln des Oberschenkels, zu einem den Tetrapoden eigentümlichen Kombinationssystem geworden (*M. caudali-femoralis* und *caudali-pubo-ischio-femoralis*) (Abb. 14). Durch Anheftung an das Femur oder durch Verbindung mit dem vom Becken an das Knie ziehenden Muskel gewinnen diese Faserzüge eine indirekte Festigung durch das Becken. Dieses übernimmt damit also tatsächlich an der hinteren Rumpfgrenze eine ähnliche Aufgabe, wie wir sie an der vorderen für die Brustspanne feststellen konnten. Für das System des Obliquus und die Rumpfsseitenwand bedeutet die Einschaltung des Beckenringes ebensowohl eine Entlastung, wie für die Schwanzmuskulatur dadurch eine vordere feste Anlehnung gewonnen ist.

Auch zu der Mannigfaltigkeit der Beckenbildungen der Tetrapoden werden weitere funktionelle Analysen beizubringen sein, welche der hier vertretenen Auffassung über die primäre Bedeutung der Gürtelbildungen eine breitere Basis verschaffen. Es sei hier nur auf die oben erwähnten Fälle bipeder Formen hingewiesen, bei denen die mit einer Schwächung der ventralen Elemente verbundene Umbildung des Beckens nicht übereinstimmt mit der sicher erhöhten Belastung der Hinterextremität. Sie würde nach unserer Auffassung ihre Erklärung durch die in diesem Zusammenhang auftretende Reduktion der Schwanzregion finden, wobei für die Verhältnisse bei den mit starkem Schwanzskelett ausgestatteten *Ornithischia* vielleicht auf die bekannten exzessiven Seh-

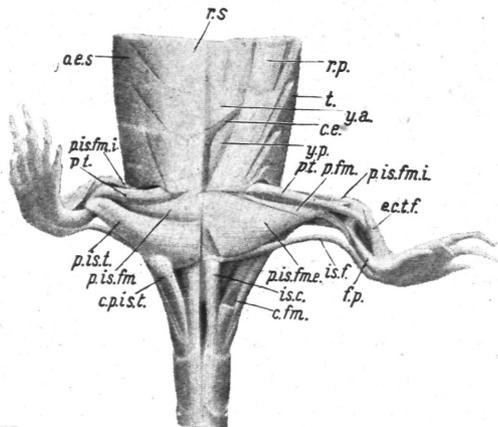


Abb. 14. *Salamandra maculosa*. Muskulatur der Beckenregion. *M. obl. extr. superf.*, *rect. superf.* u. *caudalipubo-ischio-tibialis* der linken Seite abgetragen.

nenbildungen (*Iguanodon*) hingewiesen werden kann. Im Sinne einer sehnigen Degeneration der Schwanzmuskulatur aufgefaßt, könnten sie sowohl ihr eigenes Auftreten, wie auch die Befreiung des Beckens von seiner Bindung an diese Muskeln erklären. Unabhängig davon ist aber als sicher anzunehmen, daß der frei über dem Boden getragene Schwanz dieser Formen keinesfalls mehr lokomotorisch wesentliche Schlägelbewegungen ausgeführt haben wird. Bei allen übrigen Typen, für welche eine Lösung der Symphyse des Beckens angegeben wurde, ist die Schwanzregion weitgehend verkümmert (*Talpa*, *Chiroptera*).

Die oben betonte Stabilität des Beckenbauplanes gegenüber den weitgehenden Umbildungen des Brustgürtels der Tetrapoden fügt sich mit beweisend in unsere Schlußfolgerungen ein. Durch den bei Landtieren erfolgten Einbau des Beckens in die Rumpfschwanzmuskulatur verliert das Becken seine Plastizität gegenüber den Beanspruchungen und Gestaltungsimpulsen seitens der freien Extremität und behält, wie erwähnt, seinen Grundaufbau trotz verschiedenster Funktion derselben bei. Dagegen zeigt es sich in allen jenen Fällen bildsam, bei welchen eine Reduktion der Schwanzregion eingetreten ist, wie bei den *Anura* und *Aves*, in geringerem Ausmaß bei den *Insectivora* und *Chiroptera*. In welcher Weise auch die *Ornithischia* in diesen Kreis gestellt werden können, wurde eben angedeutet.

