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

die weitere Frage führen, weshalb die Natur, auf dem Wege durch Vererbung und Anpassung, das richtige Mengenverhältniss zwischen männlicher und weiblicher Kernsubstanz so schlecht getroffen hat und fortdauernd so schlecht trifft, dass sie von der letztern jedesmal wieder einen großen Teil fortwerfen muss. Ich gestehe deshalb, dass ich die aussprechendste Auffassung der Richtungskörperbildung bis jetzt in der Theorie Whitman's (27) finden möchte, nach welcher der Prozess ein phylogenetisches Ueberbleibsel einer ungeschlechtlichen, parthenogenetischen Fortpflanzung durch bloße Zellteilung darstellen würde.

In einer Hinsicht ist der Vorgang noch besonderer Aufmerksamkeit wert: eine Hinsicht, zu der sein Name in Beziehung bleiben kann, obwol man ja längst weiß, dass die Richtungskörper nicht, wie Fritz Müller früher dachte, einen bestimmten richtenden Einfluss auf die Furchung üben. Dafür wissen wir, wenn auch bisher nur für einzelne Objekte [1]), dass die Richtungskörper an einem bestimmten Pol des Eikörpers austreten, und sie können also als Anhaltspunkte für eine präformirte axiale Orientirung im Ei dienen, auch wo sonstige sichtbare Zeichen davon und von sonstigem Bau bisher noch nicht zu finden sind. Aber auch nach solchen wird jetzt weiter zu forschen sein; die erstbesprochenen Befunde über Strukturen des Eies, so unvermittelt sie auch noch sind, geben dazu den Mut.

(Schluss folgt.)

Die Stammesentwicklung der Vögel.

Von Dr. R. Wiedersheim.

Professor in Freiburg i. B.

Als ich im Spätjahr 1881 in diesen Blättern meinen Aufsatz über paläontologische Funde in Nordamerika veröffentlichte, glaubte ich eine weitere Reihe von ähnlichen Abhandlungen in baldige Aussicht stellen zu können. Leider wurde ich durch andere Arbeiten bis heute an der Ausführung dieses meines Planes verhindert. Hatte ich in meinem ersten Aufsatz die tertiären Urformen der amerikanischen Huftiere, Rüsselträger und Dickhäuter sowie die Dinosaurier zum Vorwurf meiner Betrachtungen gewählt, so möchte ich diesesmal die Vorfahren der heutigen Vögel besprechen. Dabei werde ich mich übrigens nicht allein auf die von Prof. Marsh beschriebenen Zahnvögel

---

Tinction zeigt (Arch. f. mikr. Anat. 1880, Bd. 18, S. 240), in einem sehr verdichteten Zustand, während im Eizellenkern die chromatinhaltigen Stränge recht lose verteilt sind.

1) Z. B. *Anodonta*, wo die Richtungskörper konstant als Antipoden des Haftpoles austreten, mit dem der Eikörper an der Membran sitzt (Mikropylenstelle). (8, Taf. II.)

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

Nordamerikas beschränken, sondern werde auch die einschlagenden europäischen Funde in den Kreis meiner Betrachtungen zu ziehen haben.

Zunächst wird die Frage zu erörtern sein, wie wir uns, auf Grundlage der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte die Vorfahren der heutigen Vögel vorzustellen und wo wir sie in der langen geologischen Entwicklungsreihe der Wirbeltiere zu erwarten haben?

Die Antwort hierauf muss, der Fragestellung entsprechend, eine doppelte sein. In unserer Vorstellung lässt sich der Begriff eines gewöhnlichen Vogels nicht trennen: 1) von der zum Flugorgan, zum Flügel umgebildeten Vorderextremität 2) von dem Federkleid und 3) von lufthohlen (pneumatischen) Knochen, lauter Punkte, welche dem Vogel eine scharf charakterisirte Stellung in der Tierreihe anweisen. Eine direkte Verwandtschaft mit andern Tiergruppen scheint nicht zu bestehen, nach oben wie nach unten finden wir eine große Kluft, deren Ausfüllung auf den ersten Blick fast unmöglich erscheint.

Nun weisen aber bestimmte morphologische Tatsachen auf genetische Beziehungen zu andern amnioten Tiergruppen und zwar zu den Reptilien hin.

Hier sind es wieder vor allem die Saurier, die in ihrem Skelet, wie namentlich im Schädelbau, sowie in der ersten Anlage der Wirbelsäule und des Beckens eine prinzipielle Uebereinstimmung mit den entsprechenden Organen der Vögel zeigen. Auf diese Punkte habe ich schon in meinem ersten Aufsatz bei Besprechung der Dinosaurier wiederholt hingewiesen und auch anderwärts[1]) habe ich dieses auf breiterer Basis noch weiter ausgeführt. Gleichwol aber will ich hier noch einmal darauf zurückkommen und auch noch andere Punkte zum Vergleich herbeiziehen.

Um mit der Schwanzwirbelsäule zu beginnen, so ist sie bei den heutigen Vögeln in der Regel sehr kurz und ihr rudimentärer Charakter spricht sich auch darin aus, dass die letzten Wirbel zu einer sagittal stehenden und manchmal auch seitlich sich ausdehnenden Platte, welche die Steuerfedern trägt, zusammenfließen; ferner sind sämtliche Wirbelcharaktere bis auf minimale Spuren der Quer- und Dornfortsätze verwischt. Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur gewisse straußenartige Vögel (Ratiten), indem bei ihnen die einzelnen Wirbel bis zur Schwanzspitze hinaus abgegliedert bleiben. Im Gegensatz dazu sind die Saurier — man denke z. B. an die Eidechse — durch einen langen, wirbelreichen Schwanz charakterisirt, und es ist von hohem Interesse, dass auch die Entwicklungsgeschichte mancher Vögel, wie z. B. des Wellenpapageis darauf hinweist, dass der Schwanz der heutigen Vögel ursprünglich in größerer Länge angelegt wird,

---

1) Vgl. R. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1882/83.

