

Ueber Entwicklung und Bau der
beiden ersten Wirbel und der Kopfgelenke
von *Echidna aculeata*,

nebst allgemeinen Bemerkungen über die Kopfgelenke
der Amnioten.

Von

Dr. E. Gaupp,
a. o. Professor in Freiburg i. B.

Mit Tafel LXVII und 20 Figuren im Text.

Bei der Ausarbeitung der Entwicklungsgeschichte des Schädels von *Echidna* auf Grund des SEMON'schen Materials, die schon vor langer Zeit begonnen, aber leider immer wieder unterbrochen wurde, stellte ich auch die Thatsachen fest, über die ich kürzlich schon, in dem Vortrag auf der Rostocker Anatomen-Versammlung, berichtete: die Einheitlichkeit des Atlanto-Occipitalgelenkes sowie die des Atlanto-Epistrophicalgelenkes und die Communication beider Gelenke. Dass diese Thatsachen mein höchstes Interesse und den Wunsch erregten, ihnen genauer nachzugehen, ist wohl begreiflich, und ich bin den Verwaltern des SEMON'schen Materials, vor allem Herrn Geheimrath FÜRBRINGER, zu grossem Danke dafür verpflichtet, dass mir erlaubt wurde, die Untersuchung in dieser Richtung auszudehnen. Die Ergebnisse derselben beabsichtigte ich zuerst mit denen über den Schädel zusammen zu veröffentlichen, bei der Ausarbeitung des Manuscriptes kam ich jedoch zu der Ueberzeugung, dass es rathsamer sei, eine Trennung vorzunehmen, vor allem, weil die Befunde, die ich bei einer ausgedehnteren vergleichenden Untersuchung der Kopfgelenke machte, mir wichtig genug erschienen, um eine eingehendere Behandlung zu rechtfertigen. Denn ich glaube allerdings, dass die neuen Thatsachen, die ich mittheilen kann, geeignet sind, für die Beurtheilung der mancherlei Fragen, die sich an die Gestaltung des hinteren Schädelendes und die cranio-vertebralen Verbindungen der Amnioten knüpfen, neue Grundlagen zu bilden.

Und so erscheint denn hier zunächst die auf die beiden vorderen Wirbel und die Kopfgelenke bezügliche Untersuchung, der die über den Schädel demnächst folgen soll. Ich bemerke noch besonders, dass ich mein Augenmerk thatsächlich nur auf den Atlas und den Epistropheus und ihre Gelenke gerichtet habe, nicht aber die Entwicklung der Gesamtwirbelsäule mit allen sich daran knüpfenden Fragen behandeln wollte. Ausser der Entwicklung, soweit sie sich auf Grund des vorhandenen Materials feststellen liess, habe ich auch das Verhalten der genannten Theile im ausgebildeten Zustande mitgeschildert, wofür mir genügend Material zur Verfügung stand.

Die Arbeit gliedert sich in zwei Theile: einen ersten, der die Stadienbeschreibung giebt, und einen zweiten, in dem zuerst der Gang der Entwicklung zusammenhängend dargestellt und dann allgemeine und vergleichende Bemerkungen angefügt sind, letztere theils auf die bisherigen Literaturangaben, vor allem aber auf die vergleichende Morphologie der ersten Wirbel und des Kopfgelenkapparates bezüglich. Zum Schluss sind noch einige der wichtigsten Ergebnisse zusammengestellt.

Erster Theil.

Stadienbeschreibung.

Embryonen No. 40 und 41, dem Beutelei entnommen.

Die Embryonen No. 40 und 41 befinden sich bezüglich der uns interessirenden Theile ziemlich auf dem gleichen Stadium, die Serien ergänzen sich jedoch in sehr erwünschter Weise gegenseitig dadurch, dass die in Betracht kommenden Gegenden (vorderes Rumpfgelbiet und Occipitalregion) in No. 40 quer, in No. 41 aber horizontal getroffen sind. Ich behandle daher beide Stadien gleichzeitig.

Die ersten Andeutungen von Skeletanlagen sind jetzt unterscheidbar im Gebiete des Rumpfes und der Occipitalregion des Kopfes; dagegen fehlen solche in den übrigen Theilen des Kopfes noch völlig. Die *Chorda dorsalis* liegt als ein auf dem Querschnitt rundlicher Zellstrang ventral von dem vorderen Theil des Rückenmarkes, krümmt sich, der Nackenkrümmung entsprechend, etwa in der Höhe des Abganges des (einer dorsalen Wurzel entbehrenden) *N. spinalis I* ventralwärts und läuft dann unter der Ventralfläche der *Medulla oblongata* weiter nach vorn. In der Umgebung des vordersten Rumpfabschnittes der *Chorda dorsalis* zeigt sich (Textfig. 1) eine regelmässige Wechselfolge von dunkleren (dichteren) und helleren (mehr lockeren) queren Gewebsplatten, ähnlich wie es *FRORIEP* (1886) für Rindsembryonen und *A. WEISS* (1901) für Rattenembryonen beschrieben haben. Die dunklen sind (in sagittaler Richtung) etwas breiter als die hellen. Beiderlei Scheiben werden von der *Chorda dorsalis* durchsetzt und sind nicht ganz genau

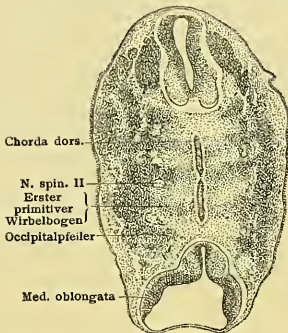


Fig. 1. Horizontalschnitt durch die drei vordersten „primitiven Wirbelbogen“. Serie 41, Objtr. I, Reihe 6, Schnitt 3. Vergr. 27:1.

quer gestellt, sondern von der *Chorda* aus nach beiden Seiten etwas caudalwärts abbiegend. Die hellen Partien finden ihre laterale Begrenzung durch die in dorso-ventraler Richtung verlaufenden Spinalnerven und Interprotovertebralarterien, dagegen schliessen sich an die lateralen Partien der dunklen Scheiben aufsteigende, auf dem Querschnitt rundliche Gewebsverdichtungen an, die etwa bis zu den ventralen Enden der Spinalganglien am Lateralumfang des Rückenmarkes in die Höhe steigen. Somit sind die dunklen Partien die primitiven Wirbelbogen *FRORIEP*'s. Sie besitzen auf den Transversalschnitten (Serie 40) die Form flacher Hufeisen, deren Mittelstücke von der *Chorda* durchsetzt werden. Es muss noch hinzugefügt werden, dass die aufsteigenden Seitentheile derselben etwas stärker verdichtet sind als die von der *Chorda* durchsetzten Querscheiben, die *A. WEISS*, wohl nicht gerade sehr glücklich, als „Horizontalplatten“ bezeichnet. Von dem Rückenmark werden die primitiven Wirbelbogen durch eine sehr dünne Schicht lockeren Gewebes getrennt.

Ueber die zwischen den primitiven Wirbelbogen gelegenen hellen Querscheiben ist besonders zu bemerken, dass sie (im Gegensatz zu dem von *FRORIEP* beschriebenen Verhalten bei Rindsembryonen) sehr schmal sind (in sagittaler Richtung), und dass, wie die Serie 41 am besten zeigt, auch in ihnen das der *Chorda* direct anliegende Gewebe etwas verdichtet ist. Freilich betrifft die Verdichtung nur wenige Zellreihen, die einen dünnen perichordalen, von Wirbelbogen zu Wirbelbogen ziehenden Belag bilden (Textfig. 1).

Die Zählung der geschilderten Wirbelanlagen hat nach den Spinalnerven zu erfolgen. Vor dem *N. spinalis III* liegt der zweite, vor dem *N. spinalis II* der erste primitive Wirbelbogen. Diesem folgt cranialwärts wieder ein allerdings sehr schmales helles Gebiet, das von der *Chorda dorsalis* durchsetzt wird, und in dem die *Chorda* ihre der Nackenkrümmung entsprechende Biegung ventralwärts macht. Seitlich zieht der nur durch die ventrale Wurzel repräsentirte *N. spinalis I* mit seiner Interprotovertebralarterie durch das lockere Gewebe hindurch.

Vor dem eben genannten lockeren Gewebe folgt nun noch eine weitere, den Wirbelbogen ähnlich gestaltete Anlage, die der Occipitalregion. Ihre seitlichen Schenkel (Occipitalpfeiler) steigen zwischen dem *N. spinalis I* und dem Hypoglossus jeder Seite auf und bestehen aus erheblich dichtem Gewebe als die mediale Partie, die ventral von der *Chorda* am dicksten und auch am dichtesten ist, während sie in der unmittelbaren Umgebung der *Chorda* aus mehr lockerem Gewebe besteht.

Somit entspricht das Verhalten der Anlage des Axenskelets auf diesen Stadien dem primitiven Zustand *FRORIEP*'s.

Beutelembryonen No. 42 und 43.

Auch die Stadien 42 und 43 kann ich zusammen behandeln, da sie kaum Unterschiede zeigen. In der Hauptsache halte ich mich an Serie 42, die wesentlich kräftiger gefärbt ist und somit Einzelheiten besser erkennen lässt.

Gegenüber den Stadien 40 und 41 zeigen die beiden vorliegenden Embryonen merkliche Fortschritte. Die beiderseitigen aufsteigenden Theile des zweiten primitiven Wirbelbogens, die früher ein gleichmässig dunkles Aussehen darboten, lassen jetzt in ihrem Inneren eine leichte Aufhellung erkennen als Zeichen des ersten Anfanges der Verknorpelung, sind aber im Uebrigen gerade durch ihr dichteres Gefüge gegen die zu ihnen gehörige Querscheibe abgrenzbar. Für die Erkennung der Verhältnisse im Gebiete der letzteren ist die Schnittrichtung der Serien (etwa horizontal) nicht günstig, doch lässt sich so viel sagen, dass das Gewebe derselben dorsal von der Chorda ziemlich dicht, in der unmittelbaren Umgebung derselben wesentlich lockerer, und in einigem Abstand ventral von der Chorda wieder erheblich dichter ist (Textfig. 2). Der Mangel von Sagittalserien verhindert eine genaue Controle dieser Verhältnisse, so dass ich es unentschieden lassen muss, ob der stärker verdichteten Partie im ventralen Gebiet der Querscheibe die Bedeutung einer hypochordalen Spange, wie FRORIEP sie für Rindsembryonen beschrieben hat, zukommt. Doch wäre das immerhin möglich. Mit der stärker verdichteten Partie hängt ein lateral- und etwas dorsalwärts gerichteter kurzer Fortsatz von verdichtetem Gewebe zusammen, der an seinem lateralen Ende mit der Wurzel des aufsteigenden Bogenschenkels in Continuität steht: die Anlage des Rippenrudimentes. Dorsal von ihm (zwischen ihm und der Seitenfläche der dunklen Querscheibe) ist jetzt eine Anastomose zwischen den beiden Interprotovertebralarterien gelegen, die vor und hinter dem zweiten primitiven Wirbelbogen verlaufen. Bekanntlich kommt durch diese Anastomosenbildungen die *A. vertebralis* zu Stande (Textfig. 2 links).

Cranialwärts von den geschilderten Theilen der zweiten Wirbelanlage folgt dann in der Umgebung der Chorda eine in sagittaler Richtung schmale helle (lockere) Querscheibe, und auf diese die Anlage des ersten Wirbels, die der des zweiten sehr ähnlich ist. Auch hier zeigt der obere Theil des aufsteigenden Bogenschenkels, der vor dem Ganglion des zweiten Spinalnerven liegt, den Beginn einer Aufhellung, und auch hier werden die ventralen Enden der im Uebrigen durch ihre dichte Structur und dunkle Färbung ausgezeichneten Bogen durch eine ebensolche Gewebspartie unter einander verbunden, die in einiger Entfernung ventral von der Chorda von einer Seite zur anderen zieht. Diese als hypochordale Spange des ersten Wirbels zu bezeichnen, ergibt sich als berechtigt aus einem Vergleich mit späteren Stadien. Die in der Umgebung der Chorda gelegene Gewebsmasse, die lateral von den ventralen Enden der Bogen und ventral von der hypochordalen Spange umfasst wird, zeigt einen mehr lockeren Charakter; nur dicht über der Chorda ist das Gewebe etwas stärker verdichtet, setzt sich jedoch auch hier scharf gegen den seitlich gelegenen Bogen ab. Nach dem Eindruck, den die Schnittbilder erwecken, sind sowohl diese lockere perichordale Partie wie die hypochordale Spange als Differenzirungen aus der ursprünglichen dunklen, zum ersten primären Wirbelbogen gehörigen Querscheibe hervorgegangen. Die hypochordale Spange verlängert sich jederseits lateral-

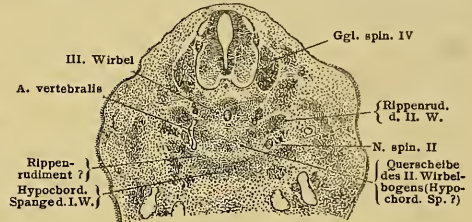


Fig. 2. Schnitt durch die Anlagen der vordersten Wirbel. Der Schnitt trifft die ventralsten Partien der zu den beiden ersten Wirbeln gehörigen Querscheiben nebst den Rippenrudimenten. Die (vom Beschauer) linke Seite ist etwas höher dorsal getroffen, daher erscheint hier die *A. vertebralis* im Schnitt. Serie 42, Objtr. 1, Reihe 12, Schnitt 7. Vergr. 27:1.

wärts in einen besonderen kurzen Fortsatz, über den die *A. vertebralis* hinwegtritt, und der somit wohl auch als Anlage eines Rippenrudimentes aufzufassen ist (Textfig. 2). Später geht er wieder zu Grunde.

Cranialwärts schliesst sich an die Anlage des ersten Wirbels die der Occipitalregion an, an der auch die zwei seitlichen aufsteigenden Theile (Occipitalpfeiler) und ein basaler mittlerer Abschnitt unterscheidbar sind. Auch hier zeigt das Gewebe in der directen Um-

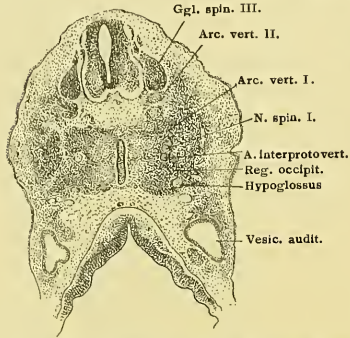


Fig. 3. Schnitt durch die Anlagen der Occipitalregion und des ersten Wirbels. Serie 42, Objtr. 1, Reihe 10, Schnitt 1. Vergr. 27:1.

gebung der Chorda einen mehr lockeren Charakter, abgesehen von einer leichten Verdichtung am Dorsalumfang der Chorda, während es in einiger Entfernung ventral von der Chorda eine etwas dichtere, ja sogar schon an Knorpel erinnernde Platte darstellt. In diese hypochordale Platte gehen die Seitentheile der Occipitalregion über. Die Abgrenzung der Occipitalanlage gegen die des ersten Wirbels ist sehr schwer und nur in den perichordalen Gebieten möglich. Hier ist sie angedeutet durch eine (in Folge der dunkler gefärbten Kerne) etwas dunklere Linie, die jederseits von der Chorda aus schräg lateral- und etwas caudalwärts gegen die Stelle hin zieht, wo der erste Spinalnerv und die ihn begleitende Interprotovertebralarterie liegen (Textfig. 3). Die Krümmung, die die Chorda beim Uebertritt aus der ersten Wirbelanlage auf die Anlage der Schädelbasis macht, kann noch nicht sehr stark sein, da einige Schnitte (s. Textfig. 3) den Chordalängsschnitt zugleich in beiden genannten Gebieten zeigen.

Beutelembryo No. 43 a.

Der Anschluss der Verhältnisse des Embryo 43 a an die von 42 und 43 ist sehr schwierig, einerseits wegen des wenig guten Erhaltungszustandes, andererseits wegen der ganz anderen Schnittrichtung: die ersten Wirbel sind ziemlich genau quer getroffen, so dass die Grenzen der einzelnen Anlagen in dem perichordalen Gebiet nicht deutlich feststellbar sind. Ein Fortschritt gegenüber dem vorigen Stadium besteht darin, dass jetzt in der vorderen Rumpffregion und der Occipitalregion zum ersten Mal wirklicher Knorpel erkennbar ist.

Die Partien, die ich mit diesem Namen zu bezeichnen mich berechtigt glaube, sind in den mit Karmin gefärbten Schnitten bei schwacher Vergrößerung durch die helle Färbung von der Umgebung unterschieden, ein Moment, das damit zusammenhängt, dass die Kerne in grösseren Zwischenräumen von einander stehen und durch Züge von ungefärbter Substanz getrennt werden. Mit starken Vergrößerungen erkennt man vielfach um die Kerne herum eine schmale Zone, die sich durch besondere Helligkeit von der anschliessenden Grundsubstanz absetzt und nach ihrem ganzen Aussehen nichts anderes sein kann als ein Spaltraum, der den Kern von der Grundsubstanz trennt. Das heisst also doch wohl, dass die Kerne in Höhlen einer festen Grundsubstanz liegen, dass wir also berechtigt sind, schon jetzt von wirklichem Knorpel, allerdings ganz jungen Alters, zu sprechen. Sehr ausgedehnt sind diese knorpeligen Partien zur Zeit noch nicht; sie gehen an ihrer Peripherie in nicht-knorpelige über, die entweder durch ganz lockeres embryonales Bindegewebe oder durch ein Gewebe hergestellt werden, in dem die Kerne dicht gehäuft liegen, sich entweder gegenseitig berühren (scheinbar wenigstens) oder durch schmale Zwischenräume getrennt werden, in denen nichts auf das Vorhandensein einer festeren Grundsubstanz hinweist. Die letzteren Partien heben sich durch ihre dunklere rothe Färbung von den lockeren Gewebsmassen sowie von den bereits verknorpelten Theilen ab.

An jedem der beiden ersten Wirbel ist jetzt ein besonderer Körperabschnitt zu unterscheiden, der sich im ersten Stadium der Verknorpelung befindet und rostral wie caudal an lockere Gewebengebiete stösst. Allerdings ist eine scharfe Abgrenzung dieser verschiedenen Gebiete nicht möglich, da sie alle rein transversal (senkrecht zur Chorda dorsalis) getroffen sind, und der Unterschied ihres Gewebsscharakters sehr

gering ist. Viel leichter ist die Abgrenzung gegenüber den ebenfalls in der Verknorpelung begriffenen aufsteigenden Bogenabschnitten. Der Mangel an Horizontal- oder Sagittalserien macht es auch unmöglich, den Antheil genau festzustellen, den die früher vorhandenen zweierlei Querscheiben, die hellen und die dunklen, an der Herstellung der Wirbelkörper haben, doch will es mir scheinen, dass die letzteren wesentlich aus den früheren dunklen, den „primitiven Wirbelbogen“ angehörenden Querscheiben hervorgegangen sind.

Das Körpergebiet des zweiten Wirbels, von der Chorda dorsalis durchsetzt, ist auf dem Querschnitt quer-rechteckig gestaltet, mit abgerundeten Ecken. Den niedrigen Seitenflächen sitzen die aufsteigenden Wirbelbogen an, die zwischen den Ganglien des 2. und 3. Spinalnerven jederseits etwa bis zum Niveau des dorsalen Umfangs dieser Ganglien emporreichen. Bogen und Körper, die beide im Beginn der Verknorpelung stehen, werden durch Zonen von Gewebe verbunden, das in Folge der dichteren Häufung der Kerne dunklere röthliche Färbung zeigt. Die Bogen und die Körper verknorpeln also selbständig und unabhängig von einander. Ventral von dem caudalen Abschnitt des Wirbelkörpers, und durch eine schmale lockere Gewebzone von ihm getrennt, zieht ein etwas dichterer Gewebszug quer von einer Seite auf die andere — vielleicht ein Rest einer hypochordalen Spange. Sicheres vermag ich darüber nicht zu sagen. Das Rippenrudiment stellt noch eine etwas dunkler gefärbte, weil dichtere platte Gewebsspanne dar, die derart schräg gestellt ist, dass sie eine Fläche ventral-lateralwärts, die andere dorsal-medialwärts kehrt. An ihrer medial-ventralen Kante hängt sie mit der Seitenfläche des Wirbelkörpers nahe der ventralen Kante und mit der eben erwähnten queren Gewebsspanne zusammen, an ihrer lateral-dorsalen Kante mit der Wurzel des aufsteigenden Theiles des Wirbelbogens. Zwischen dem Rippenrudiment und der Seitenfläche des Wirbelkörpers verläuft die Arteria vertebralis.

Verfolgt man die Serie von dem Bereich des zweiten Wirbelkörpers aus weiter cranialwärts, so gelangt man in ein ebenfalls von der Chorda durchsetztes Gewebsgebiet, das etwas dunkler aussieht, weil in ihm die Zellen dichter liegen. Es ist die trennende Zwischenscheibe zwischen dem ersten und zweiten Wirbelkörper. Ihr folgt cranialwärts die Anlage des ersten Wirbelkörpers, die ebenfalls circular die Chorda dorsalis umgibt und sich im Beginn der Verknorpelung befindet, daher ein helles Aussehen darbietet. Sie verjüngt sich nach vorn hin und wird in der vorderen Hälfte, zu beiden Seiten und ventral, von der hypochordalen Spange umfasst, die noch eine dicke Schicht verdichteten Gewebes darstellt, daher ein dunkleres Aussehen besitzt als das Körpergebiet. Deutlichen Knorpelcharakter zeigen dagegen schon die beiden aufsteigenden Bogen des ersten Wirbels, die sich an die Seitenschenkel der hypochordalen Spange anschliessen, aber eben durch den verschiedenen Gewebsscharakter scharf von ihr abgesetzt sind. Sie reichen jetzt etwa bis zum Niveau des Dorsalumfangs des Ganglion N. spinalis II jeder Seite, vor dem sie liegen, in die Höhe. Von dem Wirbelkörper sind sie durch ihre dichtere Structur unterschieden. Von dem ventralen Ende eines jeden Bogens springt ein kurzer Gewebzapfen lateralwärts vor: die erste Anlage des Querfortsatzes. Ein von ihm aus medial- und ventralwärts gegen die hypochordale Spange gerichteter und von dieser durch die A. vertebralis getrennter verdichteter Gewebszug ist wohl als letzte Andeutung des Rippenrudimentes zu betrachten, doch ist er in Folge des mangelhaften Erhaltungszustandes der Serie nur undeutlich erkennbar.

Die ventralen Abschnitte der aufsteigenden Bogenschenkel sind ziemlich breit (in sagittaler Richtung) und dehnen sich cranialwärts bis an die aufsteigenden Theile der Occipitalregion aus, auf diese Weise die seitlichen Begrenzungen für das Raumgebiet abgebend, das sich zwischen der Anlage des ersten Wirbelkörpers und der Schädelbasis findet. Dieses Raumgebiet wird von im Ganzen lockerem Gewebe eingenommen und in seiner dorsalen Hälfte von der Chorda dorsalis durchsetzt, in deren nächster Umgebung das Gewebe namentlich dorsal, schon etwas stärker verdichtet ist. Die epichordale Gewebspartie folgt der Chorda auch

auf die bereits knorpelige occipitale Schädelbasis und geht dann in das Perichondrium derselben über. Von der Occipitalanlage sind jetzt ausser der basalen hypochordal gelagerten Platte auch die beiden Bogen-theile (die Occipitalpfeiler) verknorpelt, und alle drei Theile stehen unter einander in Homocontinuität; die Stellung der Kerne deutet darauf hin, dass Bogen und Platte selbständig verknorpelten. Der Mitte der Platte liegt, wie geschildert, die Chorda dorsalis auf.

Das Vorhandensein einer ziemlich ausgedehnten Gewebspartie zwischen dem ersten Wirbelkörper und der Occipitalanlage steht dem im vorigen Stadium beschriebenen Zustand unvermittelt gegenüber. Zum Verständniss wäre reichlicheres Material nöthig.

Die Chorda dorsalis durchsetzt die Anlage des zweiten Wirbelkörpers, die intervertebrale Masse zwischen dieser und der Anlage des ersten Wirbelkörpers, dann die Anlage des ersten Wirbelkörpers selbst, endlich die lockere Gewebsmasse, die sich an die letztere anschliesst. Aus dieser tritt sie dann auf die Dorsalfläche der Schädelbasis. In allen den genannten Abschnitten des Rumpfskeletes erscheint sie auf den Serienschnitten innerhalb eines Kanales, von dessen Wandung sie sich zurückgezogen hat. Mit starken Vergrösserungen sieht man, dass der Kanal innen von einer einfachen Schicht platter Zellen ausgekleidet ist. Es scheint mir, dass diese als Chordascheide aufgefasst werden muss, die mit dem umgebenden (perichordalen) Gewebe, mag es nun bereits Knorpel oder nicht verknorpelt sein, fest verbunden ist. Der Inhalt des Chordakanales, der sich von den Wandungen des letzteren zurückgezogen hat, wäre danach nur die Chorda ohne ihre Scheide. Beim Uebertritt aus dem occipito-vertebralen Zwischengewebe auf die Schädelbasis macht die Chorda eine stärkere Knickung als früher, da der Winkel, den die Schädelbasis mit der Axe des vordersten Wirbelsäulenabschnittes (der Nackenkrümmung entsprechend) bildet, kleiner geworden ist.