Zu den oben bereits gestreiften Verhältnissen der Gürtel bei den Stegocephalen, die noch einer eingehenden Untersuchung bedürfen, wäre schon hier nachzutragen, daß die Schwäche der Extremität primitivster Vertreter uns zu der Vorstellung führen kann, daß diese Formen ihre kümmerlichen Beinchen vom Gürtel aus nach vorne streckten, um sie einzuhaken und dann mit Hilfe einer anzunehmenden sehr starken Abdominalportion des Pectoralis und mit einem ebenso starken Latissimus dorsi, den Körper über den Boden nachzuschleifen. Für diese Arbeitsleistung dürfen wir wohl eine besondere Stärke der erwähnten Muskeln annehmen, aber das bedeutet, da sie am Rumpf direkt angreifen, keine besondere Beanspruchung des Gürtels. Die Größe desselben ließe sich dann wirklich nur durch einen Einbau in die Rumpfmuskulatur erklären, der ein Fehlen des Obliquus entsprochen haben könnte. Die besondere Ausdehnung und Panzerung der ventralen Platten von Becken und Brustgürtel ist wohl als Schutz der Bauchdecke bei dem erwähnten Schleifen über den Boden aufzufassen. Das Verhalten des Beckens zur Schwanzmuskulatur ist aber so noch nicht befriedigend zu erklären. Hier mögen manche Fischzustände mit in den Tetrapodenbauplan anfänglich noch mit herübergenommen sein. Möglicherweise lag für beide Gürtel die Bedeutung nur in einer Festigung des Körperquerschnittes.

Durch die Herauslösung des Schultergürtels aus der Rumpfseitenmuskulatur geht nicht nur für diese die vordere Anheftungsmöglichkeit ihrer lateralen Faserzüge verloren, sondern auch für den ganzen Körper ein das Körperprofil verfestigender Rahmen.

Der Halbring, welcher von dem Spangenpaar der Haie gebildet wird, ist nicht nur durch die Kopf-Gürtelmuskeln gegen den Zug der Rumpfmuskeln von hinten her verfestigt, sondern auch in sich durch seine U-Form fest gegen die bei jeder Kontraktion des Rumpfmuskelmantels auftretenden transversalen Komponenten, welche den Körper von den Seiten her zusammendrücken suchen. Sobald nun die dorsale Anheftung des *Obliquus* nahe an die Wirbelfortsätze heranrückt, wird diese Komponente verstärkt, zugleich aber fällt der ihr bisher Widerstand leistende Skeletteil aus. Ähnliche Verhältnisse sind auch schon bei den *Teleostei* anzunehmen, da hier der Schultergürtel durch den Übergang von der primären auf die sekundäre Deckknochensymphyse gegen transversale Beanspruchung geschwächt wird. Wir erwähnten oben, daß die *Cleithra* hier in spitzem Winkel aufeinanderstoßen, also in der Querrichtung nicht starr miteinander verbunden sind.

In beiden Fällen tritt nun die Ausbildung von lang herabreichenden Rippen mit dieser Umbildung des Gürtels auf, welche die Sicherung des Körperquerschnittes übernehmen können. Diese Rippen fehlen allerdings den Amphibien. Doch fällt dies für *Anura* zusammen mit einer fast völligen Ausschaltung von Bewegungen der Wirbelsäule bei der Lokomotion, wodurch das ganze *Obliquus*-System keine lokomotorischen Kontraktionen mehr auszuführen hat und störende Kompressionen des Rumpfes somit nicht vorkommen. Hier ist ein Rippenkorb entbehrlich und die Rückbildung von *Stegocephalen*rippen wäre in diesem Zusammenhang verständlich. Bei den *Urodela* kann man dagegen recht ausgiebige Schlangelbewegungen beobachten. Hier sind die Nebenkomponenten durch die breit ausladenden Transversalfortsätze der Wirbel wohl weitgehend gemildert. Bei *Gymnophiona* sichert ein besonderes Fasziensystem den Querschnitt des Körpers (*Schnurbein* 1935).