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

und dass dementsprechend auch das Rückenmark früher weiter nach hinten reicht, als dies später der Fall ist (M. Braun). Die Folgerungen daraus sind leicht zu ziehen, wenn auch jene Entwicklungsstadien noch weit entfernt bleiben von dem langen Schwanz der Lacertilier. Es wird sich also fragen, ob hier die Paläontologie ergänzend eingreift. Die Antwort darauf soll später folgen.

Nicht minder groß ist der Unterschied zwischen dem Skelet der Vorderextremität eines Vogels und derjenigen der Saurier. Dort die außerordentliche Entwicklung des Ober- und Unterarmes, gepaart mit einem sehr rudimentären Charakter des Handskelets, welches bei Casuar und Apteryx sogar bis auf einen einzigen Finger zurückgeht, hier dagegen eine wol entwickelte Hand mit zahlreichen Carpalknochen und mit fünf bekrallten Fingern. Lässt sich nun die so stark modifizirte Vogelextremität auf den Sauriertypus zurückführen? Das erscheint hinsichtlich der mächtigen Entfaltung des Ober- und Unterarmes als keine schwierige Aufgabe, denn es kann sich dabei nur um eine Anpassungserscheinung an das Flugvermögen handeln. Andere ähnliche Beispiele finden sich in Menge und ich will nur an die Hinterextremitäten der schwanzlosen Amphibien, an die Umbildung der Vorderextremität bei grabenden und schwimmenden, sowie endlich an die Verlängerung der Fingerglieder bei flatternden Tieren (Fledermäuse, *Rhamphorhynchus*, *Pterodactylus*) erinnern.

Was die Krallen an den Endphalangen der Hand anbelangt, so fehlen sie allerdings der größten Mehrzahl der heutigen Vögel, allein ausnahmsweise, wie z. B. bei *Apteryx*, *Megapodius*, *Rhea* und *Struthio* kommen sie doch noch vor und weisen so auf eine Zeit zurück, wo die vordere Extremität als Geh- oder vielleicht als Aufhängeorgan (man denke an Fledermäuse) gedient haben muss. Von weit größerm Belang für die Beantwortung der oben aufgeworfenen Frage sind die Resultate entwicklungsgeschichtlicher Studien, welche wir vor allem Gegenbaur verdanken. Im Handwurzelskelet des Vogelembryos finden sich nämlich fünf diskrete Knochen, zwei in der ersten und drei in der zweiten Reihe. Erstere, welche einem Radiale und Ulnare entsprechen, erhalten sich das ganze Leben, letztere dagegen fließen mit den drei Basen der Mittelhandknochen zu einer Masse zusammen. Die drei im Embryo noch getrennten Mittelhandknochen gehen im erwachsenen Tier eine Verschmelzung untereinander ein. Am proximalen Ende sind alle drei, am distalen dagegen nur der zweite und dritte mit einander verschmolzen. Die Zahl der Fingerglieder ist eine sehr beschränkte, indem schon im Fötus am ersten und dritten Finger je nur eine, am zweiten nur zwei zur Anlage kommen und auch später in derselben Zahl persistiren.

Sehr zu beachten ist, dass diese schon in der Embryonalzeit zu beobachtende, starke Reduktion des Handwurzelskelets der Vögel nicht unvermittelt auftritt, sondern dass sie schon in der Reihe der

Reptilien, nämlich bei Krokodiliern vorbereitet wird. Auch hier schon spielt das Radiale und Ulnare die Hauptrolle und ebenso erfahren hier die ulnaren Strahlen den radialen gegenüber einen so bedeutenden Rückgang, dass uns der gänzliche Ausfall derselben in der Vogelhand nicht unerwartet kommen kann.

Von demselben Gesichtspunkt aus ist die schon bei Reptilien zur Geltung kommende und bei den Vögeln ihr Maximum erreichende Reduktion der Fußwurzelknochen zu beurteilen.

Beim Vogelembryo besteht der Tarsus nur noch aus zwei Knorpelscheiben, einer proximalen und einer distalen. Jene, welche einer proximalen Tarsalreihe entspricht, verwächst später mit dem distalen Ende der Tibia, diese, eine distale Tarsalreihe darstellend, mit den Basen der Mittelfußknochen zu einer Masse, so dass also der Fuß des erwachsenen Vogels gar keine diskreten Tarsalelemente mehr besitzt. Was die Mittelfußknochen betrifft, so sind der Anlage nach fünf vorhanden, bald jedoch schwindet der fünfte wieder, worauf drei der übrigen (d. h. zwei bis vier) zu einer einzigen Knochenmasse („Laufknochen") zusammenfließen. Der Mittelfußknochen der ersten Zehe bleibt bis zu einem gewissen Grade selbständig und bildet einen kleinen Anhang des Laufknochens. Eine Anzahl von Furchen, oder auch Spalten, mit dazwischen liegenden Prominenzen an beiden Enden des Laufknochens deuten noch auf die frühere Trennung hin. Die Zahl der Zehen geht auf vier, drei oder gar, wie bei Straußen, auf zwei zurück, diejenige der Phalangen von der ersten bis zur vierten Zehe beträgt zwei bis fünf.

Von der allergrößten Bedeutung für die richtige Beurteilung dieser Verhältnisse ist der Dinosaurierfuß, insofern er in den verschiedenen Ordnungen dieses Geschlechts die einzelnen Embryonalstadien des Vogelfußes geradezu repetirt.

So hätten wir also in den Formverhältnissen des Skelets erwachsener und embryonaler Vögel eine Anzahl wichtiger Anhaltspunkte kennen gelernt für die Ableitung des gesamten Vogelstammes von einer reptilienartigen Urform. Wie steht es nun in dieser Beziehung mit den andern Organsystemen?

Ganz abgesehen von zahlreichen Uebereinstimmungen verschiedener Muskeln und Muskelgruppen, wie z. B. im Bereich des Visceralskelets und des Bauches, sind es vor allem die Sinnesorgane sowie das Gehirn, welche unsere vollste Beachtung verdienen.