Beutelembryo No. 44.

Im Stadium 44 zeigt sich die Knorpelbildung erheblich vorgeschritten; in den karminisirten Schnitten heben sich die knorpeligen Partien durch ihre helle Färbung gut ab, zudem sind sie jetzt an den meisten Stellen durch ein deutliches Perichondrium scharf gegen die Umgebung begrenzt. Die vorderen Wirbel sind in der Serie quer getroffen.

Zweiter Wirbel. Der Körper des zweiten Wirbels ist jetzt gut verknorpelt (Textfig. 4—7). Die Chorda, die ihn durchsetzt, erscheint auf den Querschnitten durch seinen caudalen Abschnitt näher dem dorsalen, auf den vorderen Schnitten dagegen näher dem ventralen Umfang, ein Verhalten, das sich durch die schräge Lage der vorderen und hinteren Grenzfläche des Körpers und der anschliessenden trennenden Querscheiben erklärt. Freilich stehen mir Sagittalserien durch *Echidna*-Embryonen nicht zur Verfügung, doch kann wohl keine Frage sein, dass die Dinge sich bei den letzteren im Wesentlichen ebenso verhalten, wie es A. WEISS (1901) für die Ratte geschildert und abgebildet hat (z. B. Taf. XXXVIII, Fig. 5), d. h. dass die trennenden Querscheiben schräg gelagert sind, mit einer Neigung von rostral und dorsal nach caudal und ventral. Bei dieser Lagerung muss sich das ergeben, was die *Echidna*-Serie 44 thatsächlich zeigt: von den etwa senkrecht zur Rumpfachorda geführten Schnitten treffen die caudaleren nur den hypochordalen, die cranialen dagegen nur den epichordalen Theil des Wirbelkörpers (vergl. Textfig. 4 mit Textfig. 7). Die Chorda dorsalis liegt in dem starrwandigen von dem knorpeligen Körper gebildeten Kanal und hat sich von den Wänden desselben etwas zurückgezogen; cranial tritt sie dann aus ihm heraus in das lockere Gewebe, das den ersten Wirbelkörper vom zweiten trennt, wo sie sich etwas erweitert. Die Bogen des zweiten Wirbels sind nun auch gut verknorpelt und hängen continuirlich knorpelig mit dem Körper zusammen, doch sind die früheren Grenzen noch an der Structur des Gewebes (das Knorpelgewebe im Gebiet der alten Grenzzone zeigt noch dichter stehende Kerne, also weniger Grundsubstanz) und durch eine Einziehung des Contours erkennbar (Textfig. 6 und 7). Die knorpeligen Bogen reichen zwischen den Ganglien des zweiten und dritten Cervicalnerven bis über die Höhenmitte des Rückenmarkes empor, erreichen jedoch den dorsalen Umfang

noch nicht (Textfig. 9). Ihre dorsale Fortsetzung ist eine kurze Strecke weit als Gewebsverdichtung vorgebildet.

Mit einem kurzen, lateralwärts gerichteten Auswuchs der Bogenwurzel (Querfortsatz) ist das lateral- und dorsalwärts gerichtete laterale Ende des nunmehr knorpeligen Rippenrudimentes verbunden, dessen mediales (zugleich ventralwärts gerichtetes) Ende in die caudale Hälfte des Wirbelkörpers übergeht. An letzterer Stelle besteht knorpelige Continuität, doch ist an der Stellung der Kerne noch eine Grenze erkennbar. Zwischen dem Querfortsatz und dem Rippenrudiment ist die knorpelige Vereinigung noch nicht

Fig. 4.

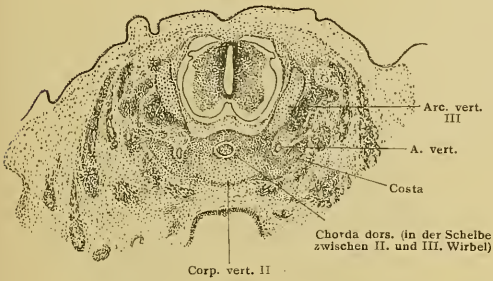


Fig. 6.

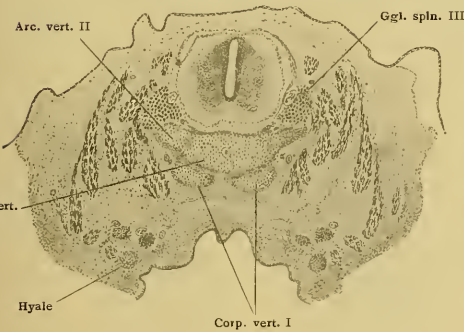


Fig. 5.

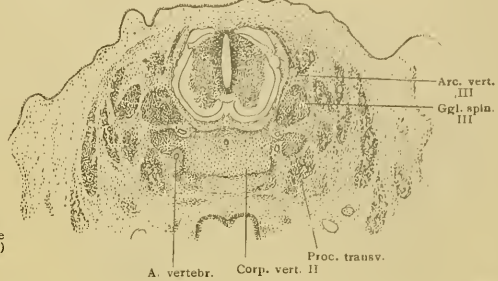


Fig. 7.



Fig. 4. Schnitt durch den hintersten Theil des zweiten Wirbels und die trennende Scheibe zwischen ihm und dem dritten Wirbel. No. 44, Objtr. 4, Reihe 4, Schnitt 2. Vergr. 27:1.

Fig. 5. Schnitt durch den mittleren Theil des zweiten Wirbels. No. 44, Objtr. 4, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 27:1.

Fig. 6. Schnitt durch den vordersten Theil des zweiten Wirbels. No. 44, Objtr. 4, Reihe 2, Schnitt 2. Vergr. 27:1. Der Wirbel ist ziemlich genau quer getroffen. Beachte die zwei Fortsätze, in die der Körper des ersten Wirbels caudal ausläuft.

Fig. 7. Schnitt durch den vordersten Theil des zweiten, der Körper und die hypochordale Spange des ersten Wirbels. Serie 44, Objtr. 4, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 27:1. Auch dieser Schnitt liegt, zwar nicht genau, aber doch annähernd senkrecht zur Chorda dorsalis; der Umstand, dass auch der vorderste Theil des zweiten Wirbels noch getroffen ist, erklärt sich hauptsächlich aus der Schräglage der Intervertebralscheibe zwischen diesem und dem ersten Wirbel. Beachte die zwei Knorpelcentra der hypochordalen Spange.

so innig. Jedenfalls scheint die Verknorpelung des Rippenrudimentes selbständig erfolgt zu sein (Textfig. 4 und 5).

Erster Wirbel. Aus dem Körper des zweiten Wirbels tritt die Chorda cranialwärts in die anschließende lockere Gewebsscheibe (Textfig. 7) und dann in den Körper des ersten Wirbels (Textfig. 8—11), der gegen früher erheblich an Länge zugenommen hat. Auch er ist gut verknorpelt, und es

wiederholt sich in ihm dasselbe Verhalten wie beim zweiten Wirbel: die caudalen Schnitte zeigen die Chorda dorsal, die cranialen dagegen ventral in dem knorpeligen Körper. Dass die Schnitte, die die Chorda auf ihrem Verlauf durch die trennende Scheibe treffen, ventral von der Chorda den Körper des ersten, dorsal von ihr den des zweiten Wirbels zeigen (Textfig. 7), erklärt sich aus dem, was oben über die Lagerung dieser Scheiben gesagt wurde. Aus demselben Moment ergibt sich das Verständniss für Textfig. 6, die den caudalsten Abschnitt des ersten Wirbelkörpers am Ventralumfang des zweiten zeigt. Bemerkenswerth ist, dass der erste Wirbelkörper, wie die Figur illustriert, hier nicht mit einer einfach quer

Fig. 8.

Fig. 9.

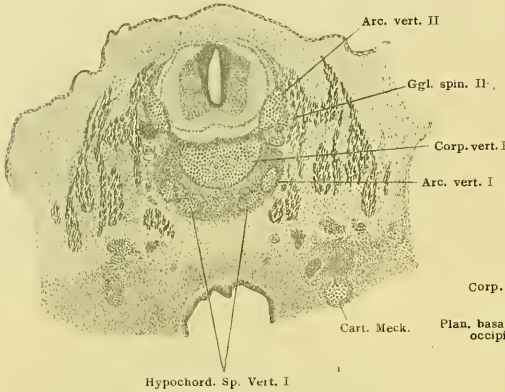


Fig. 10.

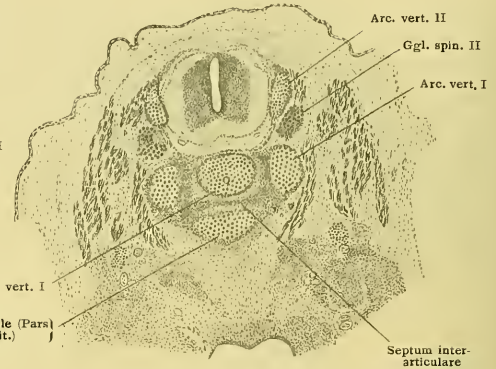


Fig. 11.

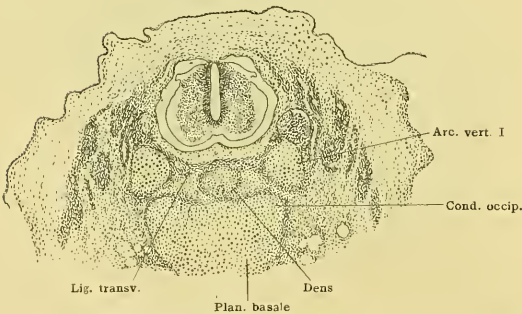


Fig. 8. Schnitt durch den Körper, die hypochondrale Spange und die Wurzeln der Bogen des ersten Wirbels. Serie 44, Objtr. 3, Reihe 8, Schnitt 7. Vergr. 27:1.

Fig. 9. Schnitt durch den vordersten Theil des ersten Wirbelkörpers (Dens), die Bogen des ersten Wirbels und den hintersten Theil der Schädelbasis. Serie 44, Objtr. 3, Reihe 7, Schnitt 6. Vergr. 27:1. Der erste Wirbelkörper ist noch quer, die Schädelbasis horizontal getroffen, da sie mit der Wirbelsäule einen etwa rechten Winkel bildet.

Fig. 10. Schnitt durch die Schädelbasis, die Bogen des ersten Wirbels und den Dens epistrophei. No. 44, Objtr. 3, Reihe 6, Schnitt 1. Vergr. 27:1. Die Schädelbasis ist annähernd horizontal getroffen; die hinteren seitlichen abgerundeten Ecken sind die Anlagen der Condyl occipitales.

Fig. 11. Schnitt durch die oberen Abschnitte der Occipitalpfeiler und der Bogen des ersten Wirbels. No. 44, Objtr. 3, Reihe 2, Schnitt 2. Vergr. 27:1.

verlaufenden Begrenzungslinie aufhört, sondern in zwei flache Vorsprünge ausläuft. Cranialwärts verjüngt sich der Körper des ersten Wirbels, und zwar von seinem ventralen und lateralen Umfang her, während der dorsale Umfang auch des vordersten Stückes in gleicher Flucht mit dem des übrigen Körpers bleibt (Textfig. 8—10). Man kann somit wohl schon jetzt mit FRORIEP sagen, dass der craniale verjüngte Theil

des ersten Wirbelkörpers, der den späteren Dens epistrophei bildet, wie ein Zapfen dem hinteren breiteren Theil ansitzt, der ventral- und besonders lateralwärts „gesimsförmig“ vorspringt. Die bemerkenswertheste Veränderung gegen früher besteht in der starken Verlängerung, die der erste Wirbelkörper in cranialer Richtung erfahren hat: der zapfenförmige Fortsatz reicht mit seiner Spitze bis auf die Dorsalfläche der Schädelbasis. Dieser vordere Theil muss aus der Verknorpelung des im vorigen Stadium noch indifferenten perichordalen Gewebes hervorgegangen sein, das vor dem ersten Wirbelkörper die Chorda bis auf die Schädelbasis begleitete, und es könnte so die Frage erörtert werden, ob er überhaupt noch dem ersten Wirbelkörper und nicht vielmehr schon dem Occipitalskelet zugezählt werden muss. Dieser Punkt wird noch im zweiten Theil genauer zur Sprache kommen. Aus den Schnittbildern (Textfig. 9 und 10) geht deutlich hervor, dass die Längsaxe des Dens mit der der Schädelbasis jetzt einen sehr starken Winkel bildet, dessen Grösse bei dem Fehlen von Sagittalerien allerdings nicht genau bestimmbar ist. Doch dürfte er nur wenig mehr als einen Rechten betragen. Die entsprechende Knickung muss demnach auch die Chorda machen, die aus der Spitze des Dens (am ventralen Umfang desselben) auf die Dorsalfläche der Basalplatte des Craniums tritt.

Ventral- und lateralwärts begrenzt sich der erste Wirbelkörper mit einer von rechts nach links einheitlich convexen Fläche, die sich auch auf seinen vordersten verjüngten Theil und den Dens fortsetzt (Textfig. 7—9). Am Uebergang des hinteren breiteren Theiles des Wirbelkörpers in den vorderen verjüngten Theil blickt diese Fläche naturgemäss zum Theil auch cranialwärts. Ihr hinterer Abschnitt wird seitlich von den ventralen Theilen der Bogen des ersten Wirbels, und ventral von der hypochordalen Spange, die sich jetzt in der Verknorpelung befindet, umfasst (Textfig. 7 und 8) und von dieser nur durch eine dünne Schicht lockeren Gewebes getrennt; weiter cranialwärts liegt ihr nur eine dickere Bindegewebsmasse an, die dem Dens bis an die Schädelbasis folgt und lateral durch die Bogen des ersten Wirbels begrenzt wird (Textfig. 9, 10). In dieser Bindegewebsmasse macht sich jedoch eine stärker verdichtete Platte bemerkbar, die die hypochordale Spange in dorsal-cranialer Richtung fortsetzt und lateral auch bis an die Bogen des ersten Wirbels reicht (Textfig. 9). Sie liegt hauptsächlich vor dem cranialwärts blickenden Theil der ventralen Begrenzungsfläche des ersten Wirbelkörpers und trennt diese von dem caudalen Rand der Schädelbasis. Von diesem wird sie selbst, wie Textfig. 9 zeigt, durch eine lockere Gewebsschicht getrennt. Gegen die Spitze des Dens hört sie auf, unterscheidbar zu sein. Die geschilderte Platte ist die Anlage des späteren Septum interarticulare zwischen dem Atlanto-epistrophical- und dem Atlanto-occipitalgelenk und wahrscheinlich aus dem dorsalen Abschnitt der Anlage der hypochordalen Spange hervorgegangen.

Auf der Dorsalfläche des ersten Wirbelkörpers findet sich eine im Allgemeinen nur dünne bedeckende Gewebsschicht, die jedoch auch schon gewisse locale Differenzirungen erkennen lässt. So beginnen sich über dem verjüngten vorderen Theil des Körpers die kräftigen Querfasern des Lig. transversum, jederseits an den Bogen des ersten Wirbels auslaufend, zu differenziren (Textfig. 10), und von der vordersten Spitze des Dens aus ordnen sich die Bindegewebelemente zur Bildung der kräftigen Lig. alaria, die auf die Dorsalfläche der Basis der Occipitalregion, nahe dem hinteren Rande, lateralwärts ausstrahlen. Von ihnen bedeckt, tritt die Chorda aus dem vordersten mehr cylindrisch gestalteten Theil des Dens auf die Basalplatte des Craniums.

Die Bogen des ersten Wirbels sind gut verknorpelt und reichen jederseits zwischen den beiden ersten Cervicalnerven etwas über die Höhenmitte des Rückenmarkes empor, aber noch nicht bis zum dorsalen Umfang (Textfig. 11). An diesem ist nur eine schwache Gewebverdichtung bemerkbar. Das ventrale Ende jedes Bogens liegt dem Lateralumfang des hinteren Theiles des ersten Wirbelkörpers

ziemlich eng an, bleibt aber von diesem durch eine dünne Schicht Bindegewebe getrennt; das Knorpelgewebe dieses ventralen Endes des Bogens zeigt jugendlicheren Charakter als das des übrigen Bogenabschnittes. Auch dem Occipitalfeiler liegt die ventrale Hälfte des Bogens sehr nahe (Textfig. 10); die dorsale Hälfte entfernt sich dagegen von jenem, da sie caudalwärts abbiegt (Textfig. 11). Hier tritt der *N. cervicalis I* zwischen dem Occipitalfeiler und dem ersten Wirbelbogen aus dem Wirbelkanal heraus lateralwärts. Auch in der hypochordalen Spange macht sich jetzt Knorpelbildung bemerkbar, und zwar in zwei lateral von der Mittellinie gelegenen Herden, die unter sich und mit den ventralen Enden der beiden Bogen des ersten Wirbels durch noch nicht völlig verknorpeltes Gewebe verbunden werden (Textfig. 8). Wie schon geschildert, schliesst sich an diese in der Verknorpelung begriffene Partie der hypochordalen Spange eine verdichtete Bindegewebsplatte, die Anlage des späteren *Septum interarticulare*, an, die wahrscheinlich aus dem dorsalen Theil der Anlage der „hypochordalen Spange“ hervorgegangen ist.

Chorda dorsalis. Um auch noch der Chorda zu gedenken, so liegt dieselbe innerhalb der Wirbelkörper und der trennenden Zwischenscheiben in dem Chordakanal, dessen innere Begrenzung noch durch eine Zellschicht mit platten, concentrisch zum Kanallumen gestellten, Kernen gebildet wird. Innerhalb der knorpeligen Wirbelkörper setzt sich diese Schicht aber durch nichts von dem übrigen Knorpel ab, sie ist also ebenfalls verknorpelt.

Beutelembryonen No. 45 und 45 a.

Von den beiden Embryonen, die die Bezeichnungen No. 45 und „etwa wie 45“ tragen (wofür ich kurz 45 a sagen werde), ist 45 a in Bezug auf die Entwicklung des Knorpels nur wenig weiter entwickelt als 44, während in 45 die Knorpelbildung schon beträchtlichere Fortschritte erkennen lässt. Dagegen ist letztere Serie in Bezug auf Erhaltungszustand und Färbung weniger gut, wodurch die Erkennbarkeit mancher Einzelheiten erschwert oder unmöglich wird. Wo nichts Besonderes bemerkt ist, gilt die nachfolgende Schilderung für beide Stadien.

Am zweiten Wirbel sind die Grenzen der Bogen und des Körpers immer noch erkennbar; die beiderseitigen Bogen sind dorsal noch nicht vereinigt. Die Chorda ist in dem Körper noch nachweisbar. Das Rippenrudiment ist gegen den Körper wie gegen den sehr kurzen Querfortsatz noch durch Zonen jüngeren Knorpels abgesetzt; es stellt eine Knorpelplatte dar, die ihre eine Fläche ventral-lateral, die andere dorsal-medial kehrt. Die frühere trennende Scheibe zwischen den Körpern des ersten und des zweiten Wirbels beginnt, zunächst in der Umgebung der Chorda, zu verknorpeln: es leitet sich so die Verschmelzung der beiden Wirbelkörper ein. Die Chorda selbst zeigt in der genannten Scheibe eine geringe Anschwellung.

Am Körper des ersten Wirbels ist der hintere breitere Theil von dem vorderen verjüngten (Dens) zu unterscheiden; letzterer, der auch noch von der Chorda dorsalis durchsetzt wird, ist bis auf den hinteren Abschnitt der Schädelbasis zu verfolgen.

Die beiden Bogen des ersten Wirbels werden durch die knorpelige hypochordale Spange unter einander verbunden; die Grenzen der ursprünglichen Componenten des nunmehrigen Atlas (zwei dorsale Bogen, zwei Centra der hypochordalen Spange) sind an dem jüngeren Charakter des Knorpels noch erkennbar. An den Bogen des ersten Wirbels setzt sich jetzt die ventrale Hälfte noch beträchtlicher als früher gegen die dorsale Hälfte ab. Sie ist erheblich breiter (in sagittaler Richtung) als diese, und als besonderer lateral gerichteter Auswuchs beginnt an ihr der Querfortsatz zu verknorpeln. So kann sie jetzt als *Massa lateralis* der dorsalen Bogenhälfte gegenübergestellt werden. Dem Occipitalfeiler liegt die

Massa lateralis eng an, nur durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt, in der auf Stadium 45 a streckenweise sogar schon ein Spaltraum als erster Anfang der Gelenkspaltenbildung (*Artic. atlanto-occipitalis*) vorhanden ist. Eine besondere Gelenkfläche ist jedoch noch nicht ausgebildet, die Contouren der Massa lateralis passen sich denen des Occipitalpfeilers (dessen Hinterrand als *Condylus occipitalis* vorgewölbt ist) noch nicht an. Die Serie 45, die an anderen Stellen bereits eine etwas weitere Entwicklung zeigt, lässt diesen Spaltraum noch nicht mit Sicherheit erkennen; in zwei Schnitten, die ihn zeigen, könnte es sich um Artefacte handeln.

Die dorsale Hälfte eines jeden Atlasbogens, oberhalb der Massa lateralis, entfernt sich weiter von dem Occipitalpfeiler, da sie etwas caudalwärts abgebogen ist. In dem lockeren Zwischengewebe zwischen beiden Theilen tritt der *N. cervicalis I* aus dem Wirbelkanal heraus. Die dorsale Bogenhälfte erreicht den dorsalen Umfang des Wirbelkanals noch nicht ganz; die beiderseitigen sind über dem letzteren erst durch einen Zug verdichteten Gewebes unter einander verbunden.

Ueber die Verbindungen zwischen den beiden ersten Wirbeln und dem Cranium ist etwas Neues nicht zu bemerken.

Beuteljunge No. 46, eben geboren.

Die beiden ersten Wirbel zeigen gegenüber dem vorigen Stadium nur geringfügige Weiterbildungen. Am zweiten Wirbel sind die Grenzen der Bogen gegen den Körper nicht mehr überall deutlich, die Bogen erreichen jetzt den dorsalen Umfang des Wirbelkanals, greifen aber noch nicht auf diesen über. Die *Chorda dorsalis* ist in der caudalen Hälfte des Körpers streckenweise bereits verschwunden; cranialwärts tritt sie wieder auf. Die frühere Zwischenscheibe zwischen dem ersten und zweiten Wirbel ist theilweise verknorpelt, aber noch bestimmbar; die *Chorda dorsalis* ist in ihr erweitert. Der „durchbohrte Querfortsatz“ ist fertig gebildet, die Grenzen seiner Componenten sind nicht mehr zu unterscheiden. Im Körper des ersten Wirbels, der jetzt somit schon theilweise mit dem des zweiten zusammengefloßen ist, lässt sich die *Chorda*, wenn auch sehr reducirt, noch erkennen. Sein vorderster Abschnitt ist als stark verjüngter Fortsatz (*Dens*) noch etwas weiter cranialwärts vorgewachsen und reicht, mit seinem cranialen Umfang dem Hinterrand der Schädelbasis angelagert, bis über die Dorsalfläche derselben empor. Seine Längsrichtung bildet mit der Längsrichtung der letzteren sicherlich einen sehr scharfen Winkel, dessen Grösse bei der angewandten Schnittrichtung nicht genau bestimmbar ist, doch scheint er sogar kleiner als ein Rechter zu sein. Die *Chorda dorsalis* zeigt demnach bei ihrem Uebertritt aus dem *Dens* auf die Schädelbasis eine sehr scharfe Knickung. Der Atlasring ist dorsal noch nicht geschlossen, im Uebrigen aber eine knorpelige Einheit. Am cranialen Umfang einer jeden Massa lateralis hat sich, entsprechend der Anlagerungsstelle an den *Condylus* des Occipitalpfeilers, eine pfannenförmige Verbreiterung gebildet, die sich dem hinteren abgerundeten Rande des *Condylus* von aussen anlegt; hinter dieser ist der Querfortsatz gut ausgebildet.

Zu sicheren Angaben über das Verhalten der Verbindungen zwischen den beiden ersten Wirbeln und dem Schädel ist der Erhaltungszustand der Serie in der fraglichen Gegend nicht geeignet. Eine Spaltbildung, von der nur nicht ganz sicher ist, wie weit sie als Kunstproduct betrachtet werden muss, findet sich zwischen dem ersten Wirbelkörper einerseits und den ihm anliegenden Theilen des Atlas (*hypochordale Spange*, *Massae laterales*) sowie dem *Septum interarticulare* andererseits. Letzteres, das der knorpeligen *hypochordalen Spange* dorsal aufsitzt, ist deutlicher geworden (s. nächstes Stadium). Auch zwischen den *Massae laterales* und den *Condyli occipitales* finden sich Spaltbildungen.