Eine besondere Untersuchung wird der positiven funktionellen Bedeutung der Herauslösung des Schultergürtels aus der Rumpfmuskulatur zu widmen sein.

Mit diesen Hinweisen auf später noch genauer zu untersuchende Probleme sei die Studie abgeschlossen. Trotz ihres vorläufig noch geringen Beweismaterials für die neue Auffassung der funktionellen Bedeutung des Schultergürtels sei auf morpho-

logische Folgerungen hingewiesen, die sich bei weiterer Ausarbeitung ergeben können.

Wir haben durch unsere Betrachtung der Mannigfaltigkeit der Schultergürtelbildungen innerhalb der beiden Bautypen, insbesondere aber durch tieferes Eingehen auf zwei willkürlich herausgegriffene Beispiele, für die Fassung des bauplanmäßigen Gegensatzes den neuen Gesichtspunkt des Einbaues in die Rumpfmuskulatur gewonnen. Für den Bauplan der Fische ist demnach die gestaltliche Bindung des Gürtels an den Bau des Körpers, den Körperquerschnitt oder das Kopfprofil, aber vor allem an die Verhältnisse der Körpermuskulatur kennzeichnend. Die Beanspruchung durch die freie Extremität besitzt hier nur sekundäre Bedeutung. Für den Bauplan der Tetrapoden wird dagegen durch die Herauslösung des Gürtels aus der Rumpfmuskulatur der gestaltsbestimmende Einfluß seitens der freien Extremität in erste Linie gerückt. Dieser führt zu einer völligen Umgestaltung und in letzter Linie zu einem Aufgeben der Gürtelform bei gewissen Säugern, trotz schwerster Belastung durch das frei zu tragende oder nach einem Sprung aufzufangende, hohe Körpergewicht. Es ist in dieser Entwicklung ein wichtiger Widerspruch gegen die Grundauffassung enthalten, daß der Schultergürtel eben seine Gürtelform der funktionellen Bedeutung und erhöhten Beanspruchung der daran ansetzenden Extremität verdanke.

Als kleine Einzelheit in diesem ganzen Fragenkomplex sei nochmals die gefestigte und gestaltsbestimmende Lage des Schultergelenkes am Gürtel bei den Tetrapoden im Gegensatz zu der unbestimmten Lage und dem völlig fehlenden Einfluß derselben beim Fischtypus hervorgehoben. Auch darin spricht es sich aus; daß erst bei den Tetrapoden Gürtel und freie Extremität jene morphologische und funktionelle Einheit bilden, als welche wir sie, bestimmt durch die Verhältnisse an unserem eigenen Körper und dem der uns nächststehenden Tiere, von allem Anfang an ansehen möchten. So mag also manche bisher übersehene Einzelheit noch durch diese geänderte Auffassung in ein neues Licht gerückt werden.

Vor allem erklärt sich nun restlos, warum der Schultergürtel der Fische in seiner Lage immer an die hintere Umrahmung des Kiemendurchbruches gebunden ist und niemals Verschiebungen erleidet, wie wir sie für das Becken der Knochenfische kennen.

Es erklärt sich daraus aber auch der Gestaltsgegensatz zwischen Schultergürtel und Becken bei Fischen einerseits und bei Tetrapoden andererseits.