Wie bei Sauriern, so unterscheidet man auch bei Vögeln im Geruchsorgan eine tiefer liegende, von Pflasterepithel ausgekleidete Vorhöhle und eine eigentliche, höher gelegene Riechhöhle. Weiterhin findet sich hier wie dort eine äußere Nasendrüse, sowie nur eine einzige echte Muschel („mittlere Muschel" der Autoren), unter welcher der dicke Thränennasengang ausmündet.

Das häutige Gehörorgan schließt sich unmittelbar an dasjenige

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

der Krokodilier an und dies gilt in erster Linie für die bereits sehr selbständig gewordene Schnecke. In histologischer Beziehung zeigt sie, nach den Untersuchungen C. Hasse's, noch einen sehr einfachen Bau, insofern das der Membrana basilaris aufsitzende Epithel von demjenigen einer Macula oder Crista acustica prinzipiell nicht abweicht[1]).

Eine weitere Uebereinstimmung findet sich im Sehorgan. Vögel wie Reptilien besitzen einen in die Sclera eingesprengten Knochenring und dieser findet sich auch bei fossilen Amphibien und Reptilien. Ferner sind verschiedene, den Bulbus oculi und die Lider bewegende Muskeln für das Vogel- wie für das Reptilienauge in gleicher Weise charakteristisch und dies gilt auch für den sogenannten „Kamm" (Pecten), sowie für den Hautknochen oder Knorpel im obern Augenlid. Endlich wird bei allen Sauropsiden die Thränendrüse vom zweiten Ast des N. trigeminus versorgt, und was die Retina betrifft, so weist sie durch das Vorschlagen der Zapfen den Stäbchen gegenüber sowie durch den Besitz bunt gefärbter Oeltropfen ebenfalls auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Vögeln und Reptilien hin. Letztere lassen sich auch aus der Doppelnatur des Halssympathicus und aus der prinzipiellen Uebereinstimmung der Cerebral- und Spinalnerven erschließen.

Von ganz besonderm Interesse ist ein Vergleich des Gehirnes, allein ich werde erst später, nach Kenntnissnahme des paläontologischen Materials näher darauf eingehen können.

Zum Tractus intestinalis übergehend stoßen wir auf weitere wichtige Vergleichungspunkte. So lassen sich die Mundhöhlendrüsen der Vögel ohne Schwierigkeiten von denjenigen der Reptilien ableiten und dies gilt in derselben Weise für die Zunge und die topographischen Verhältnisse der Glandula thyreoidea und thymus. (In letzterer Beziehung sind namentlich junge Krokodile und neugeborne Seeschildkröten zum Vergleiche herbeizuziehen).

Eine bei gewissen Cheloniern vorkommende Auskleidung der Speiseröhre mit Hornpapillen ist auch bei Vögeln (*Diomedea exulans*) beobachtet worden, und was den Magen betrifft, so findet sich schon bei Krokodiliern auf der ventralen und dorsalen Fläche jene aponeurotische Scheibe, wie sie, allerdings unter viel stärkerer Entwicklung, den Muskelmagen der Vögel charakterisirt. Auch eine Art von Nebenmagen kommt, ähnlich wie bei Sumpf- und Wasservögeln, schon in der Pars pylorica der Krokodilier vor. Eine weitere Uebereinstimmung liegt in der großen Zahl der außerordentlich engen, auf einen förmlichen Klumpen zusammen geschobenen und größtenteils rechterseits und dorsalwärts gelagerten Schlingen des Mitteldarmes.

---

1) Es wäre vom allergrößten Interesse, das Gehörorgan der straußenartigen Vögel in histologischer Beziehung mit demjenigen der Singvögel zu vergleichen.

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

Dies schließt natürlich nicht aus, dass die Organisation der Vögel nach manchen andern Punkten hin eine ganz besondere, in Anpassung an die verschiedenen Lebensbedingungen erworbene Entwicklungsrichtung einschlägt. Dies gilt z. B. für den Kropf, den Vormagen, die Blinddärme, die Bursa Fabricii und ganz besonders für das eigentliche Stimmorgan, den sogenannten untern Kehlkopf. Letzterer z. B. ist in der Reihe der Reptilien nicht einmal spurweise angedeutet und es ist bis jetzt unmöglich, über sein erstes Auftreten irgend etwas Sicheres auszusagen.

Schließlich will ich nur noch erwähnen, dass neben zahlreichen Uebereinstimmungen im Gefäßsystem, wie z. B. im Bau des Herzens, insbesondere das Urogenitalsystem Beachtung verdient.

Wenn irgend wo in einem Organsystem, so tritt uns hier die Zusammengehörigkeit der Reptilien und Vögel aufs klarste vor Augen.

Weder hier noch dort kommt es zur Anlage einer Vorniere, dagegen tritt ein neues Harnsystem auf, das man als bleibende Niere („Metanephros" Balfour) und als Ureter bezeichnet. Dieses Harnsystem dient als Ersatz für die zum größten Teil schwindende Urniere, welche letztere aus dem exkretorischen Apparat gänzlich ausscheidet.

Auch der Geschlechtsapparat sowie die Kloake ist nach demselben gemeinschaftlichen Grundplan angelegt, doch würde es zu weit führen, hierauf näher einzugehen.

So zeigt sich also an der Hand einer großen, fast auf sämtliche Organsysteme sich beziehenden Reihe von Tatsachen, wie enge die verwandtschaftlichen Beziehungen sind, welche zwischen den Reptilien und Vögeln existiren und wie richtig deshalb Huxley beide Gruppen unter dem Namen der Sauropsiden mit einander vereinigt. Wenn nun aber auch durch das vorliegende, auf morphologischer Grundlage gewonnene Material, die Annahme jenes Zusammenhanges zur unabweisbaren Notwendigkeit geworden ist, so ist man doch immerhin berechtigt, noch einen direkten greifbaren Beweis dafür zu fordern, und zwar in Gestalt paläontologischer Zwischenformen, welche in frühern Erdperioden einmal existirt haben müssen.