Beuteljunges No. 47.

Der Körper des ersten Wirbels ist jetzt mit dem des zweiten zu einer Einheit, dem Körper des Epistropheus, zusammengeflossen und bildet den ganzen vorderen Theil desselben. Die Lage der ursprünglichen Trennungsscheibe ist an einer starken Erweiterung der sonst sehr reducirten Chorda bestimmbar. Gegenüber den früheren Stadien hat der Körper des ersten Wirbels (also die nunmehrige craniale Hälfte des Epistropheus-Körpers) aber auch seine Gestalt etwas verändert: sein hinterer Theil hat sich stark in die Quere verbreitert und zeigt auf dem Querschnitt die Form eines queren Rechteckes, dessen Breite fast dreimal so gross ist als die Höhe (Textfig. 12). Um so schärfer setzt sich demzufolge von diesem Wirbelabschnitt vorn der zapfenförmig verjüngte Dens ab (Textfig. 13). Er wird an seiner Wurzel (ventral und lateral) von der cranialen Fläche des Körpers des Epistropheus umzogen, die sich caudalwärts auf die

Fig. 12.

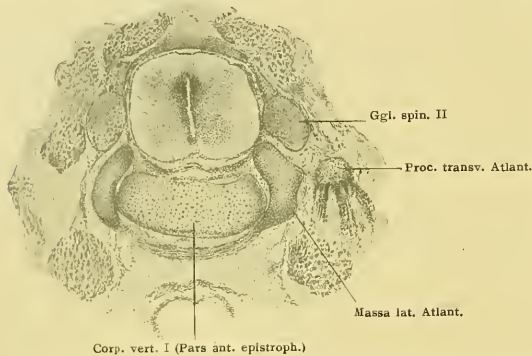


Fig. 13.

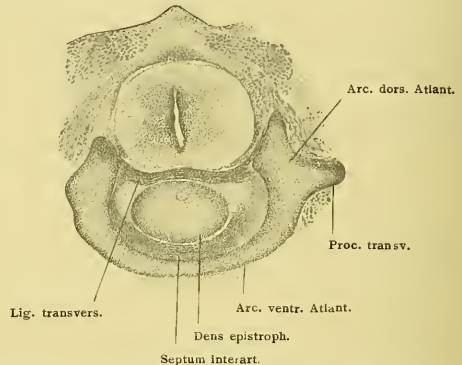


Fig. 12. Querschnitt durch den vom Körper des ersten Wirbels stammenden Abschnitt des Epistropheus und die Seitentheile des Atlanto-epistrophicalgelenkes. Serie 47, Objtr. 10, Reihe 4, Schnitt 1. Vergr. 27:1. Der Schnitt trifft die hintersten Abschnitte dieses Gelenkes, hinter dem ventralen Atlasbogen, von dem nur noch das Perichondrium getroffen ist.

Fig. 13. Querschnitt durch den Atlas, das Septum interarticulare und den Dens epistrophei. Serie 47, Objtr. 9, Reihe 6, Schnitt 3. Vergr. 27:1.

beiden Seitenflächen desselben fortsetzt (Fig. 12), und wie diese von dem Atlas umfasst wird (s. u.). Dabei ist besonders zu betonen, dass das Anlagerungsgebiet des Atlas am Epistropheus durchaus auf die craniale Hälfte des letzteren beschränkt bleibt, dass die Berührung zwischen beiden Wirbeln also nur zwischen Theilen des ursprünglichen ersten Wirbels zu Stande kommt: zwischen dem Körper einerseits und den beiden Bogenhälften und der hypochordalen Spange andererseits. — Die caudale, vom zweiten Wirbel stammende Hälfte des Körpers des Epistropheus zeigt ein ähnliches Querschnittsbild wie der verbreiterte Theil der cranialen Hälfte; mit ihr sind die beiden Bogenhälften homocontinuirlich verschmolzen. Zur dorsalen Vereinigung sind die letzteren noch nicht gelangt, doch lassen sie bereits den Beginn der Verknöcherung erkennen. Dem cranialen Umfang jedes Bogens liegt eine dünne perichondrale Knochenlamelle an, die sich auch etwas auf den medialen und den lateralen Umfang des Bogens fortsetzt. Der Knorpel unter ihr ist grossblasig und wenig gefärbt. Ueber den Querfortsatz ist etwas principiell Neues nicht zu berichten.

Vom Atlas ist vor allem anzuführen, dass seine Massae laterales sich auch in caudaler Richtung längs der Seitenflächen des ersten Wirbelkörpers (d. h. der nunmehrigen cranialen Hälfte des Epistropheus) ausgedehnt haben (Textfig. 12), so dass das Berührungsgebiet zwischen beiden Theilen nun ein viel beträchtlicheres geworden ist. Eine dünne Bindegewebsschicht trennt sie von einander. Die beiden Bogen-

hälften des Atlas sind dorsal noch unverbunden, doch finden sich auch auf ihnen schon, oberhalb der *Massae laterales*, perichondrale Knochenscheiden (Textfig. 14). Und zwar liegt jedem Bogen eine mediale und eine laterale Knochenlamelle an, die beide am vorderen wie am hinteren Umfang des Bogens in einander übergehen.

Das Verhalten des Atlas und des Septum interarticulare zum Epistropheus ist aus der Serie sehr schön erkennbar. Der ventrale Atlasbogen liegt dem breiten Theile des ersten Wirbelkörpers an (Textfig. 12 zeigt noch sein hinteres Perichondrium), nur durch eine dünne Bindegewebsschicht von diesem getrennt; dagegen bleibt zwischen dem genannten Bogen und der Unterfläche des Dens wegen der Verjüngung des letzteren ein grösserer Zwischenraum (Textfig. 13). Durch diesen erstreckt sich das Septum interarticulare,

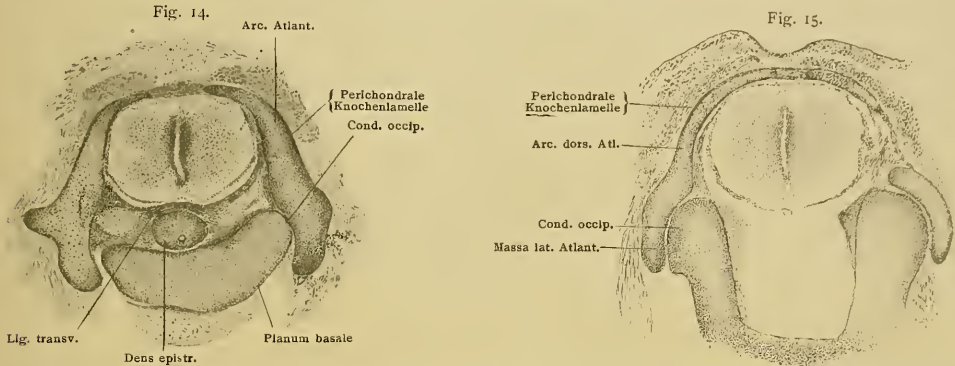


Fig. 14. Schnitt durch den hintersten Theil der Schädelbasis, den Atlas und den Dens epistrophei. Serie 47, Objtr. 9, Reihe 1, Schnitt 1. Vergr. 27:1. Die Schädelbasis ist nicht quer, sondern in ihrer ganz ventralen Partie etwa horizontal getroffen (in Folge der winkligen Stellung des Schädels gegen die Wirbelsäule).

Fig. 15. Schnitt durch die Seitentheile des Atlanto-occipitalgelenkes, dorsal von dem Schnitt der Fig. 14. Serie 47, Objtr. 8, Reihe 2, Schnitt 1. Vergr. 27:1. Auch dieser Schnitt liegt etwa parallel zur Schädelbasis, er trifft daher die grosse *Incisura intercondyloidea* ihrer ganzen Länge nach. Aus der grossen Lücke ist der Ausschnitt der Hirnhüllen von der Gehirnbasis als ausgefallen zu betrachten.

das somit vor der cranialen Fläche des breiteren Theiles des ersten Wirbelkörpers aufsteigt und seinen scharfen dorsalen Rand gegen den Dens kehrt (Textfig. 13). Zwischen den *Massae laterales atlantis* und den Seitenflächen des Epistropheus liegt noch lockeres Bindegewebe (Textfig. 12). Eine kleine Höhlenbildung macht sich bemerkbar in dem dichten Bindegewebslager jederseits von dem Dens, ventral vom *Lig. transversum* (Textfig. 13). Zwischen den *Massae laterales atlantis* und den *Condylis occipitales* bestehen noch dünne Bindegewebsschichten (Textfig. 14, 15); genauere Angaben über das Atlanto-occipitalgelenk lassen sich nicht machen, da vielfach Theile aus den Schnitten ausgefallen sind.

Beuteljunge No. 48 und 48 a.

Das Stadium 48 ist von SEMON (1894) abgebildet worden; den Kopf des Embryo, den ich mit 48 a bezeichnen möchte, erhielt ich nachträglich von Herrn Geheimrath FÜRBRINGER durch Vermittelung von Herrn Prof. KEIBEL in noch unversehrtem Zustande. Er ist etwas jünger als 48, doch bespreche ich beide zusammen. Auch auf dem Stadium 48 ist die frühere Grenze zwischen den Körpern des ersten und des zweiten Wirbels innerhalb des Körpers des Epistropheus noch erkennbar. Die Schnitte, die den letzteren longitudinal getroffen zeigen (doch fehlt das hintere Stück), lassen in ihm an einer Stelle ein kurzes, spindelförmig erweitertes Stück des Chordakanals erkennen (die Chorda hat sich von seinen

Wandungen] zurückgezogen) und von hier aus quer nach den Seiten ziehend eine schmale Knorpelzone, die sich durch ihr Aussehen von den cranial und caudal gelegenen Partien absetzt. Auf den meisten Schnitten erscheint sie etwas dunkler wegen dichter Stellung der Kerne (Taf. LXVII, Fig. 1). Die Zone ist durch alle Schnitte hindurch zu verfolgen (auch dorsal und ventral von der Chorda); für die Berechtigung, sie als die ursprüngliche trennende Scheibe zwischen erstem und zweitem Wirbelkörper aufzufassen, spricht auch, dass die craniale Gelenkfläche¹ des Epistropheus sich nur bis zu ihr caudalwärts ausdehnt. Die Chorda dorsalis setzt sich von der eben erwähnten Partie aus noch eine Strecke weit in die vordere Hälfte des Epistropheus fort, ist dagegen in der hinteren (soweit dieselbe wenigstens in den Schnitten vorhanden ist) verschwunden. Serie 48a zeigt ziemlich das gleiche Verhalten. Sehr scharf setzt sich der Dens von der Vorderfläche des Epistropheuskörpers ab (Taf. LXVII, Fig. 1); er ragt weit cranialwärts und liegt mit seiner Spitze auf der Dorsalfläche der Basalplatte des Schädels. Die beiden knorpeligen Bogen des Epistropheus erstrecken sich jetzt bis auf den dorsalen Umfang des Wirbelkanals, bleiben aber im Stadium 48a noch durch eine Zone nicht verknorpelten Gewebes von einander getrennt, im Stadium 48 ist die knorpelige Vereinigung erfolgt. Die perichondrale Knochenscheide (s. vor. Stadium) ist noch dünn und wenig ausgedehnt. An dem durchbohrten Querfortsatz sind in Stadium 48a die Grenzen der früheren Componenten noch eben erkennbar. (In Stadium 48 ist er nur theilweise in den Schnitten erhalten.)

Am nunmehrigen Atlas ist die ursprüngliche Zusammensetzung (Bogen und hypochordale Spange) nicht mehr erkennbar, die beiden Bogen bleiben im Stadium 48a dorsal noch durch eine Schicht unverknorpelten Gewebes getrennt, im Stadium 48 ist ihre dorsale Vereinigung erfolgt. Damit ist dann der Atlas in seiner definitiven Form fertig: man kann jetzt die für diese gebräuchliche Nomenclatur anwenden und einen ventralen Bogen, zwei Massae laterales und einen dorsalen Bogen unterscheiden. Der ventrale Bogen liegt jetzt dem Ventralumfang der Schädelbasis nahe an (Taf. LXVII, Fig. 4), und eine gleiche enge Berührung besteht zwischen den Massae laterales und den Condyli occipitales (Taf. LXVII, Fig. 1—3). Auf welchem Wege die erstgenannte Annäherung erfolgt ist, ist namentlich wegen des Mangels von Sagittalerien nicht ersichtlich; es mag dabei eine Verbreiterung der ventralen Atlaspange in sagittaler Richtung, vielleicht aber auch eine Lageveränderung des Atlas stattgefunden haben. Die Knochenbildung ist gegenüber dem vorigen Stadium noch etwas zurück und beschränkt sich auf eine dünne perichondrale Knochenlamelle am medialen Umfang der dorsalen Bogenhälfte jeder Seite.

Die Bildung der Gelenke hat nun auch Fortschritte gemacht, und letztere zeigen sich auf Stadium 48 bereits in dem Verhalten, das sie auf Stadium 50 und im erwachsenen Zustande darbieten. Es besteht also eine einheitliche *Articulatio atlanto-epistrophica*, eine einheitliche *Articulatio atlanto-occipitalis* und eine *Communication* beider. Die *atlanto-epistrophicale* Gelenkspalte dehnt sich vor der ganzen cranialen Fläche des Epistropheus sowie an der Ventralfläche des Dens aus und setzt sich von hier aus jederseits an den lateralen Umfang des Epistropheus fort, hier die ganze Höhe desselben einnehmend (Taf. LXVII, Fig. 1—3). Sie liegt dabei durchaus an dem früheren ersten Wirbelkörper. Ihre craniale Begrenzung erfährt sie durch den Atlas und das *Septum interarticulare*, eine kräftige Bindegewebsplatte, deren ventraler Rand am Dorsalumfang des ventralen Atlasbogens, seitlich bis auf die Massae laterales reichend, befestigt ist, während ihr dorsaler Rand frei der Ventralfläche des Dens epistrophei anliegt, ohne mit ihm verwachsen zu sein (Taf. LXVII, Fig. 2, 3). Dieses *Septum* liegt zusammen mit dem ventralen Atlasbogen (der hypochordalen Spange) vor dem cranialen Abschnitt der Gelenkfläche des Epistropheus, während den beiden Seitenschenkeln derselben die Massae laterales des Atlas gegenüberliegen (Taf. LXVII, Fig. 2, 3). Auf Stadium 48 besteht, wie gesagt, zwischen den genannten Theilen bereits eine einheitliche wirkliche Gelenkspalte, auf Stadium 48a dagegen noch lockeres

Zwischengewebe. — Die einheitliche Gelenkspalte der *Articulatio atlanto-occipitalis* erstreckt sich am Cranium über die beiden Condyli und über das zwischen beiden gelegene mediane Gebiet der Schädelbasis (Taf. LXVII, Fig. 1—4). Hier, also am ventralen Umfang des Foramen occipitale magnum, gehen die beiderseitigen Condylen-Gelenkspalten in einander über. Am Atlas liegen die seitlichen Gelenkpfannen vorn auf den *Massae laterales*, der mittlere Theil der Gelenkspalte dehnt sich vor der hypochordalen Spange und dem diese ergänzenden *Septum interarticulare* aus (Taf. LXVII, Fig. 3).

Die bemerkenswertheste Thatsache ist, dass bereits auf dem Stadium 48, dem frühesten, auf dem die Gelenkspalten gut ausgebildet sind, eine Communication der atlanto-occipitalen und der atlanto-epistrophicalen Höhle besteht. Beide werden durch das *Septum interarticulare* nur unvollkommen von einander getrennt und fließen oberhalb seines freien Randes zusammen (Taf. LXVII, Fig. 2). Mit anderen Worten: es dehnt sich der mittlere Theil der atlanto-epistrophicalen Gelenkhöhle zwischen dem *Septum interarticulare* und der Unterfläche des *Dens* cranialwärts bis zum Uebergang in die atlanto-occipitale Gelenkhöhle aus. Das *Septum* ist somit ein *Septum incompletum*.

Ueber das *Lig. transversum* und die *Ligg. alaria* ist nichts Neues zu sagen.

Beuteljunges No. 49.

Ueber den Zustand der beiden ersten Wirbel auf diesem Stadium ist nichts auszusagen, da der Schnitt, durch den der Kopf vom Rumpfe getrennt ist, durch die Occipitalregion hindurchgeht, von den Wirbeln also nichts mehr in den Schnitten der Serie erhalten ist.

Beuteljunges No. 50.

Das Stadium 50 ist das älteste der mir zur Verfügung stehenden, auf dem der Atlas und Epistropheus erhalten sind, und von dem sich somit Angaben über das Verhalten dieser Wirbel und ihrer Verbindungen machen lassen. In dem noch durchweg knorpeligen Körper des Epistropheus ist noch der Chordakanal erkennbar, hinten mit der von dem *Nucleus pulposus* eingenommenen Höhle der Zwischenwirbelscheibe zwischen Epistropheus und drittem Wirbel zusammenhängend. Der sehr enge Kanal zeigt nur in der Mitte des Körpers eine spindelförmige Erweiterung, durch die auch jetzt noch die Zusammensetzung des Körpers aus einer vorderen und einer hinteren Hälfte (den Körpern des ersten und des zweiten Wirbels entsprechend) angedeutet ist. Von der vorderen Hälfte setzt sich der Zahn scharf und deutlich ab. Bezüglich der Bogen wäre zu erwähnen, dass von ihrer dorsalen Vereinigungsstelle aus eine mediane Platte, der Dornfortsatz, zu verknorpeln beginnt. Die perichondrale Knochenrinde am cranial-medialen Umfang des Bogens besitzt noch eine sehr geringe Ausdehnung. — Vom Atlas sei besonders angeführt, dass der Querfortsatz eine in cranio-caudaler Richtung sehr ausgedehnte horizontale Platte darstellt, die vorn in einen kurzen hakenförmigen Fortsatz ausläuft, der den vor dem Querfortsatz in dorso-ventraler Richtung verlaufenden *N. spinalis I* von lateral her umgreift. Seine Spitze wird durch einen Zug verdichteten Bindegewebes mit der Hinterfläche der *Massa lateralis* verbunden. Es besteht somit bereits ein *Foramen alare*, das jedoch noch nicht völlig knorpelig geschlossen ist. Die Verknöcherung hat auch an den Atlasbogen keine Fortschritte gemacht.

Ueber die beiden Kopfgelenke ist etwas Neues nicht zu sagen; vom Atlanto-occipitalgelenk sei nur bemerkt, dass die Fläche des ventralen Atlasbogens, die in die Gelenkhöhle blickt, auch jetzt noch von einer dünnen Bindegewebsschicht bedeckt ist (wie in Fig. 4 auf Taf. LXVII).

Beuteljunges No. 51a.

Die beiden ersten Wirbel fallen, da der Kopf zu kurz abgeschnitten ist, nicht mehr in den Bereich der Serie.

Erwachsene *Echidna*.

Atlas (Textfig. 16a—c).

Der Atlas der erwachsenen *Echidna*, der mir in 2 trockenen und 2 feuchten Exemplaren vorlag, lässt, wie der der meisten Säuger, einen Arcus ventralis, einen Arcus dorsalis und zwei Massae laterales, deren jede einen Processus transversus trägt, unterscheiden. Der Arcus ventralis ist in sagittaler Richtung schmal und zeigt drei Flächen: eine ventrale, eine dorsal-craniale und eine dorsal-caudale. Die letzteren beiden fallen von einer niedrigen, quer verlaufenden Kante nach vorn und hinten ab (Textfig. 16a). Die vordere Fläche bildet die mittlere Partie der Facies articularis anterior (für den Schädel); sie ist am trockenen Knochen nicht ganz glatt, wird aber auch von Knorpel überzogen. Die hintere Fläche hilft die Facies articularis posterior (für den Epistropheus) bilden, sie ist ebenfalls überknorpelt. An der trennenden Leiste zwischen beiden Flächen befestigt sich das Septum interarticulare. — Eine jede Massa lateralis trägt auf ihrer Vorderfläche eine Fovea articularis

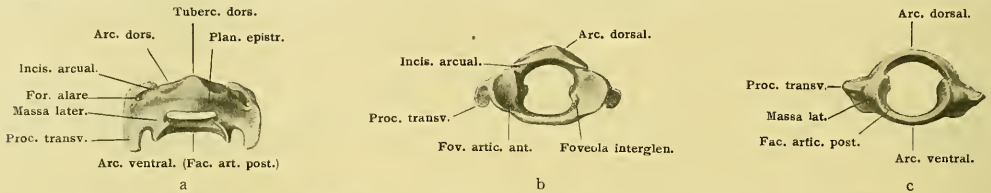


Fig. 16. Atlas einer erwachsenen *Echidna*. a von oben und etwas von hinten, b von vorn, c von hinten. $\frac{9}{10}$ nat. Gr.

anterior für einen Condylus occipitalis; die beiderseitigen Gruben werden durch die dorsal-craniale Fläche des ventralen Atlasbogens zu einer grossen, hufeisenförmig gekrümmten Facies articularis anterior vereinigt, an der sich jedoch die breiteren Seitentheile gegen den verbindenden schmalen Mitteltheil ziemlich scharf absetzen (Textfig. 16b). Dagegen erscheint die am caudalen Umfang des Atlas gelegene, ebenfalls hufeisenförmige, aber mit kleinerem Radius beschriebene Facies articularis posterior (für den Epistropheus) ganz einheitlich, wenn auch ihre auf den Massae laterales gelegenen Seitenschenkel sich gegenüber dem Mittelstück etwas verbreitern (Textfig. 16c). Zwischen beiden Gelenkflächen, dicht hinter dem medialen Rand einer jeden Fovea articularis anterior, findet sich auf jeder Massa lateralis ein kleines Grübchen mit rauhem Grunde, Foveola interglenoidea, die seitliche Befestigungsstelle des Septum interarticulare. An die Massa lateralis jeder Seite fügt sich der Processus transversus an, der eine horizontale, caudalwärts in ein hakenförmiges Ende auslaufende Platte darstellt. Ein Foramen transversarium fehlt, dagegen wird der Querfortsatz vorn in dorso-ventraler Richtung von einem engen Foramen alare durchbohrt, von dem aus eine Rinne über die Aussenfläche der Massa lateralis hinweg dorsal- und medialwärts aufsteigt, um über derselben durch das Foramen arcuale oder die Incisura arcualis in den Wirbelkanal einzumünden (Textfig. 16a und b; Textfig. 19a).

Der Arcus dorsalis ist breiter als der A. ventralis; an seinem Vorderrande springt ein niedriges Höckerchen (Tuberculum dorsale) vor, neben dem jederseits auf der Dorsalfläche des Bogens ein etwas eingedrücktes Muskelplanum liegt (Textfig. 16a). Die hintere Hälfte der Dorsalfläche ist etwas vertieft und durch eine Stufe von der vorderen etwas höher liegenden Hälfte abgesetzt; sie dient als Gleitfläche (Planum epistrophicale) für den Processus spinosus des Epistropheus (s. diesen). Dicht hinter dem vorderen Rande wird der dorsale Bogen, über der Massa lateralis, jederseits von einem Foramen arcuale durchsetzt, an dessen Stelle auch eine blosser Incisura arcualis vorhanden sein kann (Textfig. 16a, b; Textfig. 19a). In den 4 untersuchten Fällen war zweimal ein Foramen, zweimal nur eine

Incisura vorhanden, und zwar immer beiderseitig. Gegen dies Foramen, resp. diese Incisur steigt die vorhin erwähnte Rinne vom Foramen alare aus auf.

In der Benennung der dorso-ventralen Durchbohrung des Querfortsatzes als Foramen alare folge ich der veterinär-anatomischen Nomenclatur (ELLENBERGER-BAUM, MARTIN). Bekanntlich findet sich ein solches Foramen alare bei vielen Säugern, manchmal bei gleichzeitigem Vorhandensein eines Foramen transversarium. Auch ein Foramen, das den Arcus dorsalis nahe seinem vorderen Rande durchbohrt und für den N. spinalis I sowie für eine Arterie bestimmt ist, besitzen viele Säuger; den in der Veterinär-anatomie gebräuchlichen, aber wenig zweckmässigen Namen Foramen intervertebrale möchte ich vorschlagen durch „Foramen arcuale“ zu ersetzen. Bekanntlich besteht auch beim Menschen ein solches Foramen arcuale als nicht seltene Ausnahme, statt der gewöhnlich nur vorhandenen Rinne, deren zu eng gefasste Bezeichnung Sulcus A. vertebralis vergleichend-anatomisch nicht verwendbar ist und somit auch besser durch Sulcus arcualis zu ersetzen wäre.

Epistropheus (Textfig. 17 a und b).