Es erklären sich ferner gewisse Baudifferenzen zwischen Vorder- und Hinterflosse. Ist nämlich der Gürtel nicht als Träger der Flosse von Anfang mit dieser in Verbindung, sondern als Stützbildung für die Rumpfsseitenmuskulatur entstanden, der sich, wenn einmal vorhanden, der vorderen Flosse als günstiger Anheftungspunkt anbietet, so kann sich daraus für diese eine Tendenz zur Umgestaltung im Sinne einer Verschmälerung ihrer Basis ergeben. Wenn wir also bisher nur für die Beckenflosse einen eurybasischen Bautypus kennen gelernt haben und nur für die Vorderflosse den stenobasischen, wie er dem Archipterygium entspricht, so kann dies mit den verschiedenen Anhebungsbedingungen in Zusammenhang gebracht werden, welche die beiden Flossen am Körper antreffen. Es kann dann aber auch die Kombination beider Flossentypen an einem Tier, das Archipterygium als Vorderflosse, das Cladopterygium als Hinterflosse, als primitiver Zustand ohne Schwierigkeit angenommen werden. Für die Vorderflosse ergäbe sich ferner aus einer Anheftung nur an der vorderen Ecke an eine bereits vorhandene Spange die Tendenz zur Herauslösung der hinteren Flossenecke aus der Rumpfwand und zu besonderer Ausgestaltung derselben durch zweizeilige Anordnung von Radien, also zum Übergang in den Bauplan des Archipterygiums.

Für die Deutung der gesamten Extremität könnte sich durch weiteren Ausbau des Standpunktes die Schwierigkeit auflösen, daß die Muskulatur der Wirbeltierflosse plurisegmental ist, der Gürtel dagegen durch seine Gestalt und Übereinstimmung mit den Bogen des Visceralsystems als einem Segment angehörig imponiert. Er könnte als körpereigene Bildung einem besonderen Bildungsgesetz unterliegen, während die freie Flosse unabhängig davon ihren eigenen Gestaltungsweg genommen hätte.

Es wäre sonach möglich, die Gürtelspange als ein seriales Homologon einer Branchialspange im Sinne der Archipterygiumtheorie zu deuten, wobei allerdings der Lage zu den Gefäßen nach nur ein Ectobranchiale befriedigend zum Vergleich herangezogen werden könnte. Trotzdem aber käme für die Gestaltung der freien Extremität die Seitenfaltentheorie in Betracht und würde manche

Schwierigkeit der Auflösung näher bringen. Eine solche Seitenfalte müßte am Rande des Kiemendurchbruches ebenso ihr Ende, wie ihr Skelett an der dort vorhandenen Spange einen Anheftungspunkt finden.

Von diesem Standpunkte aus sind wir dann auch in der Beurteilung des Beckens freier, als im Rahmen der Archipterygiumtheorie. Wir brauchen keine Wanderung desselben aus der Branchialregion anzunehmen, da es keinem dorthingehörigen Bogen entspricht, sondern auf die Flossenbasis allein zurückgeführt werden kann. Es wäre sonach an seinem Platz autochthon. Es wäre verfrüht, alle diese Möglichkeiten spekulativ schon weiterzuführen. Eines scheint sich aber aus dieser Studie mit Sicherheit zu ergeben, daß nämlich dem großen Kiemendurchbruch im Bautypus der Gnathostomen noch nicht jene Beachtung geschenkt worden ist, welche er in Bezug auf seine Bedeutung für die Ausgestaltung der Rumpfmuskulatur und der mit ihr in funktioneller Beziehung stehenden Skeletteile verdient.

Die hier durchgeführte Analyse hat uns aber nicht nur einen neuen Gesichtspunkt für die Beurteilung eines einzelnen Bauunterschiedes eingetragen, sondern durch die Klarstellung der funktionellen Abhängigkeiten der Gürtelbildungen uns auch deren grundsätzlich verschiedenen Sinn erkennen lassen. In scharfer gegenseitiger Abgrenzung treten uns Fisch und Vierfüßer als die beiden großen Gestaltungsbereiche der Wirbeltiere entgegen. Ihre Sonderung ist bisher nicht nur bei den Versuchen einer morphologischen Auflösung des Problemes „Schultergürtel“ zu wenig beachtet worden. Hat man doch, nicht etwa auf Grund der Übereinstimmung in einem wesentlichen Bauteil des ausgebildeten Tierkörpers, sondern nur nach dem Fehlen eines hinfalligen embryonalen Anhangsgebildes die Grenze zu verschieben und die Amphibien mit den Fischen als Anamnia zusammenzuziehen versucht.