Ich trete nun hiermit diesen Beweis an und will zunächst mit der Geschichte jener Funde beginnen.

Der Archaeopteryx.

Bis zum Jahre 1861 waren unterhalb des Tertiärs und der obern Kreide keine Vogelspuren bekannt geworden und so vertraten sämtliche Biologen die Ansicht, dass der Vogelstamm relativ jungen Ursprunges sei. Es war kurz nach dem Erscheinen von Darwin's Werk, also zur Zeit des erbittersten Kampfes um die Berechtigung oder Nichtberechtigung seiner Lehre, als Herman von Meyer in dem Bronn-Leonhardt'schen Jahrbuch eine Vogelfeder beshrieb, welche in den Steinbrüchen zu Solnhofen in Bayern gefunden worden war.

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

Mit dieser Entdeckung, welcher anfangs mit großem Misstrauen begegnet wurde, war das Alter des Vogelgeschlechtes mit einem mal um eine ungezählte Reihe von Jahrtausenden d. h. bis in die Schichten des obern Jura zurückgerückt. Dass es sich dabei um keine Täuschung handeln konnte, bewies ein zweiter an demselben Orte gemachter Fund, welcher die hintere Körperhälfte eines Vogels darstellte. Das Becken, die hintern Extremitäten sowie der lange, aus einer großen Zahl von Wirbeln bestehende, saurierartige Schwanz waren vortrefflich erhalten. Von den übrigen Skeletteilen fanden sich nur einzelne zerstreute und schwer zu bestimmende Knochen, sowie die in Unordnung gekommenen Flügelfedern.

Dieser Fund blieb unserm Vaterlande leider nicht erhalten, sondern wanderte um die Summe von 14 000 Mark in das britische Museum zu London, wo er von R. Owen in den Philos. Transactions vortrefflich beschrieben und abgebildet wurde. An Stelle des von H. von Meyer stammenden Namens *Archaeopteryx lithographica* trat die auf die Länge des Schwanzes bezügliche Bezeichnung *Archaeopteryx macrura.*

Dies geschah im Jahr 1863 und es verging lange Zeit, bis man in Solnhofen auf neue Spuren des Vogels stieß. Erst im Jahre 1876 glückte es dem Sohn des ersten Finders, Dr. Haeberlein, ein zweites Exemplar zu entdecken, und es konnte nicht fehlen, dass von vielen Seiten Anstrengungen gemacht wurden, das seltene Stück zu erwerben. Es waren vor Allem die Herren Volger, Zittel und Vogt, welche sich in dieser Richtung bemühten, allein umsonst; niemand wollte die anfangs auf 36 000, später auf 26 000 Mark festgesetzte Summe bezahlen[1]). Da die bayerische Kammer den Ankauf ablehnte, und auch von Berlin aus keine weitern Schritte geschahen, so trat der bisherige Besitzer mit der englischen Regierung in Unterhandlung und es wurde immer wahrscheinlicher, dass auch das zweite Exemplar des Archaeopteryx unserm Vaterlande verloren gehen würde. Da erbot sich Dr. Werner Siemens in Berlin, den Fund für 20 000 Mark anzukaufen und stellte denselben der preußischen Regierung gegen Rückerstattung des von ihm bezahlten Kaufpreises zur Verfügung. Darauf wurde denn auch eingegangen und so war der Archaeopteryx für Deutschland gerettet und bildet nun eine Zierde des Berliner Museums.

Im Herbste des Jahres 1881 hatte ich Gelegenheit, unter der liebenswürdigen Führung von Prof. Dames das Prachtstück selbst in Augenschein zu nehmen.

Prof. Dames ist seit jener Zeit damit beschäftigt gewesen, die

---

1) Es handelte sich übrigens dabei nicht allein um den Archaeopteryx, sondern auch noch um eine Sammlung anderer Fossilien, welche bis dahin im Besitze Herrn Häberleins war.

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

Reste bis ins einzelnste aus der umgebenden Steinmasse herauszuarbeiten und da er jetzt damit zu Ende gekommen ist, so steht, wie ich aus einer brieflichen Mitteilung ersehe, eine ausführliche, von Abbildungen begleitete Beschreibung nahe bevor.

Einen kurzen Ueberblick über die von ihm gewonnenen Resultate gab Prof. Dames auf der diesen Herbst in Stuttgart abgehaltenen Geologenversammlung. Zu meinem Bedauern war ich nicht selbst anwesend und so bin ich Prof. Dames um so dankbarer, als er die Güte hatte, mir in einer brieflichen Notiz den Inhalt seines damaligen Vortrages kurz zu skizziren. Was übrigens die Detailbeschreibung betrifft, so bin ich auf eine Rede C. Vogt's angewiesen, die letzterer vor vier Jahren auf der schweizerischen Naturforscherversammlung zu St. Gallen gehalten hat. Ergänzt wird dieselbe durch einen kurzen Aufsatz Prof. O. C. Marsh's, welcher Gelegenheit hatte, beide Archaeopteryxexemplare selbst in Augenschein zu nehmen.

Das in Berlin befindliche Exemplar hat etwa die Größe einer Holztaube, das Londoner ist um ein Fünftel größer. Es ist fast in allen seinen Teilen vollkommen erhalten. Der Kopf, der Hals und der Rumpf liegen im Profil vor und ersterer ist so weit nach hinten gebogen, dass seine Dorsalfläche fast die Wirbelsäule berührt. Die beiden Flügel besitzen eine Spannweite von circa 16 cm und sind wie zum Fluge ausgebreitet. Der Kopf ist klein und besitzt große Augenhöhlen; Zähne sind deutlich nachzuweisen. Die Wirbel scheinen bikonkav zu sein und die anstoßenden Rippen zeigen eine sehr zarte, dünne Struktur; sie sind stark gekrümmt, besitzen keine Processus uncinati und laufen an ihren Enden in sehr feine Spitzen aus.