Der Epistropheus lässt den sagittal sehr ausgedehnten und vorn in den Dens verlängerten Körper (Corpus), den in den breiten, plattenförmigen Processus spinosus übergehenden Arcus und jederseits den von einem Foramen transversarium durchbohrten Processus transversus unterscheiden. Hintere Gelenkfortsätze fehlen. Der Körper lässt einen längeren hinteren Abschnitt erkennen, der auf dem Querschnitt die Form eines queren Rechteckes besitzt und mit einer dementsprechend gestalteten vertieften caudalen Endfläche abschliesst, sowie einen vorderen Abschnitt, der an der Vereinigung mit dem hinteren verbreitert nach beiden Seiten vorspringt, vorn den Dens trägt und mit einer convexen cranialen Gelenkfläche abschliesst. Die Grenze beider Abschnitte finde ich in einem Fall (ich untersuchte zwei trockene Wirbel) durch eine quer den Körper durchsetzende Naht angedeutet. Am interessantesten verhält sich der Dens und seine Umgebung. Der Fortsatz selbst ist nur ein dorso-ventral abgeflachter, schmaler und kurzer Zapfen, mit einer mässig gewölbten dorsalen und einer in querer Richtung etwas stärker gekrümmten ventralen Fläche. An den Körper des Epistropheus setzt er sich so an, dass seine Dorsalfläche etwa in gleicher Flucht mit der des Körpers liegt, während ventral und lateral von seiner Abgangsstelle der craniale Umfang des Epistropheuskörpers frei ist. Derselbe wird eingenommen von der grossen Gelenkfläche für den Atlas, Facies articularis anterior, die sich jederseits nach rückwärts eine Strecke weit an den Lateralumfang des Epistropheuskörpers fortsetzt, somit im Ganzen hufeisenförmig gestaltet ist. An dem oben erwähnten Epistropheus, der noch die Quernaht besitzt, zeigt sich, dass die craniale Gelenkfläche durchaus auf den vorderen Abschnitt des Körpers beschränkt ist. Gegen die Ventralfläche des Körpers ist die craniale Gelenkfläche durch einen scharfen, etwas vortretenden Rand begrenzt, dagegen geht sie ohne Grenze in die ebenfalls geglättete Ventralfläche des Dens über. Im Uebrigen ist sie nicht nur in toto von rechts nach links convex gekrümmt, sondern auch etwas in dorso-ventraler Richtung. Ihr Knorpelüberzug setzt sich ohne Unterbrechung auf die Ventralfläche des Dens fort.

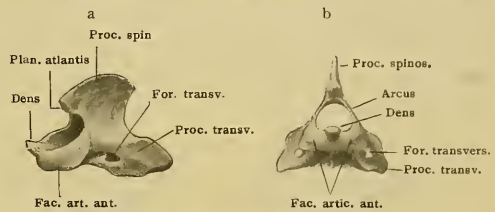


Fig. 17. Epistropheus einer erwachsenen *Echidna*. a von links, b von vorn. $\frac{9}{10}$ nat. Gr.

Die beiden Bogenhälften stellen sagittal ausgedehnte Platten dar, die der hinteren Hälfte des Corpus epistrophei aufsitzen und in den ebenfalls eine ausgedehnte median gestellte Knochenplatte bildenden Processus spinosus übergehen. Eine interessante Einrichtung zeigt sich noch unter dem vorderen Ende des letzteren, da, wo die Vorderränder beider Bogenhälften zusammenstossen. Hier findet sich eine

kleine cranial- und ventralwärts blickende Fläche (Textfig. 17a, *Planum atlantis*), die sich der hinteren Hälfte des *Arcus dorsalis atlantis*, dem *Planum epistrophicale* (Textfig. 16a) auflegt und offenbar auf dieser bei den Drehbewegungen im *Atlanto-epistrophicalgelenk* hin und her schleift, aber auch eine Ueberstreckung in diesem Gelenke verhüten wird.

Endlich wäre noch von dem *Processus transversus* zu erwähnen, dass derselbe eine vertical stehende Platte darstellt, die vom hinteren Theil des *Epistropheuskörpers* ausgeht, schräg nach hinten und aussen gerichtet ist und an ihrer Wurzel von einem *Foramen transversarium* durchbohrt wird (Textfig. 17a).

Articulatio atlanto-epistrophica und *Articulatio atlanto-occipitalis* (Textfig. 18 und 19).

An 3 erwachsenen Exemplaren von *Echidna* konnte ich mich auch über das *Atlanto-occipital-* sowie über das *Atlanto-epistrophicalgelenk* unterrichten und dabei feststellen, dass auch im erwachsenen Thier jedes der beiden Gelenke einheitlich ist und dass beide auch unter einander zusammenhängen, somit, streng genommen, nur eine grosse *Articulatio capitis* besteht, die durch ein *Septum interarticulare* unvollständig in eine hintere und eine vordere Hälfte getheilt wird. Aus diesem Grunde bespreche ich zuerst die Gelenkkörper beider Gelenke und dann erst gemeinsam die Kapsel und das *Septum interarticulare*.

An der Zusammensetzung der *Art. atlanto-epistrophica* (Textfig. 18a) betheiligen sich die *Facies articularis anterior* des *Epistropheus* nebst der Unterfläche des *Dens* einerseits sowie die *Facies*

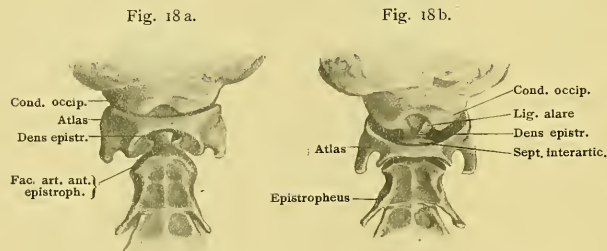


Fig. 18a. *Atlanto-epistrophical- und Atlanto-occipitalgelenk* einer erwachsenen *Echidna*, von der *Ventralseite*, nach *Entfernung* der *ventralen Kapselwand*. Der *Atlas* ist so nach *vorn* gelegt, dass der *Einblick* in das *Atlanto-epistrophicalgelenk* besonders *frei* wird. $\frac{2}{10}$ nat. Gr.

Fig. 18b. Dasselbe *Präparat* wie *Fig. 18a*, doch ist der *Atlas* nach *hinten* gelegt, so dass vor *allem* das *Atlanto-occipitalgelenk* *übersehbar* wird. Man sieht die *Spitze* des *Dens* über dem *Septum interarticulare* *hinweg* in die *atlanto-occipitale Gelenkhöhle* *vorragen*, und die *Ligg. alaria*, die von ihm *ausgehen*.

articularis posterior des *Atlas* andererseits. Die genannten Flächen, also auch die *Ventralfläche* des *Dens*, sind *überknorpelt*. Vergleicht man die *Facies articularis anterior* des *Epistropheus* mit der *Facies articularis posterior* des *Atlas*, so sieht man leicht, dass beide sich *durchaus nicht völlig entsprechen*. Beide sind *hufeisenförmig* gestaltet, aber während die *Schenkel* des *Hufeisens* sich an der *Atlasgelenkfläche* *hauptsächlich*, und zwar *recht beträchtlich*, *aufwärts krümmen*, wenden sich die an der *Epistropheusfläche* *mehr nach rückwärts* (vergl. Textfig. 16c und 17a). Passt man *zwei zusammengehörige Wirbel* auf einander, so sieht man denn auch, dass für *gewöhnlich* eine *völlige Deckung* der *Gelenkflächen* nicht besteht; der *ventrale Atlasbogen* liegt dabei *vielmehr* nur dem *ventralen Rand* des *vorderen mittleren Abschnittes* der *epistrophicalen Gelenkfläche* an, lässt den *grösseren Theil* derselben aber *frei*. Dieser blickt demnach für *gewöhnlich* nicht gegen den *Atlas*, sondern gegen das *noch zu schildernde Septum interarticulare*. An einem mir *vorliegenden macerirten Epistropheus* lassen sich *übrigens* die *Grenzen* des *mittleren Abschnittes* der *Gelenkfläche* gegen die *beiden seitlichen* gut erkennen: sie *verlaufen* der *Hauptsache* nach in *dorso-ventraler* Richtung über die *Gelenkfläche* *hinweg*. Ausser der *cranialen Fläche* des *Epistropheus* blickt nun aber auch noch der *grösste Theil* der *Unterfläche* des *Dens* in die *Höhle* des

Atlanto-epistrophicalgelenkes, doch tritt sie, wenn auch überknorpelt, nicht in directe Articulation mit dem ventralen Atlasbogen, sondern liegt ebenfalls dem Septum interarticulare an.

Die Gelenkkörper, die die ebenfalls einheitliche *Articulatio atlanto-occipitalis* (Textfig. 18 b) hauptsächlich zusammensetzen, sind: die beiden Occipitalcondylen, die in verschiedener Weise an der Schädelbasis zusammenhängen, sowie die grosse *Facies articularis anterior* des Atlas, die aus den beiden *Foveae articulares anteriores* und dem verbindenden Gebiet des ventralen Atlasbogens besteht. Dazu ragt aber auch noch die Spitze des *Dens epistrophei* mit ihrer Unterfläche in die Gelenkhöhle hinein. Hält man Schädel, Atlas und Epistropheus so zusammen, dass die Gelenkflächen gut auf einander passen, so erhält man eine Stellung der Knochen zu einander, bei der die Längsaxe des Epistropheus mit der der Schädelbasis etwa einen rechten Winkel bildet. Dass diese Haltung thatsächlich die gewöhnliche Gleichgewichtslage der Gelenke darstellt, geht übrigens schon aus der Lage und Form der Occipitalcondylen hervor, von deren Oberfläche ein grosser Abschnitt basalwärts blickt. Bei dieser Haltung passt der *Dens* des Epistropheus genau in den vorderen Einschnitt am vorderen Umfang des *Foramen occipitale magnum* und liegt mit seiner Ventralfläche dem Vorderrand dieses Ausschnittes an, während seine Spitze ein wenig über das Niveau der Dorsalfläche der Schädelbasis emporragt. Man kann sich schon so die Betheiligung des *Dens epistrophei* an der Zusammensetzung des Atlanto-occipitalgelenkes deutlich klar machen.

Von den Gelenkflächen wäre noch zu bemerken, dass an 4 von mir untersuchten feuchten Schädeln die Knorpelüberzüge der bis an die Mittellinie heranreichenden *Condyli occipitales* am Vorderrand des *Foramen occipitale magnum* in einander übergehen (Textfig. 17 a und b), so dass man auch von einem grossen einheitlichen, aber von hinten her tief eingeschnittenen *Condylus* (*Condylus bifidus*, s. den zweiten Theil) sprechen könnte. Auch an der *Facies articularis anterior* des Atlas ist der Knorpelüberzug ein einheitlicher; allerdings macht dieser Ueberzug in dem einen mir vorliegenden Exemplar auf dem ventralen Atlasbogen einen etwas anderen Eindruck als auf den seitlichen *Foveae*, so dass er dort möglicher Weise nicht aus echtem Hyalinknorpel besteht. Doch muss ich das dahingestellt sein lassen. Von den Theilen, die beiden Gelenken gemeinsam sind, mag zunächst das *Septum interarticulare* geschildert sein (Textfig. 19 a und b). Dasselbe, eine kräftige Bindegewebsplatte, bildet eine unvollständige Scheidewand zwischen den beiden Gelenkhöhlen, die mondsichelförmig gestaltet ist. Ihr bogenförmiger ventraler *Margo affixus* befestigt sich am ventralen Bogen des Atlas, und zwar an dem niedrigen, quer verlaufenden First auf der Dorsalfläche desselben; die Befestigungslinie läuft jederseits in die kleine *Foveola interglenoidea* der *Massa lateralis* aus. Der dorsale, quer verlaufende Rand ist frei (*Margo liber*), er blickt

gegen die Ventralfläche des *Dens* und wird von diesem etwas eingedrückt, so dass er auch etwas cranialwärts blickt. Das *Septum* ergänzt somit sowohl die vordere wie die hintere Gelenkfläche des Atlas; seine Hinterfläche blickt in die atlanto-epistrophicale, seine Vorderfläche in die atlanto-occipitale Gelenkhöhle, und über seinem freien Rande gehen beide Gelenkhöhlen in einander über. Dem mittleren Theil der Caudalfläche des Septums liegt der *Dens epistrophei* eng an, so dass hier beide Theile an einander hin und her gleiten können. Neben dem *Dens* ist die Communication beider Gelenkhöhlen etwas weiter und freier.

Da das *Septum* die *Articulatio capitis* von ventral her unvollkommen in zwei Abschnitte theilt, so ergibt sich bezüglich der Gelenkkapsel als nothwendige Folgerung, dass die dorsale Wand dieses

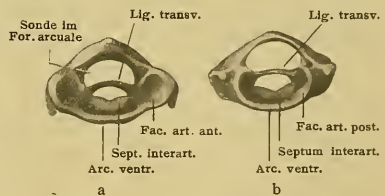


Fig. 19. Atlas mit *Septum interarticulare* und *Ligamentum transversum*, von einer erwachsenen *Echidna*. $\frac{9}{10}$ nat. Gr. a von vorn, b von hinten.

grossen Gelenkes eine einheitliche, für beide Abtheilungen gemeinsame ist. Dagegen werden die ventralen und lateralen Abschnitte der Kapsel durch den Atlas von einander getrennt. Die Kapsel des Atlanto-epistrophicalgelenkes befestigt sich am Epistropheus längs des ganzen ventralen und lateralen Randes (jeder Seite) der grossen Facies articularis anterior, am dorsalen Rande derselben dagegen nur bis zum Dens, denn hier tritt die Kapselbefestigungslinie an den Seitenrand des letzteren und geht dicht hinter seiner Spitze über seine Ventralfläche hinweg auf die andere Seite. Am Atlas folgt die entsprechende Befestigungslinie der Kapsel dem ventralen, lateralen und dorsalen Rande der Facies articularis posterior, tritt dann aber von der Stelle aus, wo der dorsale Rand der Gelenkfläche unter einem deutlichen Winkel in den medialen Rand umbiegt, nicht auf diesen über, sondern verlässt die caudale Gelenkfläche ganz, um über den medialen Umfang der Massa lateralis hinweg (oberhalb der Foveola interglenoidea) cranialwärts an den medialen Rand der Fovea articularis anterior zu treten, an dem sie weiterhin dorsalwärts aufsteigt, als Befestigungslinie der atlanto-occipitalen Gelenkkapsel. Als solche folgt sie dem dorsalen und lateralen Rande der Facies articularis anterior und geht längs des ventralen Randes derselben auf die andere Seite über. Die Befestigung der Kapsel des Atlanto-occipitalgelenkes am Schädel verhält sich sehr einfach, sie folgt nämlich in der Hauptsache dem Rande der beiden Condylen und des sie verbindenden Gebietes der Schädelbasis. Genauer gesagt, läuft sie, vom dorsalen Umfang des Condylus angefangen, am medialen Rande desselben entlang ventralwärts und, immer dem Rande des For. occipitale magnum folgend, auf die andere Seite — und ferner: von dem dorsalen Umfang des Condylus am lateralen Rande desselben herab und dann ebenfalls auf die andere Seite in einer Linie, die am mittleren Theil der Schädelbasis die Vorderränder beider Condylen unter einander verbindet. Dieser Theil der Befestigungslinie hält sich nicht genau an den Rand des überknorpelten Gebietes, sondern läuft etwas vor demselben über die Ventralfläche der Schädelbasis.

Dem Geschilderten zufolge bilden die ventralen und lateralen Kapselpartien beider Gelenke nichts Besonderes: sie spannen sich im Wesentlichen zwischen den Rändern der das Gelenk bildenden Flächen aus. Von der ventralen Kapselwand des Atlanto-occipitalgelenkes wäre höchstens noch erwähnenswerth, dass sie besonders schlaff ist, wie das ja auch sein muss, wenn anders das Thier im Stande sein soll, den Kopf aus der stark winklig abgeknickten Haltung nennenswerth emporzuheben. Das grösste Interesse nimmt die dorsale Kapselwand für sich in Anspruch, die vom Epistropheus aus nicht, wie man erwarten sollte, zum ventralen Atlasbogen, sondern mit Ueberspringung des letzteren direct zum Schädel geht, wo sie am ventralen Umfang des Foramen occipitale magnum ansetzt. Nur die lateralen Ränder dieser Kapselpartie sind an den Massae laterales des Atlas befestigt: im Uebrigen geht sie jederseits in den dorsalen Theil der Gelenkkapsel zwischen Condylus occipitalis und Fovea articularis anterior über. In diese dem atlanto-epistrophicalen und dem atlanto-occipitalen Gelenk gemeinsame Kapselwand ist der Dens epistrophei gewissermassen als Verstärkung eingefügt. Ausserdem wird sie aber noch verstärkt durch drei Bänder, das Lig. transversum und die Ligg. alaria. Das Lig. transversum gehört dem hinteren Theil der Kapselwand an. Es befestigt sich jederseits an der Massa lateralis atlantis vor der Stelle, wo der dorsale Rand der Fovea articularis posterior in den medialen umbiegt, und zieht, zwischen diesen Stellen beider Seiten ausgespannt, theils über den dorsalen Umfang der Wurzel des Dens hinweg, theils befestigt es sich an ihm. Demnach sind nur seine beiden Seitentheile in die dorsale Gelenkkapsel (und zwar in die schmalen Partien seitlich vom Dens) eingewebt; der mittlere Theil hat dagegen nichts mehr mit der Kapsel zu thun, sondern liegt dorsal vom Dens. Das Lig. transversum bildet ein sehr starkes Befestigungsband für den Dens. Die beiden Ligg. alaria (Textfig. 18a) gehören dem vorderen Theil der dorsalen einheitlichen Kapselwand an. Sie entspringen an der Spitze des Dens dicht neben einander und ziehen divergirend cranialwärts zum Ventralumfang des Foramen occipitale magnum, wo sie jederseits in einiger Entfernung von der Mittellinie

über dem Innenrand des Condylus ansetzen. Dass durch die drei geschilderten Bänder der Dens sehr stark am Atlas und am Schädel befestigt wird, liegt auf der Hand. Im Uebrigen kann man wohl annehmen, dass er je nach der Haltung des Kopfes und des Atlas mehr oder minder vollständig hinter dem Septum interarticulare in dem Raume des Atlanto-epistrophicalgelenkes liegen oder über den dorsalen freien Septumrand hinweg in den Raum des atlanto-occipitalen Gelenkes vorragen wird.

Zweiter Theil.

Zusammenfassende Darstellung der Entwicklung der beiden ersten Wirbel und der Kopfgelecke. Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

A. Gang der Entwicklung.

Für das Studium der ersten Entwicklung der Anlagen der beiden vordersten Wirbel ist das vorhandene Material nicht geeignet, da auch das jüngste Stadium schon den Zustand zeigt, den FRORIEP als den primitiven bezeichnet, dem aber bereits wichtige andere vorausgegangen sind. Die frühesten Vorgänge fallen somit nicht in den Bereich der Darstellung. Aber auch für die zunächst sich anschliessenden Umwandlungen ist das vorliegende Material nicht günstig. Die Gründe dafür liegen einerseits in der geringen Zahl der vorhandenen Stadien und andererseits in der Schnittrichtung der Serien. Vor allem fehlen die für die fragliche Untersuchung unerlässlichen Sagittalserien ganz; die in Betracht kommenden Serien (No. 40, 41, 42, 43, 43 a) zeigen das Gebiet verschieden, theils mehr transversal, theils mehr horizontal getroffen. Dadurch aber wird die Erkennung mancher Vorgänge, so speciell die der Bildung der Körper, ausserordentlich erschwert, ja geradezu unmöglich.

Bekanntlich hat FRORIEP (1886) in seinen grundlegenden Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelsäule bei Rindsembryonen innerhalb dieses Vorganges drei Perioden unterschieden: den primitiven Zustand, die Uebergangsperiode und den definitiven Zustand, und wie A. WEISS (1901) will auch ich an dieser Unterscheidung festhalten und überhaupt die FRORIEP'sche Darstellung zu Grunde legen. Von den untersuchten *Echidna*-Stadien zeigen No. 40 und No. 41 den primitiven Zustand in principiell gleicher Form, wie er sich bei Rindsembryonen findet; Stadium 44 befindet sich bereits auf dem definitiven Zustand, auf dem die Verknorpelung in der Hauptsache vollendet ist, und so bleiben nur No. 42, 43 und 43 a für die Uebergangsperiode. Davon bieten 42 und 43 ganz unter einander übereinstimmende Verhältnisse; 43 a ist etwas älter, aber in Folge des mangelhaften Erhaltungszustandes und der rein transversalen Schnittrichtung in der fraglichen Gegend recht ungünstig für die Beurtheilung. Unter diesen Umständen kann ich auf die Ergebnisse bezüglich der Entwicklung in dieser Periode keinen grossen Werth legen; dagegen ist das Material für die spätere Entwicklung des Atlas und Epistropheus durchaus hinreichend und gestattet die Feststellung theils wichtiger Uebereinstimmungen, theils interessanter Abweichungen gegenüber den Befunden bei anderen Säugern mit hinlänglicher Sicherheit. Allerdings gilt dies nur bis zur Vollendung der knorpeligen Wirbel; von den Ossificationsvorgängen konnte nur noch das erste Auftreten von Knochenlamellen an den Bogen festgestellt werden; die späteren Stadien fehlen. Immerhin werden aber auch so die Verhältnisse im ausgebildeten Zustand genügend verständlich.

Der primitive Zustand der Wirbelsäule, wie ihn die Stadien 40 und 41 zeigen, entspricht dem, den FRORIEP für das Rind und A. WEISS (1901) für die Ratte beschrieben haben. In regelmässiger Aufeinander-

folge finden sich um die Chorda dorsalis dichtere (dunklere) und lockere (hellere) Querscheiben, von denen die ersteren, die primitiven Wirbelbogen (Vertebralstreifen, v. EBNER), lateral in aufsteigende Schenkel übergehen. Letztere liegen auf der Grenze zwischen je zwei Myotomen, reichen vorläufig erst bis zum Niveau der ventralen Enden der Spinalganglien am Lateralumfang des Rückenmarkes in die Höhe und sind noch etwas stärker verdichtet als die Querscheiben selbst. Diese stehen nicht ganz genau quer, sondern sind so über die Fläche gebogen, dass ihr lateraler Rand etwas weiter caudal steht als das von der Chorda durchsetzte Centrum. Die hellen Querscheiben werden lateral durch die in dorso-ventraler Richtung ziehenden Spinalnerven und Interprotovertebralarterien begrenzt; sie sind dünner als die dunklen, den primitiven Wirbelbogen angehörenden Querscheiben. Dieses Verhalten, das sich aus der Serie No. 41 (Horizontal-schnitte!) deutlich genug ergibt (Textfig. 1), steht in einem Gegensatz zu dem, das FRORIEP für Rinds-embryonen beschrieben hat: hier sind, wie auch FRORIEP's Abbildungen ergeben, die hellen Querscheiben in sagittaler Richtung wesentlich dicker als die dunklen. Eine hellere Gewebszone trennt auch die Querscheibe des ersten primitiven Wirbelbogens von dem basalen Theil der Anlage der Occipitalregion, die sich ähnlich wie ein primitiver Wirbelbogen verhält, doch mit der Besonderheit, dass das Gewebe der „Querscheibe“ in der unmittelbaren Umgebung der Chorda locker, und nur in der ventralen, hypochordalen Partie stärker verdichtet ist.

Die Stadien 42, 43, 43a repräsentiren bei *Echidna* die Uebergangsperiode FRORIEP's, zeigen aber etwas andere Verhältnisse, als der genannte Forscher bei Rinds-embryonen beschrieben hat. Der wichtigste Vorgang, der in die fragliche Periode fällt, ist das Auftreten knorpeliger Wirbelkörper. Sie sind im Stadium 43a, aus jungem Knorpel bestehend und von der Chorda dorsalis durchsetzt, unterscheidbar. Wie sie entstanden sind, war aus dem vorhandenen Untersuchungsmaterial nicht genau festzustellen, doch ergab die Durchmusterung der Serien den Eindruck, dass sie sich aus den dunklen Querscheiben der primitiven Wirbelbogen gebildet haben. Das steht freilich im Gegensatz zu den Angaben von FRORIEP und A. WEISS, nach denen beim Rind und bei der Ratte die Wirbelkörper in den hellen Querscheiben, also in den Interstitien zwischen den primitiven Wirbelbogen sich bilden. Ich muss es dahingestellt sein lassen, ob hier ein wirklicher Unterschied oder eine durch die Ungunst des Materials bedingte Täuschung vorliegt. Dagegen kann mit Sicherheit gesagt werden, dass die Körper und die aufsteigenden Bogen-schenkel selbständig und unabhängig von einander verknorpeln. Noch auf Stadium 43a ist diese Selbständigkeit der Körper und Bogen an den beiden ersten Wirbeln zu constatiren. Am ersten Wirbel bildet sich ausserdem in dieser Entwicklungsperiode aus den ventralen und lateralen Bezirken der dunklen Querscheibe des ersten primitiven Wirbelbogens die seit FRORIEP bekannte hypochordale Spange, die, den Ventral- und jederseitigen Lateralumfang des Wirbelkörpers umziehend, die beiderseitigen Bogenbasen unter einander verbindet. Sie besteht noch auf Stadium 43a aus unverknorpeltem verdichteten Gewebe, erst Stadium 44 zeigt sie im Beginn der Verknorpelung. Auch am zweiten Wirbel scheint es zur Bildung einer solchen hypochordalen Spange zu kommen, die jedoch nur von vorübergehender Existenz wäre. Das Fehlen von Sagittalserien macht eine sichere Entscheidung unmöglich. Die aus lockerem Gewebe bestehende Zwischenscheibe zwischen dem ersten und zweiten Wirbelkörper scheint — das ergibt ich schon aus dem Gesagten — aus der früheren hellen Querscheibe zwischen dem ersten und zweiten primitiven Wirbelkörper hervorzugehen. (Wie die bleibenden Intervertebralscheiben zwischen den übrigen Wirbeln entstehen, habe ich nicht verfolgt.) Auf die Besonderheiten des ersten Wirbelkörpers und seiner Verbindungen wird noch zurückzukommen sein.