Wenn uns aber diese Analyse auch den Kern des Gegensatzes schärfer als bisher zu fassen erlaubt, so zerreißt sie doch damit nicht die Gesamtmanigfaltigkeit. Im Gegenteil, durch die nachgewiesenen Zusammenhänge mit Funktionsunterschieden, welche uns die Vielgestaltigkeit als notwendig erkennen lassen, schließen sich die Formen wieder enger zusammen. Fische und Vierfüßer stehen sich nach dieser Klarstellung des Gegensatzes nicht fremder gegenüber als früher. Vielmehr erweisen sie sich als zusammen-

gehörige Gestaltungsmöglichkeiten, welche sich beide aus demselben übergeordneten Bauplan in Übereinstimmung mit verschiedenen an sie herantretenden Lebenserfordernissen herausgebildet haben.

Nach dieser Klärung der Triebkräfte der Vermannigfaltigung des Wirbeltiertypus bedürfen wir zum Zusammenschluß desselben nicht mehr einer phylogenetischen Zwischenform, welche Fisch- und Tetrapodenmerkmale in sich vereinigt, wenn sie auch in gewissem Sinne durch die Stegocephalen als möglich legitimiert ist. Denn die Plastizität der lebendigen Gestaltung erweist sich nach dieser Analyse als stark genug, um bei Auftreten neuer, nach dieser Untersuchung klarer erfassbarer Ansprüche auch die diesen angemessenen neuen Gestalten aus der alten Mannigfaltigkeit hervortreten zu lassen.

So vollzieht sich vor dem Auge des Morphologen der Übergang vom Wasser- zum Landtier nicht als ein großer Sprung über eine auch weiterhin trennende Grenze, sondern als eine Bereicherung der Mannigfaltigkeit des Stammes im Zusammenhang mit der Eroberung sich immer erweiternder Lebensräume, an die sich dann die Heraussonderung schärferer Gegensätze schließt, wohl auch verbunden mit dem Auslöschen unbestimmter Gestalten. Damit erscheint uns aber die Phylogenie nicht als das kontinuierliche Vorgetrieben-Werden von Stufe zu Stufe auf Grund zufälliger und sprunghafter Gestaltsänderungen, sondern als das Ergebnis der unerschöpflichen Gestaltungskraft des Lebens, das in ständig wiederholtem Drängen immer neue Vielgestaltigkeit aus dem seit Jahrmillionen unvermindert fruchtbaren Schoße hervorquellen läßt,

„als wollte das Meer noch ein Meer gebären“.

Literatur.

Die letzte zusammenfassende Darstellung des ganzen hier behandelten Problemgebietes findet sich in Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Berlin u. Wien 1938. Dort auch zu allen Kapiteln reiche Angaben der einschlägigen Werke. Im besonderen sind außerdem zu nennen:

- Francis, E. (1934): The Anatomy of the Salamander, Oxford. — Fürbringer, M. (1873): Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. (Jenaische Zt. Bd. 7, S. 237—320, Taf. XIV—XVIII). — Maurer, F. (1892): Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur

bei den urodelen Amphibien usw. (Morph. Jb. XVIII, S. 76—179, Taf. IV—VI). — (1913): Die ventrale Rumpfmuskulatur der Fische (Selachier, Ganoiden, Teleostier, Crossopterygier, Dipnoer). (Jenaische Zt. 49, S. 1—118, Taf. I bis VIII). — Pychlau, W. (1908): Untersuchungen an den Brustflossen einiger Teleostier. (Jenaische Zt. 43, S. 692—728, Taf. XXV—XXVII). — Schnurbein, A. Fr. v. (1935): Der Bewegungsapparat von Hypogeophis. (Morph. Jb. 75, S. 315—330). — Vetter, B. (1874): Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- u. Kiefernuskulatur der Fische, I. Teil. (Jenaische Zeitschrift Bd. 8). — (1878): Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- u. Kiefernuskulatur der Fische, II. Teil. (Jenaische Zeitschrift Bd. 12). — Wiedersheim, R. (1879): Die Anatomie der Gymnophionen. Jená.