Es mögen etwa zwanzig praesacrale und ebenso viele kaudale Wirbel vorhanden sein. Das Sacrum bestand, im Gegensatz zu den heutigen Vögeln, aus einer nur geringen Zahl von untereinander verbundenen Wirbeln; jedenfalls aus nicht mehr als fünf, wahrscheinlich aber aus weniger.

Was den Schultergürtel betrifft, so weichen die Liegebeziehungen des Schulterblattes zum Coracoid, sowie die des letztern zu dem verknöcherten, breiten Brustbein und endlich der Gabelknochen vom Vogeltypus nicht ab. Ob eine Brustbeinkammer vorhanden war, scheint an diesem Exemplar nicht mehr entschieden werden zu können, es ist dies aber sehr wahrscheinlich.

Beim Flügel konzentrirt sich das Hauptinteresse auf die Hand mit ihren drei freien Metakarpen. Nach ihrer Form und Lage erinnern diese Knochen an gewisse Embryonalstadien der heutigen Vögel und dies ist, wie Prof. Dames mit Recht hervorhebt, wol im Auge zu behalten, da man die Archaeopteryxhand schlechtweg nach dem Lacertilier-Typus gebildet sein ließ (C. Vogt). Ich will damit aber natürlich nicht behaupten, dass sie mit letzterm gar nichts zu schaffen habe, denn, wie ich oben schon zeigte, existiren ja grade in der

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

Entwicklungsgeschichte der Vögelextremitäten zahlreiche Anklänge an diejenigen der Reptilien, so dass also letztere immerhin den Ausgangspunkt bilden.

An die Mittelhand schließen sich die drei Finger, wovon der erste, der Daumen, nur aus zwei, die übrigen aber aus drei Gliedern bestehen. Jedes Endglied trägt eine gekrümmte, scharf schneidende Kralle.

Was nun den Bau des Beckengürtels betrifft, so gehen darüber die Ansichten Owen's, Vogt's und Marsh's so weit auseinander, dass es geraten erscheint, mit einem Urteil bis zum Erscheinen der Dames'schen Schrift noch zu warten. Der Schlüssel zur Erklärung mag übrigens nach Prof. Marsh im Dinosaurierbecken liegen, denn hier erscheinen die einzelnen Stücke, d. h. das Ilium, Ischium und Pubis ebenso von einander getrennt, wie dies noch beim embryonalen Vogelbecken der Fall ist und damit scheint auch das Archaeopteryxbecken übereinzustimmen: bei erwachsenen Vögeln dagegen sind bekanntlich alle drei Stücke zu einer Masse verschmolzen.

Die freie Hinterextremität zeigt bezüglich der topographischen Verhältnisse der Tibia und Fibula Anklänge an diejenige der Dinosaurier (Compsognathus), und wenn auch die Mittelfußknochen im wesentlichen zu einem Knochenkomplex zusammengeflossen sind, so beweisen doch die zwischen ihnen liegenden, tiefen Einschnitte, dass die Vereinigung erst spät erfolgt ist. Immerhin aber kann man behaupten, dass der Archaeopteryxfuß von demjenigen der heutigen Vögel in den wesentlichsten Punkten nicht abweicht, wenn ihm auch ein gewisser embryonaler Typus nicht abzusprechen ist.

Bei einem Rückblick auf das gesamte Skelet fallen somit folgende Punkte für die Reptilienabstammung des Archaeopteryx am schwersten ins Gewicht: die bikonkaven, an die Ascalaboten und Hatteria sowie an gewisse fossile Reptilien erinnernden Wirbelkörper, der lange eidechsenartige Schwanz, die Zähne, in gewisser Beziehung auch das Handskelet, die der Processus uncinati entbehrenden Rippen, die Anatomie des Beckens und der Mangel an pneumatischen Knochen.

Nach dem heutigen Vogeltypus hin neigen der Schultergürtel mit dem Brustbein, die hintere Extremität, das Kopfskelet samt dem Steinkern des Gehirnes, welcher an denjenigen des jurassischen Laopteryx Amerikas erinnert. Endlich gehört dahin das Federkleid.

Dass wir es mit echten, Bart und Kiel besitzenden Federn zu tun haben, kann keinem Zweifel unterliegen. Die Schwungfedern der Flügel, welche am ulnaren Rand des Vorderarmes und der Hand sitzen, sind fast bis zur Mitte ihrer Länge mit einem feinfaserigen Flaum bedeckt und der Flügel ist an seinem äußern Umfang, wie z. B. bei hühnerartigen Vögeln abgerundet.

Ob der Hals nach Art des Kondors eine Federkrause besaß, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden (C. Vogt).

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

Die Tibia stak ihrer ganzen Länge nach in einem Federkleid, etwa so wie bei Falken; endlich trug jeder Schwanzwirbel, in metamerer Anordnung, ein Paar Steuerfedern.

Der ganze übrige Körper, also der Kopf, Hals und Rumpf scheinen offenbar frei von Federn, also nackt gewesen zu sein, und doch ist kein Flaum nachzuweisen. Wäre etwas derartiges vorhanden gewesen, so hätte es sich, sollte man meinen, in anbetracht der bewundernswürdigen Konservirung auch der zartesten Details, erhalten müssen.

Eine mehr ins einzelne gehende Schilderung des Archaeopteryx ist von der Dames'schen Schrift zu erwarten, und es erscheint nicht unmöglich, dass dadurch diese und jene in der jetzigen Literatur verbreitete Irrtümer ihre Richtigstellung erfahren werden.

Die Kreidevögel Amerika's.

Entlang den östlichen Abhängen des Felsengebirges, sowie in den anstoßenden Ebenen von Kansas und Kolorado dehnen sich weite, der Kreideformation angehörige, an Fossilien überreiche marine Gesteinschichten aus. Sie bestehen aus einem feinen, gelben Kalk und einem kalkigen Schieferthon, beide gleich vorzüglich geeignet zur Konservirung auch der zartesten Gegenstände.