Abgesehen von der Verknorpelung machen die aufsteigenden Schenkel der primitiven Wirbelbogen bis zum Stadium 43a noch andere bemerkenswerthe Veränderungen durch. Vom Stadium 42 an ist die

A. vertebralis als Anastomose zwischen den Interprotovertebralarterien vorhanden, und zugleich sind jetzt die Anlagen der Rippenrudimente an den einzelnen Bogen erkennbar. Auf den Stadien 40 und 41 war ihre Unterscheidung nicht möglich. Das Rippenrudiment des zweiten Wirbels bildet in den Stadien 42, 43 und 43a eine kurze, aus verdichtetem Gewebe bestehende Spange, die an ihrem medialen, zugleich ventralwärts gekehrten Ende continuirlich in die Seitenfläche des Wirbelkörpers nahe von dessen unterer Kante übergeht und an ihrem lateralen, zugleich dorsalwärts gekehrten Ende continuirlich mit dem aufsteigenden Bogenschenkel nahe seinem ventralen Ende zusammenhängt. Die *A. vertebralis* verläuft über der Rippen- spange, zwischen ihr und der Seitenfläche des Wirbelkörpers. Eine entsprechende Gewebsspange zeigt sich in den Stadien 42 und 43 auch am ersten Wirbel; auf Stadium 43a ist sie nur noch undeutlich festzustellen. Später ist keine Spur mehr von ihr nachweisbar. Dagegen macht sich auf Stadium 43a am Bogen des ersten Wirbels dorsal von der *A. vertebralis* bereits ein kurzer, lateral gerichteter Auswuchs, aus verdichtetem Gewebe bestehend, bemerkbar: die Anlage des Querfortsatzes.

An der Anlage der Occipitalregion prägt sich im Laufe der Uebergangsperiode der Gegensatz zwischen der direct perichordal gelagerten Gewebspartie und der „hypochordalen Platte“ schärfer aus. In Stadium 43a sind sowohl die letztere (die den occipitalen Abschnitt der Basalplatte bildet) wie die beiden aufsteigenden Theile der Region (die Occipitalpfeiler) verknorpelt und unter einander homocontinuirlich vereinigt — wie es scheint, ist die Verknorpelung der drei Theile selbständig erfolgt. Das der Platte aufliegende perichordale Gewebe ist dagegen noch unverknorpelt und geht caudalwärts in die Anlage des ersten Wirbelkörpers über. Zwischen der Basalplatte und den anschliessenden Theilen der Occipitalpfeiler einerseits und der hypochordalen Spange und den Bogen des ersten Wirbels andererseits lagert noch indifferentes Bindegewebe.

Mit dem Stadium 44 beginnt der definitive Zustand, d. h. die Periode in der Entwicklung der Wirbelsäule, die gerade für die beiden ersten Wirbel so bedeutungsvoll ist, weil in ihr die besonderen Eigenthümlichkeiten der letzteren sich ausbilden.

Am zweiten Wirbel stellt sich knorpelige Homocontinuität zwischen dem Körper und den Bogen her; in der Folge wachsen die letzteren weiter dorsalwärts und vereinen sich (Stadium 48) dorsal über dem Rückenmark. Im Anschluss an die dorsale Bogencommissur bildet sich der Processus spinosus als longitudinal sehr ausgedehnte mediane Platte (auf Stadium 50 im Beginn). Das Rippenrudiment ist auf Stadium 44 bereits knorpelig und medial mit dem Körper, lateral mit einem kurzen, an der Bogenwurzel entstandenen Querfortsatz verschmolzen; es hat sich so der durchbohrte Querfortsatz gebildet, der von der *A. vertebralis* durchsetzt wird und weiterhin bedeutend an Ausdehnung zunimmt. Die Bogen beginnen schon in Stadium 47 perichondral zu verknöchern, während der übrige Wirbel um diese Zeit noch ganz knorpelig ist. Ebenso liegen die Dinge auch noch in Stadium 50, dem ältesten Beuteljungen, auf dem die Wirbel zu untersuchen waren. Der wichtigste Vorgang, der den zweiten Wirbel zum definitiven *Epistropheus* macht, ist sein Zusammenfluss mit dem Körper des ersten Wirbels.

Der Körper des ersten Wirbels zeigt sich gleich nach der Verknorpelung (Stadium 43a) in seiner vorderen Hälfte verjüngt, also abgestumpft conisch gestaltet. Die vordere Hälfte wird ventral und lateral von der durch eine dicke Gewebsmasse gebildeten hypochordalen Spange und den Bogen des ersten Wirbels umzogen.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung verändert sich die Gestalt des ersten Wirbelkörpers durch zwei Momente. Zunächst verknorpelt im Anschluss an sein vorderes Ende das vor ihm gelegene, die Chorda dorsalis unmittelbar umgebende Gewebe, das sich mit der Chorda bis auf den hinteren Theil der Basis der Occipitalregion heraufstreckt. So vergrössert, bildet jetzt (schon auf Stadium 44) der vordere Theil des

ersten Wirbelkörpers einen zapfenförmigen Fortsatz, der dem hinteren, breiteren und höheren Abschnitt des Wirbelkörpers in seiner oberen Hälfte ansitzt. Der Gegensatz wird dann weiterhin noch dadurch stärker, dass der hintere Abschnitt des ersten Wirbelkörpers sich, vor allem in transversaler Richtung, beträchtlich vergrößert, so dass er ventral und besonders zu den Seiten des Fortsatzes „gesimsförmig“ vorspringt. Von dem Körper des zweiten Wirbels wird der des ersten noch eine Zeit lang nach der Verknorpelung durch eine nicht verknorpelte Scheibe getrennt; später (Stadium 45, 46, 47) verknorpelt dann auch sie, und es entsteht so der einheitliche knorpelige Körper des *Epistropheus*, an dem der frühere Körper des zweiten Wirbels den hinteren, der des ersten Wirbels den vorderen Abschnitt darstellt. An letzterem wieder bildet der geschilderte zapfenförmige Fortsatz den *Dens* oder *Processus odontoideus*, der somit nicht den ganzen Körper des ersten Halswirbels, sondern nur einen kleinen vorderen Theil desselben repräsentirt. Seine Wurzel wird ventral und zu beiden Seiten von der cranialen (somit hufeisenförmig gestalteten) Fläche des *Epistropheus* umzogen, die dem hinteren gesimsförmig vorspringenden Abschnitt des ersten Wirbelkörpers angehört, und der der aus den beiden Bogen und der hypochordalen Spange des ersten Wirbels gebildete Atlas anliegt. Mit der Ausbildung der *Massa lateralis* (s. u.) dehnt sich der letztere auch an der Seitenfläche des *Epistropheus* caudalwärts aus (Stadium 47), indessen lässt sich feststellen, dass er sich auf die craniale, vom ersten Wirbelkörper stammende Hälfte desselben beschränkt, aber nicht auf die caudale Hälfte, die vom zweiten Wirbelkörper geliefert wurde, übergreift. Der ganze, den *Dens* sowie die ihn umgebende, cranialwärts und nach beiden Seiten blickende Gelenkfläche tragende Theil des definitiven *Epistropheus* entspricht dem ursprünglichen Körper des ersten Wirbels.

Wenn oben gesagt wurde, dass der vordere Theil des *Dens* dadurch entsteht, dass im Anschluss an den ersten Wirbelkörper auch das perichordale Gewebe verknorpelt, das sich bis auf die Schädelbasis erstreckt, so soll damit nicht gesagt sein, dass die Verknorpelung wirklich am ersten Wirbelkörper beginnt und von hier nach vorn vorschreitet. Es wäre auch möglich, dass das fragliche Gewebe selbständig verknorpelt, wie es WEISS für die Ratte beschrieben hat; das Fehlen zahlreicherer Stadien verhindert die Entscheidung. WEISS fand, dass der vorderste Theil des *Dens* auch nach der Verknorpelung sich von dem übrigen Theil deutlich absetzt, und zieht daraus wie aus der Topographie zur Occipitalregion den Schluss, dass er gar nicht mehr dem ersten Wirbel, sondern bereits der Occipitalregion zugehört. Da auch bei *Echidna* der vorderste Theil des *Dens* auf Kosten von perichordalem Gewebe entsteht, das zwischen dem ersten Wirbelkörper und der Occipitalanlage liegt, ja sogar sich auf die letztere heraufschiebt, so erscheint mir jene Auffassung als sehr glaubwürdig. (S. auch die weiter unten folgenden allgemeinen Bemerkungen.)

Die beiderseitigen Bogen des ersten Wirbels verknorpeln (Stadium 43a) ganz selbständig und unabhängig vom Körper, mit dem sie auch niemals homocontinuirlich vereinigt werden. Dagegen kommen sie unter einander am ventralen Umfang der cranialen verjüngten Hälfte des ersten Wirbelkörpers zur knorpeligen Vereinigung durch die schmale hypochordale Spange, die selbständig von zwei (bilateral gelagerten) Centren aus verknorpelt (Stadium 44). Die 4 selbständig entstandenen Stücke (2 Bogen, 2 Hälften der hypochordalen Spange) verschmelzen (Stadium 45) homocontinuirlich knorpelig mit einander, so dass nun ein hypochordal geschlossener Knorpelbogen entstanden ist, der mit seinem ventralen Theil den ersten Wirbelbogen ventral und zu beiden Seiten umzieht und dabei der cranialwärts blickenden Fläche des hinteren breiten Abschnittes dieses Wirbelkörpers anliegt. Erst wesentlich später (Stadium 48) erfolgt auch dorsal vom Rückenmark knorpelige Vereinigung beider Bogen des ersten Wirbels, womit dann der definitive Atlas knorpelig gebildet ist. Vorher gestaltet sich der ventrale Abschnitt eines jeden ursprünglichen Atlasbogens unter Verdickung zu der *Massa lateralis* um (Stadium 45), an der als lateralwärts gerichteter Auswuchs der schon früher (Stadium 42) als Gewebsverdichtung aufgetretene Querfortsatz ver-

knorpelt. Am cranialen Umfang der *Massa lateralis*, der dem Occipitalpfeiler sehr eng benachbart ist, bildet sich (Stadium 46) in Anpassung an den hier entstehenden *Condylus* eine Gelenkpfanne (*Fovea articularis anterior*), die dem *Condylus* von aussen anliegt; der caudale Umfang der *Massa lateralis* dagegen passt sich dem Seitentheil der cranialen Fläche des ersten Wirbelkörpers (d. h. der vorderen Hälfte des *Epistropheus*) an und dehnt sich auch, wie schon oben erwähnt, auf die Seitenfläche dieses Wirbelkörpers aus. So bildet sich am caudalen Umfang der *Massa lateralis* die *Fovea articularis posterior*. Die hypochordale Spange umzieht anfangs nur in schon geschilderter Weise den ersten Wirbelkörper und liegt dabei der cranialen Fläche des hinteren verbreiterten Abschnittes dieses Wirbelkörpers an; später (Stadium 48a) erscheint sie auch in engerer Nachbarschaft der Schädelbasis, deren Ventralfläche sie anliegt. Wie sich die Annäherung beider Theile an einander vollzogen hat, war nicht genau festzustellen, doch scheinen zwei Vorgänge daran betheilt gewesen zu sein: eine stärkere winklige Abknickung des Schädels gegen die Wirbelsäule und eine Verbreiterung der hypochordalen Spange selbst. Zwischen der letzteren (dem *Arcus ventralis* des definitiven Atlas) und der Schädelbasis entsteht der mittlere Theil des Atlanto-occipitalgelenkes; zwischen der Hinterfläche der gleichen Knorpelspanne und dem Körper des ersten Wirbels (d. h. der cranialen Hälfte des *Epistropheus*) bildet sich der mittlere Theil des Atlanto-epistrophicalgelenkes.

Noch bevor die beiderseitigen Atlasbogen sich dorsal vereinigt haben, beginnt an ihren dorsalen Abschnitten die Bildung perichondraler Knochenscheiden (Stadium 46); auch auf dem Stadium 50 besass diese Knochenscheide nur erst eine geringe Ausdehnung, und der Knorpel unter ihr war noch vollkommen intact. Der Querfortsatz entsteht, wie bereits bemerkt, als ein lateral gerichteter Auswuchs von der ventralen Bogenhälfte aus schon auf dem bindegewebigen Stadium des Bogens (Stadium 42), später verknorpelt er und vergrössert sich zu einer horizontal gestellten, der *Massa lateralis* ansitzenden Leiste. In dieser Form zeigt ihn noch das Stadium 50; zugleich setzt er sich hier cranialwärts in einen kurzen, hakenförmigen Fortsatz fort, der den *N. spinalis I* von hinten und lateral umgreift und vor diesem Nerven durch einen Bindegewebszug mit der *Massa lateralis* zusammenhängt. So ist schon jetzt ein *Foramen alare* mit theils knorpeliger, theils bindegewebiger Umrandung gebildet; ob später vor der Verknöcherung der Bindegewebszug erst verknorpelt oder ob er sofort durch Knochen ersetzt wird, war nicht zu beobachten. Auch über die Entstehung der *Incisura arcualis* (resp. des *Foramen arcuale*, siehe p. 498) vermag ich nichts auszusagen. Von dem Rippenrudiment ist schon von Stadium 44 an nichts mehr wahrzunehmen.

Wie in dem zuletzt Gesagten schon ausgesprochen, vermag ich über die Vorgänge bei der Verknöcherung keine genaueren Angaben zu machen, da die Stadien, in denen sich diese Vorgänge abspielen, fehlen. Ausser dem, was eben schon erwähnt wurde, kann aber doch noch eine hierher gehörige Thatsache angeführt werden, wenn sie auch nicht direct beobachtet wurde, nämlich die, dass der vordere Abschnitt des Körpers des *Epistropheus*, der dem ersten Wirbelkörper entspricht, für sich verknöchert und nach der Verknöcherung noch eine Zeit lang durch eine Knorpelfuge von dem hinteren Abschnitt des Körpers getrennt bleibt. Dies ergibt sich daraus, dass auch an Skeleten „erwachsener“ *Echidnae* manchmal noch eine Quernaht gefunden wird, die die vordere Hälfte des *Epistropheus*, hinter der cranialen Gelenkfläche, von der hinteren Hälfte abtrennt. Diese Naht wurde schon von GIEBEL (in BRONN, Säugetiere, p. 271) am *Epistropheus* beider *Monotremes*-Species festgestellt. Im Uebrigen verweise ich bezüglich des definitiven Zustandes beider Wirbel auf p. 498 u. ff.

Was die Gelenke anlangt, so wäre vorweg zu bemerken, dass in dem zeitlichen Auftreten der Gelenkspalten offenbar individuelle Schwankungen vorkommen. So zeigt z. B. die Serie 45a bereits deutliche Spaltbildungen zwischen den *Condyli occipitales* und den *Massae laterales* des Atlas, die auf den nächstfolgenden Serien noch fehlen. Auf Stadium 48 sind alle Gelenkspalten gut ausgebildet.

Articulatio atlanto-epistrophica. An der Herstellung der *Art. atlanto-epistrophica* hat der eigentliche zweite Wirbel keinen Antheil; dieselbe bildet sich lediglich zwischen Theilen des ersten Wirbels, nämlich zwischen dem Körper desselben, der zum cranialen Abschnitt des Epistropheuskörpers wird, und dem aus der hypochordalen Spange und den beiden Bogen des ersten Wirbels entstehenden definitiven Atlas. Es bildet sich eine einheitliche Gelenkspalte. Schon bevor diese auftritt, differenziren sich einige festere Bindegewebszüge, die später am Aufbau des Gelenkes theilnehmen. Schon das Stadium 44 zeigt den Beginn der Bildung des *Lig. transversum*, in Form kräftigerer Bindegewebszüge, die sich aus der den cranialen Abschnitt des ersten Wirbelkörpers dorsal bedeckenden dünnen Gewebsmasse herausdifferenziren, seitlich auf die Bogen des ersten Wirbels ausstrahlend. Ebenso finden sich auf diesem frühen Stadium schon die *Ligg. alaria* als kräftigere Bindegewebszüge, die von der Spitze des Dens lateralwärts auf die Dorsalfläche der Basalplatte des Craniums ausstrahlen. Und endlich ist auf diesem Stadium bereits die Anlage des späteren *Septum interarticulare* zwischen dem Atlanto-epistrophical- und dem Atlanto-occipitalgelenk unterscheidbar. Es ist das eine kräftige Bindegewebsplatte, die, wie es scheint (die Lückenhaftigkeit des Materials verhindert eine ganz sichere Entscheidung), aus dem dorsalen Theil der ursprünglichen Anlage der hypochordalen Spange hervorgeht. Diese „Anlage“ besitzt auf bindegewebigem Stadium (43a) eine beträchtliche Dicke und liegt dem Ventralumfang des ersten Wirbelkörpers am Uebergang des hinteren breiten und hohen in den vorderen verjüngten Abschnitt an. Sie nimmt dabei die ganze Höhe der cranialwärts blickenden Fläche des hinteren Wirbelkörper-Abschnittes, ventral von der vorderen verjüngten Partie, ein. Durch die Verknoorpelung (Stadium 44, 45) wird nur eine niedrige dünne Knorpelspanne gebildet, die demnach auch nur einem schmalen Bezirk jener cranialwärts blickenden Fläche anliegt, aber durch das *Septum interarticulare* eine Ergänzung erfährt, d. h. durch eine Bindegewebsplatte, die sich der hypochordalen Knorpelspanne cranial-dorsalwärts anschliesst, seitwärts an den Bogen des ersten Wirbels haftet, hier bis an die Befestigungsstellen des *Lig. transversum* in die Höhe greifend, ihre caudale Fläche gegen die craniale Fläche des breiten Abschnittes des ersten Wirbelkörpers und den Dens, ihre craniale Fläche gegen den hinteren Rand der Schädelbasis kehrt (siehe Textfig. 9 und 13, sowie Taf. LXVII, Fig. 3). Es scheint, wie gesagt, dass sie aus den dorsalen Partien der ursprünglichen dicken Anlage der hypochordalen Spange hervorgegangen ist. Schon auf Stadium 44, wo die Bildung der hypochordalen Knorpelspanne noch nicht einmal völlig beendet ist, ist sie gut unterscheidbar, wird aber vom ersten Wirbelkörper und seinem Dens sowie von dem Hinterrand der Schädelbasis noch durch lockeres Gewebe getrennt. Auch nachdem die hypochordale Knorpelspanne sich mit den beiden Bogen des ersten Wirbels knorpelig vereinigt hat (Stadium 45), bleiben diese Verhältnisse vorläufig noch unverändert. Die erste Spaltbildung, die zum Atlanto-epistrophicalgelenk führt, tritt in der dicken Schicht lockeren Gewebes auf, die jederseits lateral vom Dens liegt, lateral durch die Bogen des ersten Wirbels und dorsal durch das *Lig. transversum* begrenzt wird (Fig. 13). Hier findet sie sich schon auf Stadium 46. Weiterhin dehnt sie sich aber dann aus über die ganze cranialwärts blickende Fläche des Epistropheus, die hufeisenförmig die Wurzel des Dens umzieht (p. 499), und trennt diese von der hypochordalen Atlansspanne und dem *Septum interarticulare*, ferner cranialwärts zwischen den ventralen Umfang des Dens und das *Septum interarticulare*, endlich caudalwärts zwischen den lateralen Umfang des Epistropheus jederseits und die zu den *Massae laterales atlantis* umgestalteten ventralen Abschnitte der Bogen des ersten Wirbels. Auch nach völliger Verschmelzung der beiden ersten Wirbelkörper, die ja schon auf Stadium 45 im Gange ist, lässt sich noch gut feststellen, dass die Gelenkspaltbildung sich caudalwärts am Seitenumfang des Epistropheus nur so weit ausdehnt, als der Antheil des ersten Wirbelkörpers reicht, dass sie aber nicht auf den zweiten übergreift. Auf Stadium 48 hat die Spaltbildung im Wesentlichen ihre definitive Ausdehnung erreicht, zugleich besteht aber auf diesem Stadium schon die

Communication der atlanto-epistrophicalen und der atlanto-occipitalen Gelenkspalte (Taf. LXVII, Fig. 1—4). Es hat sich also die Spaltbildung am ventralen und lateralen Umfang des Dens, zwischen diesem und der dicken Bindegewebsplatte des Septum interarticulare, cranialwärts ausgedehnt und sich über den freien dorso-cranialen Rand des Septums hinweg bis zu der atlanto-occipitalen Gelenkspalte fortgesetzt, deren mittlerer Theil sich zwischen der Schädelbasis und der cranialen Fläche des Septum interarticulare gebildet hat. Dadurch wird eben diese Bindegewebsplatte zu einem Septum interarticulare, allerdings zu einem Septum incompletum, da die Höhlen der beiden von ihm getrennten Gelenke über seinen dorsal-cranialen Rand hinweg in einander übergehen. Hiermit hängt es denn auch zusammen, dass sich als dorsaler Abschluss beider Gelenkhöhlen eine einheitliche Bindegewebsplatte differenzirt, die zwischen Epistropheus, Atlas und Schädel in der oben (p. 502) näher geschilderten Weise ausgespannt ist, und die schon früher deutlich gewordenen Ligamente: das Lig. transversum und die Ligg. alaria als Verstärkungen enthält. Bezüglich der Einzelheiten des Gelenkbaues ist auf die oben (p. 500) gegebene Darstellung zu verweisen; hier mag nur nochmals betont werden, dass der Atlas nur mit der Facies articularis anterior des Epistropheus, nicht aber mit dem Dens articulirt. Letzterer blickt mit seiner Ventralfläche lediglich gegen das Septum interarticulare.

Articulatio atlanto-occipitalis. Auch die Art. atlanto-occipitalis bildet sich als ein einheitliches Gelenk und behält diesen Charakter das ganze Leben hindurch bei. Zugleich aber fließt ihre Gelenkhöhle schon gleich bei der Entstehung mit der des Atlanto-epistrophicalgelenkes zusammen, und auch diese Communication beider Gelenke bleibt zeitlebens bestehen. Das Gelenk kommt zu Stande zwischen den beiden Occipitalcondylen und dem verbindenden Theil der Schädelbasis einerseits und den beiden *Massae laterales atlantis* nebst der verbindenden hypochordalen Spange andererseits.