Erklärung der Abkürzungen in den Abbildungshinweisen.

| | | | |
|--------------|---|-----------------|-----------------------------------|
| abd. | M. abductor pterygii | h. a. | M. humero-antebrachialis |
| abtr. | „ Abtrennungsstelle des Latero-scapularis | i. hy. | „ interhyoideus |
| a. c. | „ anconaeus coracoideus | i. hy. p. | „ interhyoideus posterior |
| add. | „ adduktor pterygii | il. c. | „ ileo-caudalis |
| add. m. | „ adduktor mandibulae | i. m. | „ intermandibularis |
| a. h. | „ anconaeus humeralis | is. c. | „ ischio-caudalis |
| a. s. | „ anconaeus scapularis | is. f. | „ ischio-flexorius |
| c. a. c. | „ coraco-arcualis communis | l. s. e. | „ lateroscapularis externus |
| c. b. l. | „ coraco-brachialis longus | o. | „ opercularis (levator scapulae) |
| c. fm. | „ caudali-femoralis | o. d. | „ obliquus dorsalis |
| ce. hy. | „ cerato-hyoideus | o. e. p. | „ obliquus externus profundus |
| c. hy. | „ coraco-hyoideus | o. e. s. | „ obliquus externus superficialis |
| c. m. | „ coraco-mandibularis | o. v. | „ obliquus ventralis |
| c. p. is. t. | „ caudali-pubo-ischio-tibialis | p. | „ pectoralis |
| c. s. v. | „ constrictor superficialis ventralis | pe. | „ petrohyoideus |
| d. h. | „ dorso-humeralis | p. fm. | „ pubo-femoralis |
| d. l. | „ dorso-lateralis | p. h. | „ procoraco-humeralis |
| d. m. | „ depressor mandibulae | p. is. fm. (e.) | „ pubo-ischio-femoralis externus |
| d. s. | „ dorsalis scapulae | p. is. fm. i. | „ pubo-ischio-femoralis internus |
| d. t. | „ dorsalis trunci | p. is. t. | „ pubo-ischio-tibialis |
| e. c. t. f. | „ extensor cruris et tarsi fibularis | pr. | „ praeorbitalis |
| e. d. c. | „ extensor digitorum communis | p. s. | „ pectori-scapularis |
| f. a. c. r. | „ flexor antebrachii et carpi radialis | p. t. | „ pubo-tibialis |
| f. a. c. u. | „ flexor antebrachii et carpi ulnaris | r. | „ rectus |
| fl. | „ flexor capitis et colli | r. p. | „ rectus abdominis profundus |
| f. p. | „ flexor primordialis communis | r. s. | „ rectus abdominis superficialis |
| | | s. | „ serratus |

| | | | |
|------------|-------------------------|--------|------------------------|
| g. gl. | M. genioglossus | s. c. | M. supracoracoideus |
| g. hy. | „ geniohyoideus | s. hy. | „ subhyoideus |
| s. r. l. | „ subarcualis rectus 1 | v. i. | „ ventrale Schwanzmus- |
| s. sc. | „ subscapularis | | kulatur |
| t. | „ transversus | y. a. | „ ypsiloides anterior |
| tr. | „ trapezius | y. p. | „ ypsiloides posterior |
| a. | Kiemenbogen | il. | Ileum |
| ac. | Acetabulum | is. | Ischium |
| c. c. | Cartilago coracoidea | p. c. | Pars coracoidea |
| c. c. hy. | Cartilago ceratohyalis | p. il. | Pars iliaca |
| c. e. | Cartilago epipubis | prp. | Propterygium |
| c. hy. I. | Cartilago hypobranchia- | p. sc. | Pars scapularis |
| | lis I. | s. p. | Sehnenplatte |
| c. hy. II. | Cartilago hypobranchia- | st. | Sternum |
| | lis II. | at. | Atrium |
| co. 2 | 2. Rippe | co. | Herz |
| c. p. | Cartilago pubis | oe. | Oesophagus |
| c. pc. | Cartilago procoracoidea | ve. | Ventrikel |

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1948

Band/Volume: [01](#)

Autor(en)/Author(s): Marinelli Wilhelm

Artikel/Article: [Der Schultergürtel der Wirbeltiere. Funktionsanalytische Studie. 129-164](#)