Abgesehen von den Resten wirbelloser Tiere (Ammoniten, Belemniten etc.) finden sich solche von zahlreichen Wirbeltieren, wie z. B. von Mosasauriern und zahnlosen gigantischen Flugsauriern mit einer Flügelspannung von nahezu 25 Fuß. Von dem ungeheuern Material kann man sich eine ungefähre Vorstellung machen, wenn man erfährt, dass bis zum Jahr 1880 Reste von mehr als 1400 Individuen des Genus Mosasaurus und von mehr als 600 Flugsauriern (Pteranodontia) gefunden und in das Yale College-Museum zu New Haven abgeliefert wurden.

In demselben Lager nun fand Prof. Marsh vor 13 Jahren (13. Dezember 1870) die ersten Spuren fossiler Vögel und zwar zunächst das distale Ende einer Tibia des von ihm so genannten *Hesperornis regalis*. Spätere, mit vielen Gefahren und Mühen verbundene Expeditionen lieferten reichlichere Ausbeute und auch noch andere Vogelgenera, so dass bereits im Jahre 1880 die Reste von über hundert verschiedenen Individuen im Yale College-Museum geborgen waren. Ein genaueres Studium dieser fossilen Vögel beweist, dass sie zwar alle durch den Besitz von Zähnen charakterisirt sind („Odontornithes", Marsh), dass sie aber ihrem übrigen Habitus nach in zwei scharf getrennte Typen zerfallen. Der eine Typus („Odontoleae", Marsh), welcher große flügellose Schwimmvögel, mit Zähnen in Rinnen, umfasst, wird durch das Genus Hesperornis repräsentirt. Der andere Typus („Odontotormae", Marsh), am besten durch das Genus Ichthyornis charakterisirt, begreift in sich kleine, vortreff-

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

lich fliegende Vögel mit Zähnen in richtigen Alveolen und mit bikonkaven Wirbeln.

Die Reste sämtlicher bis jetzt bekannter Kreidevögel lassen sich einteilen in neun Genera und dreißig Species, eine stattliche Reihe, welche in dem oben erwähnten Werke Prof. Marsh's, und zwar auf grund der Reste von circa 150 Individuen zur Darstellung gelangt. Letztere liegt der hier folgenden Schilderung im wesentlichen zu grunde.

A) Odontolcae.

1) Hesperornis.

Die Skeletteile von Hesperornis regalis sind, abgesehen von ein Paar Endphalangen der Zehen und von der äußersten Schwanzspitze, in der denkbar vollkommensten Weise erhalten, ja die einzelnen, häufig noch in ihrer natürlichen Lage befindlichen Knospen erscheinen so frisch, als wären sie einem eben erst getöteten Tiere entnommen. Das Yale College besitzt im ganzen die Reste von ungefähr 50 Exemplaren des *Hesperornis regalis* und indem man so unter den besten Stücken auswählend verfahren kann, gelingt es leicht, das Tier in allen seinen Skeletteilen vollkommen zu rekonstruiren, wie dies denn auch von Prof. Marsh auf Tafel XX seines Werkes geschehen ist. Was zunächst den Schädel betrifft, so ist er lang und schmal, ähnlich demjenigen von *Colymbus torquatus*. Die Schnabel- und Gesichtsregion verhält sich in ihrer Ausdehnung zu derjenigen des Craniums wie 2 : 1. Bei genauerer Untersuchung wird man jedoch gewahr, und das Studium des übrigen Skelets bestätigt dies, dass die oben erwähnte Aehnlichkeit eine rein äußerliche ist, insofern man bald auf wichtige Punkte stößt, welche auf eine Verwandtschaft mit den straußenartigen Vögeln hinweisen.

Der Zwischenkiefer, welcher deutliche Spuren eines frühern Hornschnabels aufweist, war gänzlich zahnlos, dagegen trug der Oberkiefer 14 und der Unterkiefer 33 Zähne. Alle saßen, wie oben schon erwähnt, in einer fortlaufenden Furche und waren durch kaum merkliche Knochenleistchen von einander getrennt. In ihrer spitz-kegelförmigen gekrümmten Form sowie in ihrer feinern Struktur und der Art und Weise ihres Wiederersatzes gleichen sie denjenigen von Reptilien, wie vor allem der Mosasaurier. Da sie offenbar durch Bandmasse befestigt und so beweglich in den Furchen eingelenkt waren, findet man sie in der Regel aus den letztern herausgefallen.

Sehr bemerkenswert ist, dass die beiden Hälften des Zwischenkiefers, ganz abweichend von den heutigen Vögeln, an ihrem Vorderende nicht etwa durch Synostose, sondern, wie z. B. bei Schlangen, nur durch Bandmasse mit einander vereinigt waren. Ein weiterer Reptiliencharakter offenbart sich in dem Offenbleiben der Nähte zwischen den einzelnen Knochenterritorien des Unterkiefers.

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

Das Gehirn des Hesperornis war viel reptilienähnlicher als dasjenige irgend eines heutigen Vogels und vergleicht man damit z. B. dasjenige des Colymbus, so erstaunt man namentlich über die Größenunterschiede der Hemisphären. Diese besitzen nämlich bei Colymbus wol den dreifachen Umfang, sind viel stärker gewölbt und mehr in die Breite entwickelt. Bei Hesperornis dagegen gleichen sie in ihrer schlanken Form am meisten denjenigen des Alligators und damit stimmen auch die großen, durch zwei getrennte Oeffnungen hindurchpassirenden Riechnerven überein. Dazu kommt weiter noch das massige, von den Hemisphären kaum überlagerte Zwischenhirn, sowie die kräftigen Sehnerven und das große Cerebellum.