Die Anlage der Occipitalregion zeigt von vornherein grosse Aehnlichkeit mit der des ersten Wirbels. Es bilden sich aufsteigende, dem Wirbelbogen ähnliche Skelettheile, die ich als Occipitalpfeiler bezeichne, weil vergleichende Thatsachen es wahrscheinlich machen, dass sie einer Mehrheit von Wirbelbogen entsprechen. Sie kommen unterhalb der Chorda durch eine hypochordale Platte zur Vereinigung, die somit der hypochordalen Spange des ersten Wirbels gleicht. Pfeiler und Platte scheinen selbständig zu verknorpeln. Die beiden Bogen des ersten Wirbels entstehen von vornherein caudal von den Occipitalpfeilern und werden von den letzteren in ihrer ventralen Hälfte nur durch eine dünne Schicht Bindegewebe getrennt. Die dorsale Hälfte eines jeden Bogens, die etwas caudalwärts abgelenkt ist, entfernt sich damit weiter von dem Occipitalpfeiler. Die hypochordale Atlaspange bildet sich zwar am ventralen Umfang des vorderen Theiles des ersten Wirbelkörpers, liegt damit aber schon von vornherein nahe der Ventralfläche des hintersten Theiles der Schädelbasis. Grund davon ist der winklige Zusammenstoß der Wirbelsäule und des Schädels. Immerhin besteht anfangs noch ein größerer Zwischenraum zwischen der Schädelbasis und der hypochordalen Spange. Zunächst verbreitert sich nun der Bogen des ersten Wirbels in seiner ventralen, dicht hinter dem Occipitalpfeiler gelegenen Hälfte sehr beträchtlich zu einer flachen Schale, die dem am Occipitalpfeiler sich bildenden Condylus von aussen angepasst ist (Stadium 45, 46) und von diesem zunächst noch durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt bleibt (Bildung der *Massa lateralis*). Im Laufe der weiteren Entwicklung erfolgt dann auch eine engere Annäherung der hypochordalen Spange an die Ventralfläche der Schädelbasis (in welcher Weise, war nicht festzustellen), und auf Stadium 48a liegen auch diese beiden Theile einander ganz nahe, nur durch eine sehr dünne Bindegewebsschicht von einander getrennt. Die Spaltbildung beginnt lateral, zwischen den Condylen und dem Atlas (schon auf Stadium 45a deutlich, auf den Serien älterer Stadien wieder fehlend, auf Stadium 48 völlig beendet) und setzt sich dann ventralwärts zwischen die Schädelbasis und die hypochor-

dale Atlaspange fort, so dass hier cranial von dem ventralen Rande des Foramen occipitale magnum eine mediane Vereinigung der beiden lateralen Gelenkspalten und damit eine hufeisenförmige Gelenkhöhle zu Stande kommt (auf Stadium 48 voll ausgebildet). Wie diese sich, wahrscheinlich schon gleich bei ihrer Entstehung, in Communication mit der des Atlanto-epistrophicalgelenkes setzt, von der sie nur unvollkommen durch das Septum interarticulare getrennt bleibt, wurde schon geschildert. Bezüglich der dorsalen Wand des mittleren Abschnittes des Atlanto-occipitalgelenkes, die diesem mit dem Atlanto-epistrophicalgelenk gemeinsam ist, sowie über die Bänder, die zu ihr in Beziehung stehen (Lig. transversum, Ligg. alaria) ist das beim Atlanto-epistrophicalgelenk Gesagte zu vergleichen; für sonstige Einzelheiten des Gelenkes verweise ich auf die Darstellung p. 500.

N. spinalis I. Anhangsweise möchte ich hier noch einmal hervorheben, dass ich in dem von mir untersuchten Serienmaterial eine dorsale Wurzel des N. spinalis I überall vermisst habe. Ich betone das, weil ZIEHEN (1897, p. 33) in der Schilderung der makroskopischen Anatomie des Rückenmarks von *Echidna* bemerkt, dass er diese Wurzel zwar immer sehr schwächlich gefunden, aber niemals ganz vermisst habe. Andererseits steht mein Befund in Einklang mit dem von FRORIEP und BECK (1895, BECK 1895), die bei einer erwachsenen „*Echidna setosa*“ von der dorsalen Wurzel des ersten Centralnerven keine Spur nachweisen konnten. Man wird somit daran denken müssen, dass hier Varianten vorkommen.

B. Allgemeine und vergleichende Bemerkungen.

a) Die beiden ersten Wirbel.

Die Entwicklung des Epistropheus und Atlas verläuft dem Geschilderten zufolge in den wesentlichsten Momenten bei *Echidna* ebenso, wie es zuerst von FRORIEP (1886) in so vorzüglicher Weise für Rinds-embryonen geschildert und mit einigen Modificationen als auch für die Ratte gültig durch A. WEISS (1901) bestätigt wurde. Der ursprüngliche Körper des ersten Wirbels verschmilzt nach der Verknorpelung mit dem des zweiten und bildet dann die ganze vordere Hälfte des Epistropheus; nicht nur den eigentlichen Zahnfortsatz, sondern auch das ganze Gebiet, das gesimsförmig lateral und ventral von dem letzteren vorspringt, und auf dem sich die cranialwärts blickende Oberfläche des Epistropheus findet. Zwischen dieser Fläche und dem aus den zwei Bogen und der hypochordalen Spange des ersten Wirbels entstandenen Atlas kommt bei *Echidna* das definitive Atlanto-epistrophicalgelenk zu Stande, an dem sich somit nur Theile der ersten, nicht aber solche der zweiten Wirbelanlage betheiligen. Eine hypochordale Spange geht bei den Säugern in den Aufbau des zweiten Wirbels nicht ein. Die principiell wichtigste dieser Thatsachen, dass nämlich die ganze vordere Hälfte des Epistropheus der Säuger vom ersten Wirbelkörper stammt, ist, wie schon erwähnt wurde, bereits durch FRORIEP ganz sichergestellt worden, hat aber die ihr zukommende Beachtung noch nicht in voller Ausdehnung gefunden. Vielmehr gilt auch jetzt noch vielfach die ältere Auffassung, die bezüglich der Säuger hauptsächlich auf den Untersuchungen von C. HASSE (1873) basirt: dass lediglich der Dens oder Processus odontoideus des Epistropheus den Körper des Atlas repräsentire. (So bei ELLENBERGER-BAUM, 1900, und bei M. WEBER, 1904.) Da überdies bei der Discussion dieser Frage auch jetzt noch manchmal die ganz secundären und daher für die morphologische Beurtheilung unbrauchbaren Vorgänge der Ossification herangezogen werden, so ist es wohl nicht unnütz, die Feststellungen FRORIEP's wieder einmal hervorzuheben und mit Nachdruck zu betonen, dass die für die Beurtheilung des Epistropheus und der Atlanto-epistrophicalverbindung der Säuger ausschlaggebenden Vorgänge sich vor der Verknöcherung, bei der Herstellung des knorpeligen Epistropheus abspielen. Auf die Atlanto-epistrophicalverbindung wird noch zurückzukommen sein.

Ein anderer den *Epistropheus* betreffender Punkt sei hier noch etwas eingehender besprochen. Es ist so traditionell, den Zahn desselben als aus dem ersten Wirbelkörper hervorgegangen und damit ein für alle Mal als constante Grösse zu betrachten, dass der Gedanke, die Dinge könnten sich auch etwas anders verhalten, kaum jemals ernstlich erwogen zu sein scheint. Und doch ist er einer solchen Erwägung recht wohl werth. Es ist bekannt, dass bei Rhynchocephalen und Sauriern der Dens bis auf die Schädelbasis reicht. Das scheint bisher als ein secundäres Verhalten betrachtet worden zu sein, kann aber wohl auch anders aufgefasst werden. SCHAUINSLAND, der die Entwicklung von *Sphenodon* untersuchen konnte (1900), machte den interessanten Befund, dass hier der vorderste Theil des Dens durch eine Grenzlinie im Knorpel deutlich von der caudalen Partie abgesetzt war, und hierdurch, wie auch dadurch, dass sich die Verknöcherung nicht bis auf diesen Theil erstreckt, wird, seinen eigenen Worten zufolge, „der Anschein erweckt, als wäre der Zahnfortsatz aus zwei mit einander verschmolzenen Theilen entstanden“. Im HERTWIG'schen Handbuch spricht SCHAUINSLAND (1905, p. 541) direct von zwei Wirbelkörpern, die mit einander verschmolzen seien; die beigefügte Abbildung (Fig. 309), die einen Längsschnitt darstellt, zeigt, dass der vordere dieser Wirbelkörper über der occipitalen Schädelbasis liegt, die somit hier lediglich durch eine hypochordale Platte repräsentirt wird. Diese Verhältnisse zeigen eine so grosse Uebereinstimmung mit denen im Gebiete des ersten Wirbels, dass es wohl berechtigt ist, die Frage zu erwägen, ob sie nicht geradezu als wesensgleich zu betrachten sind. Man käme so dazu, den vordersten Theil des Dens bei *Sphenodon* als einen occipitalen Wirbelkörper — oder deren mehrere — aufzufassen und in dem hinteren Abschnitt des Occipitaltheils der Schädelbasis lediglich einen Skeletabschnitt zu sehen, der mit der ventralen Atlaspange zu vergleichen wäre, also ein Multiplum hypochordaler Spangen darstelle. — Was die Saurier anlangt, so liegt eine zusammenhängende Darstellung von der Entwicklung des Dens epistrophei, die auf die angedeutete Frage Rücksicht nähme, nicht vor, aus einigen Serien von *Lacerta*-Embryonen habe ich aber wenigstens constatiren können, dass die hintere occipitale Schädelbasis lediglich eine hypochordale Bildung darstellt, und dass der vorderste Theil des Dens epistrophei aus perichordalem Material, das dorsal von dieser basalen Platte liegt, mit dem hintersten Theil der Schädelchorda als Grundlage, entsteht.

Weitere hierher gehörige Beobachtungen sind bei Säugern gemacht. Von grosser Wichtigkeit scheint mir besonders der Befund von A. WEISS (1901) bei der Ratte, der schon oben (p. 506) erwähnt wurde: „In dem zwischen Occipitalwirbel- und Atlasanlage gelegenen Körperbezirk entwickelt sich nur aus der Perichordalschicht ein rudimentärer postoccipitaler Wirbelkörper, der verknorpelt, schliesslich mit dem Atlaskörper verwächst und die Spitze des Dens epistrophei bildet. Diese Körperanlage ist entweder das Rudiment eines Proatlas oder der rudimentäre Körper des Occipitalwirbels.“ Ich möchte diese Frage in dem letzteren Sinne beantworten und in dem bei der Ratte gefundenen rudimentären Occipitalwirbelkörper die gleiche Bildung sehen, die oben für *Sphenodon* beschrieben wurde. Auch bei *Echidna* entsteht der Occipitaltheil der Basalplatte hypochordal, und zur Bildung des Dens epistrophei wird perichordales Gewebe herangezogen, das vor dem ersten Wirbelkörper liegt und sich sogar bis auf die Schädelbasis herauf erstreckt. Seine selbständige Verknorpelung war freilich nicht nachweisbar. Endlich weise ich noch darauf hin, dass erst vor kurzem (1905) NOORDENBOS sehr scharf die rein hypochordale Entstehung der occipitalen Schädelbasis bei *Talpa* betont hat. Der genannte Autor sieht darin sogar ein Moment, das die Vergleichbarkeit der Occipitalregion mit einem Abschnitt der Wirbelsäule unmöglich mache. Vorsichtiger in seinen Schlussfolgerungen ist A. WEISS; derselbe weist mit Fug und Recht auf die Aehnlichkeit der Vorgänge in der Occipitalregion mit denen im Gebiet des ersten Wirbels hin und bemerkt: „daraus geht hervor, dass bei der Ratte nur ein ventral von der Chorda geschlossenes Bogenpaar ohne Körper als Occipitalwirbel in den Schädel einbezogen wird“ (1901, p. 528).

Ueberblicken wir diese Thatsachen, so drängen sich mehrere Schlussfolgerungen auf. Zunächst die, dass der Dens epistrophei der Amnioten ursprünglich eine grössere Ausdehnung in rostraler Richtung, nämlich bis in das Gebiet der Schädelbasis hinein besass, und dass von diesem Zustand aus (schon bei vielen Sauropsiden, aber auch bei den Säugern) eine Reduction stattgefunden hat, die zugleich eine kleine Aenderung seiner morphologischen Natur (in Folge Wegfalls der cranialen Componente) bedeutete. Das Lig. apicis dentis würde als der degenerirte vorderste Theil zu gelten haben. Gewisse Vorkommnisse von Knorpel oder Knochen in diesem Ligament, die ja viel erörtert worden sind, würden in dieser Vorstellung ihre sehr einfache Erklärung finden.

Auch noch eine andere nicht unwichtige Schlussfolgerung lässt sich daran anknüpfen. Es eröffnet sich nämlich auf diesem Wege die Möglichkeit, den Dens epistrophei der Amnioten in eine gewisse Beziehung zu dem ebenfalls als Dens bezeichneten Fortsatz des ersten Amphibienwirbels (des Tuberculum interglenoidale, wie ich ihn genannt habe) zu bringen, der sich bekanntlich in der Umgebung des hinteren Theiles der Schädelchorda bildet, nicht als ob beide Fortsätze nun direct mit einander zu homologisiren seien, wovon natürlich keine Rede ist, sondern lediglich in der Art, dass man den Dens der Amnioten als eine Bildung auffasst, die im Anschluss an jenen Fortsatz der Amphibien entstanden ist. Von einer wirklichen Homologie beider Bildungen kann darum keine Rede sein, weil das craniale Material, das eventuell in den Aufbau des Amnioten-Dens eingeht, weiter caudal gelegenen Skeletmetameren angehört, nämlich denen, um die der Amnioten-Schädel gegenüber dem Amphibien-Schädel vergrössert ist. Immerhin muss es schon eine gewisse Befriedigung gewähren, wenn die Möglichkeit vorliegt, in der Aehnlichkeit des Amnioten- und Amphibien-Dens doch nicht nur ein blindes Walten der Convergenz zu sehen, sondern den Ausdruck dafür, dass der erstere sich im Anschluss an den letzteren, unter caudalem Vorschreiten ähnlicher Vorgänge, gebildet hat.

Man kann aber noch weiter gehen und auf Grund der Befunde bei *Sphenodon* und der Ratte zu der Anschauung kommen, dass in den Aufbau des Amnioten-Dens ursprünglich mindestens noch ein Skelelement einging, das geradezu den Charakter eines occipitalen Wirbelkörpers besass, und dass somit im Dens die eigentliche Wirbelkörpersäule auslief, während die hintere occipitale Schädelbasis durch den Zusammenfluss hypochordaler Elemente zu Stande kam. Freilich kann die Richtigkeit dieser Schlussfolgerung, die durch die erwähnten Befunde so nahe gelegt wird, durch die Verhältnisse bei anderen Amnioten wieder zweifelhaft werden. So entsteht bei den Vögeln der occipitale Theil der Basalplatte im ganzen Umkreise der Chorda und gleicht somit mehr den Wirbelkörpern, nicht aber bloss hypochordalen Elementen. Und doch scheint es mir auch hier möglich, die oben ausgesprochene Hypothese zu retten. FRORIEP's Abbildung (1883, Taf. IX, Fig. VI, 1) zeigt beim Hühnchen die Anlage der occipitalen Schädelbasis lediglich hypochordal und, wenn auch der Chorda enger anliegend als die folgenden hypochordalen Spangen, doch in einer Reihe mit ihnen. Die Uebereinstimmung wird dadurch erhöht, dass um diese Zeit der Körper des ersten Wirbels noch gar nicht, und der des zweiten erst schwach entwickelt ist. So eilt, was übrigens auch FRORIEP als auffallende Erscheinung betont, die occipitale Schädelbasis den vorderen Wirbelkörpern erheblich in der Entwicklung voraus und schliesst sich zeitlich den hypochordalen Spangen an. Kann dadurch schon die Auffassung der occipitalen Schädelbasis bei den Vögeln als eines Complexes von Körperknorpeln (die übrigens auch FRORIEP, l. c. p. 200, mit einiger Reserve ausspricht) zweifelhaft erscheinen, so erfährt dieser Zweifel weitere Nahrung durch das Verhalten der vorderen Wirbelkörper. Von diesen erscheint der zweite später als die folgenden, und der erste noch später als der zweite. Die Körper zeigen also eine gegen den Schädel hin zunehmende Schwächung ihrer Entwicklungstendenz. Da ist es wohl nicht zu gewagt, die Consequenz zu ziehen mit dem Schlusse, dass die occipitalen Wirbelkörper überhaupt nicht mehr zur Entwicklung kommen, und dass die scheinbare occipitale Körperplatte de facto eine hypochordale

Platte nicht bloss rein topographisch, sondern auch in der speciellen morphologischen Bedeutung von „hypochordalen Spangen“ ist. Wenn dann später auch das dorsal von der Chorda gelegene Gewebe verknorpelt, und erstere somit circular von Knorpel umschlossen wird, so würde man darin eine secundäre Ueberwachung seitens des Bogenknorpels zu sehen haben (wobei ich unter „Bogenknorpel“ jetzt auch die hypochordale Spange mitbegreife). Es erscheint mir sehr wichtig, von diesem Gesichtspunkt aus die Dinge bei den Vögeln aufs neue zu controlliren, speciell auch die Entstehung des Lig. apicis und sein Verhalten zur Schädelbasis genau festzustellen.

Jedenfalls halte ich es auf die angegebene Weise für möglich, auch das Verhalten bei den Vögeln in dem oben erörterten Sinne zu deuten. Danach würde also der Dens epistrophei der Amnioten früher eine grössere Ausdehnung besessen haben und aufgefasst werden müssen als das vorderste Ende der Wirbelkörpersäule, in dessen Aufbau auch occipitale Wirbelkörper eingingen. Ein bei geringerer Länge des Dens vorhandenes Lig. apicis würde morphologisch das degenerirte vorderste Ende der Körpersäule repräsentiren. Die Occipitalregion des Craniums der Amnioten aber würde dann, wenigstens in ihrem hinteren Abschnitt, nur aus Bogentheilen nebst hypochordalen Elementen aufgebaut sein, kurz ausgedrückt: einer Anzahl von Wirbeln vom Charakter des Atlas entsprechen; das Hervortreten der Bogentheile und hypochordalen Elemente gegenüber den Körpern, das schon an den vorderen Halswirbeln zu constatiren ist, würde in der Occipitalregion seine stärkste Steigerung erfahren.

Ich gebe diese Vorstellung in dem Bewusstsein, dass sie noch eine Hypothese darstellt, aber doch eine Hypothese, die auf Beobachtungen gegründet und demnach wohl einer Prüfung werth ist.

Bezüglich des Atlas sind nur wenige allgemeine Bemerkungen zu machen. Derselbe setzt sich, wie es auch nach FRORIEP's Darstellung für das Rind gilt, aus zwei seitlichen Bogen und einer hypochordalen Spange zusammen. Eine Differenz besteht bezüglich der Verknorpelung der letzteren. Nach FRORIEP erfolgt dieselbe beim Rinde von einem selbständigen Knorpelherd aus, während ich deren zwei (jederseits von der Mittellinie einen) fand. Dieselben zwei Herde hat auch WEISS für die Ratte beschrieben; die Fig. 8 [auf Taf. XXXVIII bei WEISS zeigt grosse Aehnlichkeit mit meiner Textfig. 8. Eine grosse Bedeutung kommt der erwähnten Differenz gewiss nicht zu. Auffallender ist die Angabe von NOORDENBOS (1905, p. 371), dass bei *Talpa* die Atlasbogen mit ihren ventralen Enden an der Seite des ersten Wirbelkörpers herabwachsen und sich dann ventral von demselben in der Medianebene zum Arcus atlantis vereinigen sollen. Danach würde hier bei *Talpa* die hypochordale Spange überhaupt gar nicht selbständig verknorpeln. Es scheint mir doch, dass hier eine Nachprüfung an Schnitten sehr wünschenswerth wäre, da bei der Kleinheit der Objecte die Lupenuntersuchung, wie sie NOORDENBOS hauptsächlich anwendete, gewiss auch einmal irrige Vorstellungen geben kann. — Wie dem Atlas mancher Säuger, so fehlt auch dem von *Echidna* ein Rippenrudiment und damit ein For. transversarium. Doch wurde auf sehr jungen Stadien (No. 42) ein Gewebszug festgestellt, der ganz die gleiche Lagerung hatte, wie das Rippenrudiment des zweiten Wirbels, und somit wohl auch als solches gedeutet werden darf. Bezüglich der beiden anderen Foramina, des For. alare und des For. arcuale, siehe die Bemerkung auf p. 499.

b) Die Kopfgelenke.

Die Besonderheiten der Kopfgelenke bei *Echidna* gegenüber dem Verhalten, das bisher für die Säuger als typisch angesehen wurde, liegen: 1) in der Einheitlichkeit des Atlanto-epistrophicalgelenkes, 2) in der Einheitlichkeit des Atlanto-occipitalgelenkes, 3) in der Vereinigung beider. Ich behandle erst die beiden Gelenke für sich und dann den dritten Punkt selbständig.

I. Articulatio atlanto-epistrophica.

Wie oben auseinandergesetzt, folgt *Echidna* in der Bildung des Epistropheus durchaus dem Säuger-typus; auch bei ihr nimmt nur der Körper des ersten Wirbels, aber kein Abschnitt des zweiten an der Bildung der cranialen Gelenkfläche des Epistropheus theil; auch bei *Echidna* liegt somit das Atlanto-epistrophicalgelenk durchaus innerhalb der ersten Halswirbelanlage. Damit ist aber ein wichtiger Unterschied gegenüber dem Sauropsiden-Typus des gleichen Gelenkes gegeben. Denn hier nimmt, wie FRORIEP (1883) für die Vögel feststellte, am Aufbau des Epistropheus auch die hypochordale Spange des zweiten Wirbels theil und bildet die cranialwärts schauende Oberfläche des Epistropheus. Während also nach FRORIEP's Ausführungen bei den Säugern die Articulatio atlanto-epistrophica streng innerhalb der ersten Halswirbelanlage liegt, ist sie bei Vögeln combinirt: im Zapfgelenk articulirt der Bogen des ersten am Körper des ersten, im „Gesims-gelenk“ articulirt der Bogen des ersten am Bogen des zweiten Wirbels. (Dabei ist unter „Bogen“ ausser den beiden seitlichen Bogenschenkeln auch die hypochordale Spange verstanden.) Wie bei den Vögeln verhalten sich die Dinge im Princip auch bei Reptilien (GADOW, 1896; MÄNNER, 1899; SCHAUNSLAND, 1900, 1905).

Verhält sich nun aber auch *Echidna* bezüglich der morphologischen Natur ihrer Atlanto-epistrophical-Verbindung wie ein richtiger Säuger — was angesichts der mancherlei anderen Anklänge an die Sauropsiden-Organisation immerhin hervorhebenswerth ist — so zeigt sie doch einen sehr interessanten Unterschied gegenüber dem Verhalten, das allgemein als typisch für die Säuger gilt: die Einheitlichkeit der genannten Verbindung. Diese Thatsache an sich ist von beiden Monotremenformen schon früher bekannt gewesen. Für *Ornithorhynchus* wird sie von J. F. MECKEL (1826) erwähnt. Derselbe sagt vom Epistropheus (1826, p. 11): „Dens totus non tantum, sed corporis quoque facies anterior tota cartilagine obducitur et, deficiente quovis processuum articularium anteriorum vestigio, clarissime eorum confluxu in faciem unam, simplicem, nata apparet. Ceterum dens minime cum Atlante, sed ante ipsum cum occipite modo dicto unitur, ligamento tantum transverso, fortissimo, pone ipsum decurrente, in situ retentus.“ Und vom Atlas: „corporis facies posterior, ad Epistropheaei partem anteriorem, excepto dente, fovea simplici circumdandam, excavatur.“ Im „BRONN“ giebt GIEBEL (p. 271) für beide Monotremen an, dass am Epistropheus die Gelenkflächen für den Atlas unter dem Zahn zusammenfliessen, und an den dem genannten Untersucher vorliegenden Skeleten noch durch Naht von dem eigentlichen Epistropheuskörper geschieden waren. Das Factum an sich ist somit nicht neu, scheint jedoch in Vergessenheit gerathen zu sein. Wenigstens finde ich es in wichtigen Werken der modernen Literatur nicht erwähnt, und auch seine Bedeutung für das Verständniss der Atlanto-epistrophical-Verbindung überhaupt scheint noch nicht genügend gewürdigt zu sein. Um nur einige einschlägige Werke zu nennen, so vermisste ich die Erwähnung des fraglichen Verhaltens bei FLOWER-GADOW (1888), GEGENBAUR (1898) und auch in dem prächtigen Säugethier-Werke von M. WEBER (1904). Es war somit wohl nicht unberechtigt, etwas ausführlicher darauf einzugehen.

Fragt man, welche morphologische Bedeutung der Einheitlichkeit des Atlanto-epistrophicalgelenkes der Monotremen zukommt, so kann darauf wohl mit Sicherheit geantwortet werden, dass hier ein primitives Verhalten, eine Wiederholung des Sauropsiden-Zustandes vorliegt. Denn auch in sonstigen Einzelheiten zeigt der Kopf-gelenkapparat von *Echidna* die weitestgehenden Uebereinstimmungen mit dem, wie ihn z. B. *Varanus* zeigt: auch hier blickt die ganze craniale Gelenkfläche des Epistropheus gegen eine von dem Atlas und dem Septum interarticulare gebildete Pfanne, auch hier ragt der Dens, dessen ganze Unterfläche überknorpelt ist, über dem halbmondförmigen Septum in die einheitliche atlanto-occipitale Gelenkhöhle, und besteht somit auch eine Communication beider Gelenkhöhlen. Angesichts dieser Aehnlichkeiten unter-

liegt es wohl keinem Zweifel, dass die Einheitlichkeit des Atlanto-epistrophicalgelenkes der Monotremen als eine Reptilien-Aehnlichkeit und damit als ein primitives Verhalten aufzufassen ist, aus dem sich das typische Säugerverhalten erst durch Zerlegung der einheitlichen Gelenkhöhle in drei herausgebildet hat. Die Thatsache, dass hier bei den meisten Säugern drei Gelenke zu einer functionellen Einheit mit einander combinirt sind, wird jedenfalls am leichtesten verständlich durch den Nachweis, dass diese drei Gelenke früher auch eine anatomische Einheit bildeten.