Hierin liegt eine gewisse Parallele zu dem von mir in meinem ersten Aufsatz beschriebenen Verhältniss des Gehirns tertiärer Säugetiere und ich will nicht versäumen, bei dieser Gelegenheit daran zu erinnern.

In merkwürdigem Kontrast zu den eben geschilderten Reptiliencharakteren steht die Wirbelsäule des Hesperornis, insofern ihr präsakraler Abschnitt ganz nach dem Typus der heutigen Vögel gebildet ist. Der lange und schlanke Hals bestand aus 17, der übrige, präsakrale Teil dagegen nur aus sechs Wirbeln. Die letzten drei Halswirbel trugen freie Rippen und erst das am 18. Wirbel eingelenkte Rippenpaar verband sich mit dem Brustbein und zwar mittels sogenannter Sternalstücke.

Im Sacrum finden sich 14, synostotisch verbundene Wirbel, und da auf den Caudalteil 12 entfallen, so resultirt daraus die Gesamtsumme von 49 Wirbeln, eine sehr hohe, und von wenigen Vögel der Neuzeit erreichte Zahl. Auch im Schwanzteil kam es zu teilweiser Verwachsung einzelner Wirbel.

Von großem Interesse ist der Schultergürtel, welcher von demjenigen der heutigen Wasservögel ebenso bedeutend abweicht, als er sich andererseits, wie vor allem durch die Lagebeziehungen des Coracoids zur Scapula, demjenigen der straußenartigen Vögel und der Dinosaurier nähert. Dass er in allen seinen Teilen, im Gegensatz zu dem mächtigen Beckengürtel, eine gewisse Zartheit der Formen besitzt, kann nicht befremden, wenn man erwägt, dass die freie Extremität, also das Flugorgan, in einer so starken regressiven Metamorphose begriffen ist, dass diese in ihrem centripetalen Fortschreiten nicht ohne Wirkung auf denselben geblieben sein konnte.

Die zarten, nach vorne und abwärts nicht verwachsenen Schlüsselbeine weisen auf gewisse Embryonalstadien desselben Knochens bei heutigen Vögeln, fast noch mehr aber auf den Sauriertypus zurück. Von einer eigentlichen Furcula kann man somit noch gar nicht sprechen.

Das dünne und schwach gebaute Brustbein besitzt seitlich vier, bei *Hesperornis crassipes* dagegen fünf Gelenkfacetten zur Aufnahme

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

von ebenso vielen Rippen. Von einem Brustbeinkiel ist nichts zu erkennen. Die ganze freie Vorderextremität des Hesperornis ist einzig und allein durch den dünnen 150 mm langen Humerus repräsentirt. Alle übrigen Knochen sind entweder gänzlich geschwunden oder es finden sich nur noch minimale, ursprünglich wol durch Knorpel und Bandmasse verbundene Stückchen, welche sich einer sichern Beurteilung entziehen.

Die Rippen stimmen im wesentlichen mit denjenigen der heutigen Vögel überein. Es waren neun Paare vorhanden, von denen wir die drei vordersten bereits als Halsrippen kennen gelernt haben. Vier Paare erreichten direkt das Brustbein, die letzten zwei aber nur indirekt, indem ihre sternalen Abschnitte, wie dies auch bei vielen jetzigen Vögeln vorkommt, durch Knorpel mit ihren vordern Nachbarn verbunden waren. Die meisten Rippen waren mit wol entwickelten, mit je einer Pars vertebralis costarum gelenkig verbundenen Processus uncinati versehen.

Werfen wir nun einen Blick auf den mächtigen Beckengürtel von Hesperornis. Alle drei Knochen, Ilium, Ischium und Pubis sind wie bei den heutigen Vögeln zu einer einzigen festen Masse zusammengeflossen. Obgleich in seinen allgemeinen Umrissen, wie namentlich durch seine Länge und Schmalheit an dasjenige von Podiceps und anderer Tauchvögel erinnernd, vereinigt das Becken des Hesperornis dennoch mehr Reptiliencharaktere, als dies bei irgend einem rezenten Vogel der Fall ist. Es stimmt in letzterer Beziehung am meimit demjenigen von Dromaeus (Emu) und Tinamus überein. Die Innenfläche der Hüftgelenkspfanne ist wie bei Krokodiliern durch Knochenmasse geschlossen und letztere war von einem mäßig großen Loch durchbohrt.

Das lange und schlanke Ischium läuft direkt nach hinten und liegt dabei mit seinem obern Rand parallel der Längsachse des Iliums. Aehnlich verhält sich auch das Pubis und jeder dieser Knochen ist vom Acetabulum an nach hinten zu vollkommen frei. Unterhalb des Loches im Acetabulum läuft das Pubis in eine starke Knochenleiste aus und tritt nach vorne von dieser Stelle in Form eines abgerundeten Fortsatzes wieder zu Tage. Auf diesen Fortsatz (processus ilio-pectineus der Autoren), welcher sich bei den Struthionen, sowie bei Geococcyx und Tinamus in noch besserer Ausprägung findet, habe ich schon in meinem ersten Aufsatz hingewiesen und dort seine Homologie mit dem „vordern Schambein“ der Dinosaurier ausdrücklich betont. Weiterhin habe ich damals erörtert, wie in diesem Fortsatz das Homologon des Reptilienschambeins zu erblicken sei, von dem sich also die letzten schwachen Spuren bis auf gewisse Vögel der Jetztzeit vererbt haben.

Eine ganz besondere Beachtung verdient der Schwanz des Hesperornis. Er besteht, wie oben erwähnt, aus zwölf starkknochigen

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

Wirbeln, eine große Zahl, die, vielleicht abgesehen von der nahezu ausgestorbenen Alca impennis bei keinem jetzigen Vogel mehr zur Beobachtung kommt. Die mittlern und hintern Schwanzwirbel besitzen sehr lange, horizontal abstehende Querfortsätze und diese lassen mit Sicherheit darauf schließen, dass der an seinem Hinterende vermutlich einst mit steifen Steuerfedern versehene Schwanz nicht sowol in der seitlichen, als vielmehr in der vertikalen Richtung bewegt und dabei als ein Unterstützungsmittel beim Tauchen und Steuern benützt wurde.