Für die vergleichend-anatomische Forschung stellt sich damit die interessante und dankbare Aufgabe, die Umgestaltungen des Atlanto-epistrophicalgelenkes in der Säugerreihe zu verfolgen. Dass diese Gelenkverbindung thatsächlich sehr verschieden gebaut sein kann, lehrt schon die flüchtige Betrachtung einer Skelettsammlung, und man braucht ja auch nur an das Verhalten beim Menschen zu denken, um sich eine Vorstellung davon zu machen, dass das Gelenk und die beiden ersten Wirbel recht bedeutende Umwandlungen durchgemacht haben müssen, um von dem Monotremenzustand aus bis zu diesem Stadium zu gelangen. Denn beim Menschen trennt ja der Dens die beiden lateralen Gelenkflächen von einander, und die mittlere, auch noch für den Atlas bestimmte findet sich, ganz entfernt von jenen, vorn an seiner Unterfläche, die ihrerseits in einer Flucht mit der Unterfläche der hinteren Hälfte des Epistropheuskörpers liegt. Im Gegensatz dazu besteht bei *Echidna* eine grosse einheitliche Gelenkfläche ventral vom Dens, und diese geht ohne Unterbrechung in die Gelenkfläche an der Ventralfläche des Dens selbst über, die nicht mehr mit dem Atlas articulirt. Auf zwei Momente wäre somit bei einer vergleichenden Betrachtung das Augenmerk hauptsächlich zu richten: die Isolirung der beiden lateralen Gelenke und die Ausbildung des mittleren zwischen Dens und Atlas. Dabei wird immer im Auge zu behalten sein, dass der Dens nicht etwa eine Bildung ist, die dem übrigen Theil der vorderen Hälfte des Epistropheuskörpers gegenübergestellt werden müsste, sondern dass er mit dieser zusammengehört und sich lediglich durch seine geringeren Dimensionen von ihr unterscheidet, so dass er auch gar nicht als eine gegebene constante Grösse hingenommen werden kann und es keinen principuellen Unterschied ausmacht, ob die mittlere Gelenkfläche auf ihm selbst oder schon ventral von ihm auf dem verbreiterten Theil der Vorderhälfte des Epistropheuskörpers liegt. Jedenfalls liegt hier eine sehr interessante Aufgabe für eine vergleichend-anatomische Untersuchung vor.

Von grösstem Interesse ist die Thatsache, dass die Einheitlichkeit des Atlanto-epistrophicalgelenkes nicht lediglich eine Besonderheit der Monotremen darstellt, sondern auch noch anderen Säugern zukommt. Der Verdacht in dieser Hinsicht wurde in mir erweckt durch die Abbildung, die E. FISCHER von der fraglichen Gegend des Maulwurfsschädels giebt (E. FISCHER, 1901, Fig. 1). Das Bild gleicht ganz denen, die die SEMON'schen *Echidna*-Serien zeigen; die atlanto-epistrophicale Gelenkspalte erstreckt sich auf ihm thatsächlich, hufeisenförmig gestaltet, von einer Seite auf die andere: die beiden Seitentheile liegen zwischen den Massae laterales des Atlas und den Seitentheilen der Vorderfläche des Epistropheus, der mittlere Theil liegt zwischen der Vorderfläche des Epistropheus (ventral vom eigentlichen Dens) und einer dicken Bindegewebsplatte, die, wie bei *Echidna*, die atlanto-epistrophicale Gelenkhöhle von der atlanto-occipitalen trennt. An der Serie, die mir Herr College FISCHER freundlichst zur Durchsicht überliess, konnte ich mich davon überzeugen, dass die FISCHER'sche Abbildung die Verhältnisse des Schnittes richtig wiedergiebt, nur möchte ich es nicht ganz für ausgeschlossen halten, dass doch zwei sehr dünne Scheidewände, durch die die scheinbar einheitliche Höhle in drei zerlegt wurde, vorhanden gewesen und nur in einigen Schnitten zerstört waren. Die Einheitlichkeit der Gelenkspalte findet sich nämlich nur in einigen Schnitten, während in den übrigen drei von einander getrennte Gelenkspalten vorhanden sind. Hier werden also erst neue Untersuchungen eine definitive Entscheidung ermöglichen. Auf meine Bitte hat aber dann Herr Dr. O. GROSSER in Wien die fraglichen Verhältnisse bei Fledermäusen festgestellt und dabei das sehr interessante Factum gefunden, dass bei einer ganzen Anzahl von Formen derselben das Atlanto-epistrophicalgelenk einheitlich ist. Genaueres wird hoffentlich durch den genannten Forscher selbst mitgetheilt werden. Jedenfalls zeigt sich, wie aussichtsreich eine Untersuchung auf diesem Gebiete wäre.

5*

66*

Gegen die Vergleichbarkeit des einheitlichen Atlanto-epistrophicalgelenkes von *Echidna* mit dem bei Sauropsiden könnte das eingewendet werden, was oben schon gesagt wurde, dass nämlich der Epistropheus der Sauropsiden in seiner vorderen, die Gelenkfläche tragenden Partie von der hypochondralen Spange des zweiten Wirbels gebildet wird, so dass die Gelenke bei Säugern und Sauropsiden gar nicht zwischen homologen Theilen liegen. Letzteres ist richtig, würde aber der Vergleichbarkeit der Gelenke nicht im Wege stehen. Man braucht sich nur vorzustellen, dass bei den Säugern die hypochondrale Spange des zweiten Wirbels aus der Zusammensetzung des Epistropheus durch den sich vergrößernden Körper des ersten Wirbels allmählich ausgeschlossen wurde. Die phyletische Continuität des Atlanto-epistrophicalgelenkes würde dadurch keine Einbusse erfahren. Untersuchungen, die sich auf zahlreichere Sauropsiden- und Säugerformen erstreckten, dürften auch hier noch manchen Aufschluss geben.

Die Einheitlichkeit der Atlanto-epistrophicalverbindung noch bei *Echidna* ist geeignet, die schon von FRORIEP scharf genug betonte Thatsache direct ad oculos zu demonstrieren: dass die beiden lateralen Atlanto-epistrophicalgelenke, wie sie etwa beim Menschen bestehen, nichts mit den Bogengelenken an der übrigen Wirbelsäule zu thun haben. Dagegen spricht ja auch schon ihr topographisches Verhalten: sie liegen ventral von der A. vertebralis, dem N. spinalis II und dem eigentlichen Querfortsatz, d. h. der hinteren Spange des Gesamtquerfortsatzes, während die Bogengelenke an den übrigen Halswirbeln dorsal von den genannten Gebilden liegen.

2. Articulatio atlanto-occipitalis.

Die Besonderheit der Atlanto-occipitalverbindung von *Echidna* liegt, abgesehen von der noch zu besprechenden Communication mit dem Atlanto-epistrophicalgelenk, in ihrer Einheitlichkeit. Diese Thatsache an sich ist meines Wissens bisher nicht mit Bestimmtheit ausgesprochen worden, wenn auch schon darauf hingewiesen wurde, dass die beiden Hinterhauptscondylen bei *Echidna* sich an der Unterfläche der Schädelbasis einander bis zur Berührung nähern und sogar durch einen über die Schädelbasis hinwegziehenden Knorpelstreifen unter einander verbunden sein können. Ueber mehrere derartige Fälle berichtet OSBORN (1900) auf Grund der Feststellungen von B. A. BENSLEY. Da Letzterer die knorpelige Vereinigung der beiden Condylen unter 7 *Echidna*-Schädeln 5mal fand, und ich selbst sie bei allen 4 in nicht-macerirtem Zustand untersuchten Schädeln ebenfalls feststellte, so muss sie wohl als das gewöhnliche, regelmässige Vorkommniss gelten. Angaben über die Gelenke und ihre Kapseln konnte ich dagegen nicht finden. Durch den Nachweis, dass bei *Echidna* thatsächlich eine einheitliche hufeisenförmige atlanto-occipitale Gelenkspalte besteht, erhalten jene Beobachtungen erhöhtes Interesse. Dass man nicht etwa für die Fälle, in denen die verbindende Knorpelbrücke zwischen beiden Condylen fehlt, annehmen darf, es habe ein doppeltes Gelenk bestanden, braucht wohl kaum besonders betont zu werden. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass die Gelenkhöhle immer einheitlich ist; das Fehlen des erwähnten Knorpelüberzuges (wofern es überhaupt vorkommt) sagt wohl nur, dass zwischen der betreffenden Stelle der Schädelbasis und der ventralen Atlasspange im Allgemeinen nicht der innige Contact herrscht, wie zwischen den Condylen und den seitlichen Theilen der Fovea articularis anterior des Atlas. Dass nicht alle Knochenpartien, die zur Begrenzung einer Gelenkhöhle beitragen, von Knorpel überzogen zu sein brauchen, ist ja eine bekannte Thatsache.

Bisher war nur in einem einzigen Falle unter den Säugern eine Einheitlichkeit des Atlanto-occipital-Gelenkes beschrieben worden, nämlich von E. FISCHER (1901 a und b) bei Embryonen von *Talpa europaea*. Hier aber scheint es sich thatsächlich nur um ein embryonales Verhalten zu handeln, wenigstens konnte FISCHER an einem von ihm untersuchten älteren Embryo die Einheitlichkeit der Gelenkspalte nicht mehr mit Sicherheit nachweisen. Durch die Verhältnisse bei *Echidna* erlangt nun auch der FISCHER'sche

Befund bei *Talpa* eine erhöhte Bedeutung. Man konnte ihn freilich vom ersten Augenblick an als wichtigen Beweis dafür anführen, dass die Monocondylie der Reptilien und die Dicondylie der Säuger keine fundamentalen Gegensätze bedeuten, wie das ja auch FISCHER selbst schon ausgesprochen hat, aber doch war die Möglichkeit, dass ein durch irgend welche Momente bedingtes secundäres Verhalten vorliege, nicht von der Hand zu weisen. Der Befund bei *Echidna* stempelt dagegen auch das Verhalten beim *Talpa*-Embryo als etwas Primitives (s. unten). Ich möchte hier hinzufügen, dass ich auch bei einem 44 mm langen Embryo von *Mus musculus* die gleiche Einheitlichkeit des Atlanto-occipitalgelenkes constatirte, und dass sie nach brieflicher Mittheilung von Herrn Dr. OTTO GROSSER auch bei manchen Fledermäusen sowie bei *Sorex* vorkommt. Dass sich *Ornithorhynchus* ebenso verhält wie *Echidna*, ist wohl anzunehmen. Auch Untersuchungen in dieser Richtung versprechen noch Erfolg.

Ueber die Bedeutung, die dem behandelten Befunde in vergleichend-morphologischer Hinsicht zukommt, kann wohl kein Zweifel herrschen. Zweierlei ist ja nur denkbar: entweder die Einheitlichkeit des Gelenkes bedeutet ein ursprüngliches Verhalten, oder sie ist die Folge eines secundären Zusammenfließens zweier früher getrennter lateraler Gelenke. Für die letztere Annahme spricht nichts, für die erstere Alles. Das einheitliche Atlanto-occipitalgelenk ist das allgemeine Merkmal der Sauropsiden, aus deren Organisation *Echidna* sich ja auch noch manche andere Ueberbleibsel bewahrt hat, und die Uebereinstimmung wird noch grösser durch die noch zu behandelnde Communication des atlanto-occipitalen Gelenkes mit dem atlanto-epistrophicalen und durch die Einheitlichkeit des letzteren. Der ganze Kopfgelenkapparat bei *Echidna* gleicht auf diese Weise in allen wesentlichen Stücken so völlig dem der Sauropsiden, dass die Annahme eines engeren genetischen Zusammenhanges zwischen beiden sich als ganz unabweisbare Folgerung ergibt. Der *Echidna*-Befund zwingt zu dem Schluss, dass der diarticuläre Typus, den die meisten Säuger zeigen, sich aus dem monarticulären herausgebildet hat durch Zerlegung der dort einfachen Gelenkspalte in zwei — wie ich das unlängst (1906) bereits ausgesprochen habe.

Diese Erkenntniss zeigt aufs neue, wie sehr die im Rechte waren, die auf das Merkmal der Dicondylie des Säugerschädels im Gegensatz zu der Monocondylie des Sauropsidenschädels nur geringen Werth in phylogenetischer Hinsicht legten und trotz dieses Unterschiedes die morphologische Gleichwerthigkeit des Atlanto-occipitalgelenkes bei beiden genannten Gruppen betonten (FÜRBRINGER, 1900 und 1904; OSBORN, 1900; GAUPP, 1900; E. FISCHER, 1901 a und b; GADOW, 1902), im Gegensatz zu denen, die auf Grund jener Merkmale den Säugerschädel von den übrigen Amniotenschädeln entfernen und enger an den Amphibienschädel anschliessen wollten (HUXLEY, 1880; KINGSLEY, 1900, 1901). Der Befund bei *Echidna* beweist, dass es allerdings auf die Gestaltung des hinteren Schädeldes nicht so sehr ankommt, und schiebt dafür ein anderes Merkmal, das Verhalten der Gelenkhöhle, mehr in den Vordergrund.

Freilich überhebt uns das erlangte Resultat nicht der Aufgabe, auch das Merkmal der Mono- und Dicondylie ins Auge zu fassen und wenigstens den Versuch zu machen, über die Entstehung des einen Typus aus dem anderen einige Klarheit zu erlangen. Ich möchte dieser Frage um so weniger aus dem Wege gehen, als ihre Behandlung in den meisten neueren Arbeiten, wie mir scheint, in eine falsche Bahn gerathen ist und dementsprechend auch zu meines Erachtens irrigen Vorstellungen geführt hat. Ich komme darauf noch zurück und bespreche die Frage zunächst nach eigenem Dafürhalten, wobei ich für die allgemeine Orientirung auf die Darstellung von FÜRBRINGER (1904) verweise.

Monocondylie und Dicondylie.

Das Problem, um das es sich hierbei handelt, ist ein Gestaltungsproblem und lautet meines Erachtens dahin: wie sind aus dem einheitlichen Condylus der Sauropsiden die beiden Condyli der Säuger entstanden, und welche Form des Sauropsiden-Condylus hat vermuthlich den Ausgang gegeben? Mit dieser Fragestellung nehme ich freilich schon einen ganz bestimmten Standpunkt ein, der nicht von allen Forschern getheilt wird: ich gehe von dem monocondylen Sauropsidenzustand aus und leite von ihm den dicondylen Säugerzustand ab. Unter den neueren Autoren sind es besonders GADOW (1902) und FÜRBRINGER (1904, p. 578), die auf dem entgegengesetzten Standpunkt stehen und den Entwicklungsgang vom dicondylen Typus zum monocondylen als den für die meisten Fälle gültigen ansehen. Für meine eigene Stellungnahme zu der Frage ist maassgebend die Anschauung, zu der ich bezüglich des Verhältnisses des Säugerschädels zum Reptilienschädel schon vor einiger Zeit (1900) gekommen bin: der Säugerschädel gehört meines Erachtens mit den übrigen Amniotenschädeln zusammen; als nächste Vergleichsobjecte kommen die Reptilienschädel in Betracht. Nun ist aber der einheitliche Condylus ein durchgehendes Merkmal des Sauropsidenschädels (auf die Verhältnisse bei Gomphodonten und Cynodonten wird noch kurz zurückzukommen sein), und so bleibt wohl nichts übrig, als von ihm auszugehen. Auch das, was oben über die Gelenke gesagt wurde, zwingt zur Aufstellung der gleichen Reihe: monarticulärer und zugleich monocondyler Sauropsidentypus — monarticulärer, aber dicondyler oder wenigstens dicha-monocondyler *Echidna*-Typus — diarticulärer und dicondyler Ditremententypus (wobei nur noch festzustellen bleibt, wie viele der Ditre mata sich dem *Echidna*-Typus anschliessen).

Tritt man den oben gestellten Fragen näher, so ist es vorerst nöthig, die verschiedenen Formen, die der unpaare Condylus der Sauropsiden zeigen kann, etwas genauer ins Auge zu fassen. Das ist ja schon vielfach geschehen, und im Nachfolgenden kann ich natürlich keine neuen Thatsachen geben, aber das Bekannte doch vielleicht unter etwas anderen Gesichtspunkten betrachten, als bisher üblich war. Man kann, wie mir scheint, wenigstens unter den recenten Sauropsidenformen, hauptsächlich drei Formen des Condylus unterscheiden: den nieren-, kugel- und ringförmigen, die aber natürlich durch Uebergänge mit einander verbunden sind. Sehr weit verbreitet, namentlich bei *Sphenodon* und den Sauriern, aber auch bei Schlangen und Vögeln anzutreffen ist der Condylus reniformis, der, nieren- oder halbmondförmig gekrümmt, am Ventralumfang des Foramen occipitale liegt, seine für den Atlas bestimmte überknorpelte Fläche caudal-, ventral- und lateralwärts kehrt, und in dessen dorsale Concavität der Dens epistrophei sich einlagert. Bei manchen Sauriern (Geckonidae) ist diese dorsale Concavität (Fovea dentis) sehr tief, und die beiden lateralen Schenkel des Condylus sind steil aufwärts gerichtet („U-förmiger Condylus“), im Gegensatz zu anderen, wo der Bogen, den der Condylus beschreibt, ein flacherer ist. Ja, es kommt sogar vor, dass die Fovea dentis nicht direct von oben, sondern von oben und hinten her in den Condylus eindringt, so dass ihr Grund schräg nach hinten und ventralwärts abfällt, und der caudale Rand des Condylus von ihr bis zur Ventralfläche unterbrochen wird. Dieses wichtige und interessante Verhalten finde ich bei einem mit *Ascalabotes guttatus* bezeichneten Skelet der Freiburger vergleichend-anatomischen Sammlung; nach der Abbildung von SIEBENROCK (1895) zu schliessen, scheint auch bei *Moloch horridus* das Gleiche der Fall zu sein, und wahrscheinlich kommt es auch bei anderen Sauriern vor. Vielleicht hat FÜRBRINGER dasselbe Verhalten im Auge gehabt, wenn er darauf hinweist (1900, p. 645, Anm.), „dass der nierenförmige Condylus verschiedener Geckonidae, sowie von *Uroplates* und *Varanus* auch eine tiefe und breite Medianfurche besitzt“. Vielleicht ist damit aber auch nur die Fovea dentis überhaupt gemeint, die ich wenigstens bei *Varanus bivittatus* und *Varanus niloticus* rein dorsal gelagert finde, so dass der caudale Rand des Condylus

keine Unterbrechung erleidet. Uebrigens möchte ich doch bemerken, dass ich die oben erwähnte Beobachtung nur an einem macerirten und getrockneten Skelet gemacht habe, so dass eine Controle am überknorpelten Condylus noch wünschenswerth bleibt; aber allerdings möchte ich nach dem ganzen Aussehen der fraglichen Gegend glauben, dass auch am überknorpelten Condylus eine leichte mediane Incisur des caudalen Randes vorhanden war — der erste Zustand eines *Condylus bifidus*.

Von der medianen Dorsalimpression, der Fovea dentis, die auch der überknorpelte Condylus zeigt, sind wohl auseinanderzuhalten die beiden, jederseits von der Mittellinie gelegenen Furchen, die sich am macerirten Condylus namentlich junger Thiere finden können, und die den Knochengrenzen (*Basi-occipitale* und *Pleuro-occipitalia*) entsprechen. Sie haben dazu geführt, von einem dreitheiligen Condylus zu sprechen (*C. tripartitus*), womit aber nur die Bethheiligung dreier Knochenterritorien am Aufbau des Condylus ausgedrückt ist. Am Relief des überknorpelten Condylus macht sich die Dreitheiligkeit nicht bemerkbar, wie ich in einer ganzen Anzahl von Fällen feststellte. Für das uns interessierende Formproblem hat sie zunächst keine Bedeutung und wird erst später zur Sprache kommen. Doch mag schon hier besonders hervorgehoben werden, dass die drei Stücke neben einander, in einer Linie, angeordnet sind. Ich werde daher diese Anordnung kurz als *linear* bezeichnen.

Eine zweite Hauptform des Sauropsidencondylus ist mehr oder minder ausgesprochen kugelförmig und kann daher *Condylus globiformis* heißen; sie findet sich bei Crocodilen und manchen Vögeln.

Endlich ist eine ganz besondere Form des *Condylus anularis*, wie ihn die Schildkröten und manche Schlangen zeigen: hier ist die Gelenkfläche ringförmig um die tiefe centrale Fovea dentis herumgelegt. Am macerirten Schädel von Thieren, bei denen die Knochengrenzen noch deutlich sind, zeigt sich auch dieser Ring aus drei Abschnitten zusammengesetzt, von denen die zwei oberen, in der Mittellinie zusammenstossenden den *Pleuro-occipitalia* angehören, während der dritte, der sich von unten her zwischen jene beiden einschiebt, zum *Basi-occipitale* gehört. Auch dieser Condylus wird daher als dreitheilig oder dreilappig (*tripartitus*) bezeichnet, die Anordnung der Theile ist aber eine ganz andere (kleeblattförmig) als die bei dem nierenförmigen Condylus. Ich werde sie kurzweg als *trigonal* bezeichnen. Die Zusammensetzung des Ringes aus drei Stücken kann sich selbst am überknorpelten Condylus etwas durch leichte Impressionen der Fläche und durch Einziehungen am Rande bemerkbar machen, wie ich an einem grossen *Chelone*-Kopf finde. Andere Schildkröten zeigen am überknorpelten Condylus nichts davon. Jedenfalls ist die Grundform dieses Condylus immer die des Ringes.

Auf die Entstehung der verschiedenen Formen kann hier nicht eingegangen werden; ich will nur beiläufig bemerken, dass dabei das Verhalten der Chorda dorsalis zur Basalplatte des Chondrocraniums eine wichtige Rolle spielt: der nierenförmige Condylus und, nach PARKER's Abbildungen (1883), auch der kugelförmige der Crocodile bilden sich *hypochordal*, der ringförmige *perichordal*. Das phylogenetische Arrangement der drei Formen anlangend, so glaube ich, dass der nierenförmige Condylus die Ausgangsform darstellt, von der aus sich die übrigen ableiten. Das widerspricht einer sehr verbreiteten Vorstellung, die den kugelförmigen *Crocodilcondylus* als Ausgang nimmt, aber diese Anschauung beruht auf der Befangenheit gegenüber der Frage nach der Bethheiligung der Knochenterritorien am Aufbau des Condylus, wie noch erörtert werden soll.

Betrachtet man die genannten Formen des Condylus mit Rücksicht auf die Frage nach der Entstehung der doppelten Säugercondylen, so ergibt sich, dass der *Condylus reniformis* am leichtesten die Ableitung der Säugerzustände gestatten würde. Man hat dazu nur zwei Vorgänge anzunehmen: einerseits ein weiteres Emporgreifen der lateralen Schenkel des Condylus am Seitenumfang des *Foramen occipitale magnum*, und andererseits das Auftreten einer medianen Unterbrechung des Condylus, einer Unterbrechung,

die man sich am einfachsten als durch die Bildung einer von hinten her in die Schädelbasis einschneidenden medianen *Incisura intercondyloidea* bewirkt vorstellen kann. Dieser Vorstellung fügt sich das Verhalten von *Echidna* vollkommen, denn hier sind durch die mediane Incisur bereits zwei stark vorspringende Condylen gebildet, aber die Gelenkflächen [derselben hängen am vorderen Rande der Incisur noch zusammen. Man kann darin eine Weiterbildung der oben als *Condylus bifidus* bezeichneten Condylenform erkennen, einen Ausbildungsgrad dieser Form, der als letzte Vorstufe vor dem *Condylus duplex* betrachtet werden kann.

Durch die Annahme der beiden genannten Vorgänge würde sich die Entstehung der beiden Condylen aus einem erklären, und auch die Zerlegung des ursprünglich einheitlichen Gelenkes als Folgeerscheinung dieser Zerlegung verstehen lassen. (Man kann zum Vergleich an die Verhältnisse des menschlichen Kniegelenkes denken, wo die beiden [Condylenflächen des Oberschenkels hinten durch eine *Incisura intercondyloidea* getrennt werden, vorn aber in einander übergehen, und im Anschluss daran eine in verschiedenem Grade vollständige Theilung des Gelenkes in zwei Hälften besteht. Natürlich stimmt das Beispiel nicht in allen Einzelheiten.)