In der Art und Weise seiner Fortbewegung war der *Hesperornis* einzig und allein auf seine gewaltigen Hinterextremitäten angewiesen und daraus erhellt zugleich, dass er als ein reiner Tauch- und Wasservogel durchaus auf das feuchte Element beschränkt war. Nur während des Brütgeschäftes mag er das Ufer, d. h. jene Inseln betreten haben, welche sich damals an Stelle des heutigen Felsengebirges aus dem Kreidemeer erhoben. Man kann sich leicht vorstellen, mit welcher Kraft und Schnelligkeit der Körper durch den Rückstoß der mächtigen, nach Art von Rudern wirkenden, zwischen den Zehen unzweifelhaft mit Schwimmhäuten versehenen Hinterextremitäten vorwärts getrieben werden musste.

In manchen Beziehungen, grade was z. B. die Fortbewegung im Wasser betrifft, kommt das Genus *Podiceps* dem *Hesperornis* sehr nahe, gleichwol aber zeigt letzterer im Aufbau der Hinterextremitäten ein primitiveres Verhalten, als irgend ein jetziger Tauchvogel. Der Oberschenkel, einer der charakteristischsten Knochen von *Hesperornis*, ist auffallend kurz und gedrungen. Er ist ausgezeichnet durch einen starken Gelenkkopf, einen kurzen Hals und kräftige Muskelleisten. So wenig als irgend ein anderer Knochen besitzt er pneumatische Oeffnungen, wol aber eine geräumige Markhöhle. Er steht durch zwei starke Condylen in Gelenkverbindung mit der Tibia, welche letztere weitaus den größten Knochen des ganzen Skeletes darstellt. Wie der Oberschenkel, so erinnert auch sie am meisten an die gleichnamigen Knochen von *Podiceps*. An der Vorderfläche ihres etwas aufgetriebenen proximalen Endes findet sich ein weit ausspringender Fortsatz und an diesem ist die starke Patella befestigt. An der Außenfläche der Tibia, und zwar über die obern drei Vierteile ihrer Länge sich erstreckend, saß die schwache Fibula.

Der Tarso-Metatarsus weicht von demjenigen der heutigen Tauchvögel prinzipiell nicht ab. Vier Zehen sind vorhanden, die fünfte fehlt gänzlich, wie dies ja die allgemeine Regel bildet. Beim erwachsenen *Hesperornis* sind der zweite, dritte und vierte Metatarsus zu einem mäßig langen, gedrungenen, in der Querachse komprimirten Knochen zusammengeflossen, allein bei vielen Exemplaren bleiben die Trennungsspuren zeitlebens erhalten. Der vierte Metatarsus überragt die andern beiden bedeutend an Größe und er ist es, auf den die

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

Last des Körpers vom Femur und der Tibia her im wesentlichen übertragen wird.

Indem wir so im *Hesperornis*-Fuß denjenigen der straußenartigen Vögel vorgebildet sehen, wird man, wie Marsh mit Recht hervorhebt, unwillkürlich an die allmählichen Umwandlungen erinnert, welche das Fußskelet der tertiären Huftiere vom eocaenen *Ephippus* an bis zum heutigen Pferd erfahren hat.

Die Elemente des Tarsus müssen schon in jugendlicher Zeit beim *Hesperornis* mit der Tibia resp. mit dem Metatarsus zusammengeflossen sein, denn es haben sich hiervon nirgends Spuren erhalten.

Der fünfte Metatarsus ist mit der Hauptmasse des Tarso-Metatarsus nicht synostotisch vereinigt, sondern hat seine Selbständigkeit insofern bewahrt, als er mit der distalen Hälfte des zweiten Metatarsus nur durch Knorpel verbunden ist.

Der eigentliche Fuß des *Hesperornis* stimmt bezüglich der Zehen- und Phalangenzahl mit demjenigen des *Podiceps* vollkommen überein; in den Form- und Proportionsverhältnissen aber ergeben sich nicht unbedeutende Unterschiede. Es sei nur noch erwähnt, dass die Endphalangen mit Korallen bewaffnet waren und dass die erste Zehe wie bei *Colymbus* vorwärts und einwärts schaute und nicht rückwärts, wie bei der Mehrzahl der heutigen Vögel.

(Schluss folgt.)

P. B. Sarasin, Ueber die Sinnesorgane und die Fußdrüse einiger Gastropoden.

Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. VI. Mit 1 Taf.

Der durch die treffliche Arbeit „Ueber die Entwicklung der *Bythinia tentaculata*“ und das darin aufgestellte sogenannte Torsionsgesetz bekannt gewordene Forscher teilt uns in dem vorliegenden Aufsatz die Ergebnisse seiner mikroskopischen Untersuchungen über die Tentakeln, die Mundlappen mit dem Semper'schen Organ und das Ganglion olfactorium einiger Gastropoden mit. Wir begegnen in der Schrift manchen neuen und interessanten Angaben, die noch dadurch an Wert gewinnen, dass sie, z. B. im ersten Kapitel, geschickt zu Vergleichungen zwischen Basommatophoren und Stylommatophoren benutzt worden sind.

Verfasser bestätigt zunächst die Angaben Flemming's über die Tentakeln der Landpulmonaten, so vor allem, „dass der Fühlernerv in einem Kolben von Fasersubstanz endigt, der nach außen von einer dicken Ganglienzellenschicht umkleidet ist. Vom Nervenkolben laufen zahlreiche Aeste in diese Schicht oder dieses Stratum, deren jeder in einem kleinen rundlichen Lager von Ganglienzellen endigt. Diese einzelnen Ganglienzellenkölbchen liegen dicht aneinander und geben

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1883-1884

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Wiedersheim Robert Ernst Eduard

Artikel/Article: Die Stammesentwicklung der Vögel. 654-668