Fragt man, wodurch die beiden angenommenen Vorgänge etwa bedingt gewesen sein könnten, so lässt sich darauf wenigstens mit einigen Vermuthungen antworten. Zunächst mag eine Anschauung erwähnt sein, die von J. F. MECKEL (1825, p. 475) vertreten wird, und nach der die Anwesenheit zweier Hinterhauptgelenkhöcker bei den Säugern „unstreitig in der stärkeren Entwicklung des Gehirns und dadurch des Schädels, vorzüglich in seitlicher Richtung“ begründet ist, „wodurch der bisher einfache mittlere Höcker in zwei Seitenhälften auseinanderweicht“. Ich glaube nicht, dass diese Anschauung, wenigstens in dem Sinne, wie sie offenbar gemeint ist, richtig ist. Denn das Foramen occipitale magnum an dessen Ventralumfang der einfache Sauropsidencondylus liegt, nimmt ja an der Verbreiterung des Schädels kaum Antheil, da es das schon wieder verschmälerte Rückenmark hindurchtreten lässt. Ausserdem aber erscheinen bei dieser Betrachtungsweise die Condylen zu sehr als etwas Gegebenes, in sich Unveränderliches. So möchte ich die Dinge aber nicht auffassen. Meines Erachtens handelt es sich hier um Umformungsprocesse: nicht die beiden Hälften des einheitlichen Condylus wandern als selbständige Grössen von einander, sondern die Condylusbildung ändert ihren Ort. Das kann natürlich nur Hand in Hand gehen damit, dass andere, mehr lateral und dorsal gelegene Theile des Schädels und des Atlas mit einander in Articulation treten. Um hierin wenigstens vorläufig etwas deutlicher zu sehen, mag es erlaubt sein, die Zweck- resp. Nutzensfrage zu erheben: was wird die Folge sein, wenn die Articulationsstelle zwischen Atlas und Hinterhaupt sich vom ventralen Umfang des Foramen occipitale aus mehr nach beiden Seiten hin vergrössert? Mir scheint, dass das in erster Linie eine grössere Festigkeit der Verbindung, allerdings auf Kosten der Beweglichkeit, bedingen wird. Dass mit der Verbreiterung der Anlagerungsstelle des Schädels auf der Wirbelsäule die Verbindung zwischen beiden fester und sicherer werden muss, bedarf keines Beweises. Und hier könnte man recht wohl die Verbreiterung der Schädelhöhle durch die stärkere Entwicklung des Gehirns als ein Moment herbeiziehen, das indirect jene grössere Sicherung der Verbindung zur Folge hatte. Aber auch, dass die Beweglichkeit dadurch und erst recht durch die Zerlegung des einheitlichen Condylus in zwei leiden musste, scheint mir sicher. Allerdings befinde ich mich damit in Widerspruch mit MAX WEBER, der (1904, p. 42) ganz im Gegentheil bemerkt: „Diese Verlagerung auf die Exoccipitalia machte aus den Condylis Theile eines grösseren Kugelabschnittes und gab damit dem Kopfe grössere Excursionsmöglichkeit als dem kleineren, wenn auch dreitheiligen Monocondylus der Sauropsiden. Hierin lag aber ein Fortschritt.“ Mir scheint das ein Trugschluss zu sein. Selbst angenommen, die beiden Condylis bildeten zusammen Theile einer Kugeloberfläche — was vielleicht ursprünglich der Fall gewesen sein

mag, jetzt aber bei den meisten Säugern sicher nicht mehr zutrifft — so würde doch die Vergrößerung des Kugelradius und die Verwerthung nur zweier beschränkter Kugelausschnitte zur Gelenkbildung sicherlich nur als Excursions-beschränkendes Moment in Betracht kommen können. Denn auf der kleinen Kugel, die der einfache Condylus der Sauropsiden bildet (auf die genaue Kugelform kommt es bei dieser Ueberlegung nicht an), würde die absolute Länge des Weges, den ein Punkt zurücklegen muss, wenn er sich um einen bestimmten Winkel bewegt, nur sehr klein sein, oder praktisch ausgedrückt: bei der kleinen Kugel wird eine nur geringe Verschiebung der Gelenkflächen an einander schon einen beträchtlichen Winkelausschlag, d. h. eine Kopfbewegung von bedeutender Excursionsgrösse zur Folge haben. Dagegen würde für denselben Winkelausschlag auf der grossen Kugel eine viel grössere Verschiebung der Gelenkflächen über einander nöthig sein, was zunächst eine viel stärkere Zerrung und Verlagerung der umliegenden Weichtheile zur Folge haben würde, vollends aber durch die Verwendung von nur zwei beschränkten Kugelausschnitten sehr bald unmöglich werden müsste, da hier die Ausnutzung der Gesamtkugeloberfläche in sehr enge, durch die Grösse der Gelenkflächen und das Verhalten der Kapseln bedingte Grenzen gebannt wird. Thatsächlich ist ja auch das Atlanto-occipitalgelenk der Säuger im Wesentlichen ein Nickgelenk, also auf die Bewegung beschränkt, bei der in den beiderseitigen Gelenken gleichsinnige Verschiebungen erfolgen, und von den anderen Bewegungsmöglichkeiten, die ihm auf Grund der obigen theoretischen Erwägung wohl einmal zukamen, wird kein oder höchstens nur ein sehr geringer Gebrauch gemacht. Dementsprechend zeigt auch die Form der Condylen häufig schon auf den ersten Blick, dass ihre Oberflächen jedenfalls nicht Theile einer gemeinsamen Kugelfläche bilden.

Die Vergrößerung der beiden Seitenschenkel des ursprünglichen nierenförmigen Condylus, die Zerlegung desselben in zwei und damit die Zerlegung des vorher einheitlichen Gelenkes in zwei bedeutete also sicherlich eine grössere Festigkeit, zugleich aber eine Beschränkung der Beweglichkeit in dem vorderen Kopfgelenk. Es wäre interessant, speciell zu ermitteln, ob nicht dementsprechend (compensatorisch) das Atlanto-epistropheal-gelenk der Säuger eine grössere Bewegungsfreiheit gewinnt, als es bei den Reptilien besass.

Was dann die Trennung der beiden Condylen von einander anlangt, so scheint mir das Verhalten bei *Echidna*, wo trotz starker Prominenz der Condylen in caudaler Richtung doch ihre mediane Vereinigung durch Knorpel noch fortbesteht, darauf hinzuweisen, dass dabei die Entstehung einer medianen *Incisura intercondyloidea* der ursprüngliche Vorgang war. Als das erste ursächliche Moment, das dabei wirksam war, kann vielleicht der *Dens epistrophei* angesehen werden. Auf diese Vermuthung muss man kommen, wenn man den nierenförmigen Condylus der Saurier ins Auge fasst. Hier liegt der *Dens epistrophei* auf der Dorsalfäche des Condylus und bedingt da einen Eindruck, die *Fovea dentis*, die, wie oben bemerkt, manchmal recht tief sein kann, aber für gewöhnlich nur von dorsal her eingedrückt ist und somit den caudalen Rand des Condylus nicht bis zur Ventralfläche durchschneidet — was offenbar damit zusammenhängt, dass die Längsaxe des *Dens epistrophei* etwa die gleiche Richtung hat wie die Längsaxe des Schädels. Daneben zeigte bei *Ascalabotes guttatus* die *Fovea dentis* einen schräg nach hinten abfallenden Grund, so dass wirklich eine Spaltung des Condylus bis zur Ventralfläche zu Stande kam — doch wohl als Ausdruck dafür, dass hier die Längsaxe des *Dens* mit der der Schädelbasis einen stumpfen Winkel bildete. Darin liegt, glaube ich, ein Fingerzeig, wie aus dem einfachen nierenförmigen Condylus ein Condylus bifidus und dann zwei Condylen werden können. Denkt man sich von dem Saurierzustand aus den Schädel in einem Winkel gegen den *Epistropheus* ventralwärts abgelenkt, so würde sich als nothwendige Folge davon ein Durchschneiden des *Dens* durch den ventro-caudalen Rand des Condylus und damit eine Zerlegung des letzteren in zwei Hälften ergeben. Nun ist aber thatsächlich der Schädel der

meisten Säuger so auf der Wirbelsäule situirt, dass seine Längsaxe mit der des Dens epistrophei einen Winkel bildet, und speciell für *Echidna* wurde oben (p. 501) erwähnt, dass, wenn man die beiden ersten Wirbel und den Schädel in die Stellung zu einander bringt, bei der die Flächen am besten auf einander passen, der Dens des Epistropheus mit der Schädelbasis etwa einen rechten Winkel bildet und sich so in die Incisura intercondyloidea einlagert, dass sein Vorderrand dem Vorderrand dieser Incisur anliegt.

Mir scheint also, dass man in der That dem Dens epistrophei eine Bedeutung bei der ersten Herstellung der Incisura intercondyloidea wird beimessen dürfen. Später freilich hat er sich dann zurückgezogen, so dass er jetzt bei den meisten Säugern nicht mehr selbst bis zum Schädel reicht, sondern mit diesem nur durch Bänder (Ligg. alaria, Lig. apicis dentis) verbunden und im Uebrigen auf den ventralen Atlasbogen beschränkt bleibt, eine Reduction, die vielleicht sogar eine kleine Aenderung seiner morphologischen Natur bedeutet (s. p. 512). Wenn trotzdem die Incisura intercondyloidea erhalten bleibt, so dürfte das auf Rechnung des Rückenmarkes kommen, für das ja durch Schaffung der Incisur die Möglichkeit gegeben war, in sanfterem Bogen in den Schädel überzugehen, als wenn der Raum zwischen beiden Condylen ausgefüllt, also ein einheitlicher Condylus vorhanden wäre, und das an der Herstellung oder wenigstens an der Vergrößerung der Incisur wohl auch direct theilhaftig war.

So würde also in letzter Instanz immer die Winkelstellung zwischen Wirbelsäule und Schädel es sein, die bei den Säugern für die Entstehung der beiden Condylen aus einem maassgebend war. Und dieser Schluss erfährt eine erwünschte Bestätigung durch die Thatsache, dass bei den Cetaceen, wo jene Winkelstellung nicht besteht, sondern der Schädel etwa die Richtung der Wirbelsäule fortsetzt, auch eine Incisura intercondyloidea ganz oder fast fehlt, und die grossen flachen Condylen in der Mittellinie fast zusammenstossen. Dass man das als secundären Zustand aufzufassen hat, ist wohl fraglos.

Als Consequenz der auseinandergesetzten Vorstellung ergibt sich die Annahme einer Ungleichwerthigkeit des Foramen occipitale magnum: dasselbe hätte danach bei den Säugern eine Vergrößerung in die Schädelbasis hinein erfahren. Dadurch, dass der neue hinzugekommene Abschnitt in einer anderen Ebene liegt, als der alte, ist er gegen den letzteren bei den meisten Säugern leidlich gut abzugrenzen; beim Menschen bedingt die Verlagerung des ganzen Foramen occipitale an die Basis cranii, dass beide Theile ohne Grenze in einander übergehen.

Wie weit sich der eben gegebene Erklärungsversuch als begründet herausstellen wird, muss die Zukunft lehren; jedenfalls glaube ich, dass die von mir eingeschlagene Betrachtungsweise die richtige ist, da sie die Entstehung der Dicondylie aus der Monocondylie in Zusammenhang mit sonstigen Veränderungen der Organisation zu verstehen sucht. Die Möglichkeit hierzu liegt, wie ich gezeigt zu haben glaube, vor, wofern wir den Condylus reniformis als Ausgang nehmen; dagegen vermag ich die beiden anderen Condylenformen nicht in dieser Weise als brauchbar zu betrachten. Der Condylus globiformis, wie ihn die Crocodile und manche Vögel besitzen, erscheint mir durchaus nicht als die primitive Condylusform, für die er meist gehalten wird, denn bei ihm ist die Verbindung des Dens epistrophei mit dem Schädel fast gelöst, wie weiter unten noch gezeigt werden soll, während wir doch wohl, wenigstens für die Ableitung der Säuger, von einem Zustand auszugehen haben, wo eine innigere Verbindung zwischen beiden genannten Theilen besteht. Das gleiche Moment, nämlich die Art der Verbindung des Dens epistrophei mit der Schädelbasis, lässt aber auch den Condylus anularis, wie ihn die Schildkröten zeigen, als wenig geeignet für den gedachten Zweck erscheinen, was freilich genauer erst bei Besprechung der Gelenke sich ergeben kann. Ein anderes Moment, das gegen die Ableitung der Säugercondylen vom Condylus anularis spricht, die trigonale Anordnung der Componenten, wird gleich noch zur Sprache kommen.

Im Vorstehenden habe ich die Frage der Mono- und Dicondylie als das behandelt, was sie ist: ein Formproblem, und habe dabei ganz abgesehen von der Antheilnahme der Knochenterritorien (Basioccipitale und Pleurooccipitalia) an der Herstellung des einfachen oder doppelten Condylus. Hiertüber mögen denn jetzt noch einige Bemerkungen nachgeholt werden. Fragt man, welche Anordnung der genannten drei Knochenterritorien man für die Ableitung der Verhältnisse bei den Säugern als Ausgangszustand verlangen muss, so ist die wohl selbstverständliche Antwort darauf die, dass man das Verhalten zu Grunde zu legen hat, das für die Säuger als Regel gilt: d. h. den Zustand, wo der mittlere Theil der Schädelbasis (caudalwärts bis zum Foramen occipitale magnum) von dem Basioccipitale eingenommen wird, und diesem sich seitlich, in einiger Entfernung von der Mittellinie, die Pleurooccipitalia anschliessen. Wie gross der Antheil ist, den diese Territorien an der Bildung der beiden Condylen nehmen, ist dabei ganz gleichgültig; es ist bekannt, dass die Grenzen der Condylen von denen der Knochen unabhängig sind, und dass vielfach, z. B. schon bei den Monotremen, aber auch noch beim Menschen, die Grenze zwischen dem Basi- und dem Pleurooccipitale jeder Seite durch einen Condylus hindurchgeht.

Formen, die die gleiche Anordnung der Knochen zeigen, giebt es unter den Reptilien genug, und der Condylus reniformis, von dem ich oben ausgegangen bin, zeigt ja ganz typisch diese Zusammensetzung. Wie weit er sich schon auf die Pleurooccipitalia ausdehnt, ist auch hier von untergeordneter Bedeutung, da ja für die Säuger so wie so ein Weitergreifen auf dem Gebiete derselben angenommen werden muss. Vom Standpunkt der Knochenanordnung aus wäre also selbst ein rein basioccipitaler Condylus brauchbar, um als Ausgangszustand für die beiden Säugercondylen zu dienen, wofür nur die Pleurooccipitalia sich ihm seitlich anschliessen. Dagegen wäre für den gleichen Zweck der Condylus anularis allerdings nicht oder doch nicht so gut brauchbar, weil hier in Folge einer ganz besonderen Entwicklungsrichtung die beiden Pleurooccipitalia dorsal von dem Basioccipitale zur medianen Vereinigung kommen und das letztere von der Begrenzung des Foramen occipitale magnum ausschliessen. Diese trigonale Knochenanordnung, von der ganz allgemein, und meiner Ansicht nach mit Recht, angenommen wird, dass sie sich aus der linearen, wie sie Rhynchocephalen, Saurier, Crocodile zeigen, erst entwickelt hat, müsste also wieder in die lineare zurückverwandelt werden, wenn der Säugerzustand herauskommen sollte, d. h. der Weg über den Condylus anularis würde für die Säugercondylen zum mindesten einen Umweg bedeutet haben, während der Anschluss derselben an den Condylus reniformis ein ganz directer ist.

Die hier durchgeführte Betrachtungsweise mit ihrer scharfen Trennung des rein formalen und des territorialen Gesichtspunktes weicht sehr wesentlich von der ab, die neuerdings bei der Behandlung des gleichen Problemes gebräuchlich ist, und die sich gerade durch eine Verquickung der beiden genannten Gesichtspunkte charakterisirt. Die hierdurch bedingte Verschiebung der Frage hat kürzlich (1904) schon FÜRBRINGER hervorgehoben, auf dessen vortreffliche Darstellung ich ja schon mehrfach verweisen konnte und auch hier bezüglich weiterer Belege aus der Literatur verweise. Hier möchte ich nur kurz noch auf die Resultate jener Behandlungsweise eingehen, wie sie ganz besonders durch OSBORN formulirt worden sind. OSBORN unterscheidet geradezu vier Typen des hinteren Abschlusses des Schädels zur Verbindung mit der Wirbelsäule, bei deren Aufstellung eben jene beiden Momente Verwendung finden: 1) den typischen monocondylen Zustand, bei dem der einfache Condylus nur dem Basioccipitale angehört, und die Pleurooccipitalia sich nicht an der Articulation mit dem ersten Wirbel betheiligen (z. B. *Alligator*, *Ichthyosaurus*); 2) den dreitheilt-monocondylen, bei dem das Basioccipitale und die zwei Pleurooccipitalia sich, in verschiedenem gegenseitigen Verhältniss, an der Herstellung des einfachen Condylus betheiligen (hierher rechnet OSBORN sehr verschiedene Condylusformen: den von *Iguana*, *Python*, *Chelone*, *Testudo*, *Dicynodon*); 3) den dicocondylen Uebergangstypus (dicocondylic, transitional), charakterisirt

durch paarige Condylen, die hauptsächlich von den Pleurooccipitalia, und nur theilweise vom Basioccipitale gebildet werden (*Cynognathus* und gewisse Säuger); 4) den typischen dicondylen Zustand, mit paarigen pleurooccipitalen Condylen, „basioccipital element cartilaginous or reduced in median line“ (hierzu zählt OSBORN Amphibien wie *Rana* und *Mastodonsaurus*, sowie gewisse Säuger). In der genannten Reihenfolge schliesst OSBORN auch die vier Typen an einander an „morphologically, not genetically“. Damit ist wohl gemeint, dass OSBORN sich nur die vier Condylustypen in der genannten Reihenfolge aus einander hervorgegangen denkt, nicht aber auch ihre jeweiligen Besitzer. Doch auch so muss die OSBORN'sche Reihe als eine künstliche und willkürliche erscheinen, wenn man sich nicht damit begnügt, bloss das Relief des macerirten Condylus zu betrachten, sondern den ganzen Kopfgelenkapparat ins Auge fasst, von dem doch der Condylus occipitalis nur einen Bestandtheil bildet. So wurde, um nur Eines anzuführen, schon oben ausgesprochen, dass z. B. der kugelige Condylus, wie ihn die Crocodile besitzen, durchaus nicht eine primitive, sondern im Gegentheil eine einseitig ausgebildete Condylusform darstellt, wie sich das besonders aus dem Verhalten des Dens epistrophei zu ihm ergibt.

Doch das nebenbei; hier kommt es zunächst auf die Frage nach der Herkunft der Säugercondylen an, die sich OSBORN, ebenso wie ich, aus der Zerlegung eines einheitlichen Reptiliencondylus hervorgegangen denkt, nur in sehr anderer Weise. OSBORN sagt: „the mammalian occipital condyles arose from a reptilian tripartite type by the reduction of the median basioccipital element and the expansion of the lateral exoccipital elements“. So ähnlich diese Schlussfolgerung auch der zu sein scheint, zu der ich selbst oben gekommen bin, so zeigt doch die von OSBORN aufgestellte Reihe, dass er sich die Dinge ganz anders vorstellt, als ich. Die Einfügung des Testudinatencondylus in die Reihe lehrt das ohne weiteres. Von ihm aus denkt sich OSBORN, wie seine Abbildungen ergeben, die weitere Entwicklung zum Säugerverhalten so, dass der ventrale dem Basioccipitale angehörige Medianlappen noch weiter reducirt worden sei; dadurch wären zunächst zwei in der Mittellinie zusammenstossende pleurooccipitale Condylen entstanden, die dann natürlich wieder durch das sich verbreiternde Basioccipitale auseinandergetrieben sein müssten, wenn das typische Säugerverhalten herauskommen sollte. Das Irrige dieser Betrachtungsweise liegt meines Erachtens darin, dass hier die pleurooccipitalen Componenten des einheitlichen Condylus kurzweg als die Vorläufer der Säugercondylen betrachtet und mit diesen identificirt werden. Und doch erhalten sie das Aussehen von selbständigen Bildungen nur durch die Knochengrenzen, während die Befunde bei den Säugern zeigen, dass die als Condylen anzusprechenden Prominenzen von den Knochengrenzen unabhängig sind. Bei OSBORN erscheinen die Condylen mehr als gegebene Grössen, die an bestimmte Knochenterritorien gebunden und demnach auch in ihrer Lage von der Ausdehnung dieser Territorien abhängig sind, während nach meiner Ansicht nicht die Condylen als solche irgendwelche Wanderungen und Verschiebungen durchmachen, sondern nur die Condylusbildung ihren Ort ändern, von einem Territorium auf das andere übergehen kann.

Thatsächlich wurde denn auch oben schon darauf hingewiesen, dass die Ableitung der Säugercondylen von einem ringförmigen Condylus mit „trigonaler“ Anordnung der Componenten zum mindesten einen Umweg voraussetzt, wohingegen der Anschluss der Säugercondylen an den nierenförmigen Sauropsidencondylus mit linearer Anordnung der Componenten ein unmittelbarer ist. Der Umstand, dass die lineare Anordnung der Condyluscomponenten unter den Sauropsiden sehr weit verbreitet, die trigonale dagegen auf wenige Gruppen beschränkt ist, macht die Annahme jenes Umweges nicht gerade leichter.

Das Hauptargument, worauf sich diese Annahme stützen kann, ist, dass sich von jenem trigonal getheilten Condylus der *Cynognathus*- und *Gomphognathus*-Condylus herzuleiten scheint, der eine gewisse

Aehnlichkeit mit den Säugercondylen darbietet. Indessen lässt sich doch gegen die Vorstellung, dass hier wirklich verwandtschaftliche Zusammenhänge bestehen, mancherlei vorbringen. Zunächst kann jedenfalls von einer völligen Uebereinstimmung zwischen dem Condylus der genannten Theriodonten und den Condylen der Säuger gar keine Rede sein. Der *Cynognathus*- und *Gomphognathus*-Condylus war thatsächlich ein einheitlicher, wie das SEELEY, der ihn ja sehr genau beschrieben hat, wiederholt betont (1894, 1895 a und b). Selbst aus den fossilen Resten ergab sich, dass die beiden „Condylen“ an der Basis vereinigt waren, und SEELEY erwähnt auch mehrfach, dass die trennende Incisur sehr schmal war und daher zwischen beiden Hälften eine viel grössere Annäherung bestand, als bei den Säugern. (Z. B. heisst es vom Condylus der *Gomphodontia* 1895 a, p. 1: „Each condyle is transversely wide, and convex, and together they form a curve, which differs from most Mammals in the smallness of the median vertical notch between them, which is scarcely so much developed as in certain Cetacea“; und vom *Cynognathus*-Condylus 1895 b, p. 129: „the occipital plate shows the two occipital condyles in rather closer approximation than is usual in Mammalia.“) Auf diesen Unterschied hat schon FÜRBRINGER mit Nachdruck hingewiesen (1904), der dementsprechend auch die *Stenocondylie* der Sauropsiden der *Eurycondylie* der Mammalier gegenüberstellt. Jedenfalls also würde man in dem einheitlichen Condylus *bifidus* der Gompho- und Cynodontia immer nur eine erste Stufe zur Entstehung der Säugercondylen zu sehen haben. Aber auch als solche ist er recht fragwürdiger Natur. SEELEY schildert, und OSBORN legt sogar besonderen Werth darauf, dass die beiden Condylushälften bei *Gompho*- und *Cynognathus* von den Pleurooccipitalia gebildet werden, die somit in der Mittellinie zusammenstossen. (Freilich sind SEELEY's Angaben in dieser Hinsicht durchaus nicht ganz bestimmt.) Speciell die von OSBORN nach SEELEY copirte Abbildung des *Cynognathus*-Condylus zeigt, dass der Einschnitt zwischen den beiden Condylushälften direct in die mediane Naht zwischen den beiden Pleurooccipitalia übergeht. Abgesehen davon, dass unter diesen Umständen noch gar nicht einmal klar ist, wie weit auch noch der Einschnitt zwischen den beiden Condylushälften als Fugenfurchen zu gelten hat und somit von Knorpel ausgefüllt war, bleibt auch hier wieder die mediane Vereinigung der Pleurooccipitalia ein die Ableitung des Säugerzustandes erschwerendes Moment. OSBORN leitet den *Cynognathus*-Condylus von einem trigonal-dreitheiligen Condylus ab und lässt somit die basioccipitale Componente ventralwärts verdrängt sein, SEELEY scheint dieselbe dorsal von den Pleurooccipitalia zu vermuthen, was natürlich gegen die OSBORN'sche Ableitung spräche, jedenfalls aber war diese Componente verdrängt und nahm an der Begrenzung der Incisura intercondyloidea keinen Antheil. Das entspricht durchaus nicht dem typischen Säugerverhalten und kann auch nicht als primitiv angesehen werden, denn schon bei den Monotremen ist, wie die Abbildungen bei VAN BEMMELEN (1901) zeigen, die Breitenausdehnung des Basioccipitale am Vorderrand der Incisura intercondyloidea eine recht beträchtliche. Man wird aber gerade hier die Verhältnisse bei den Monotremen nicht kurzweg als secundär bezeichnen können, als sie in allen anderen Punkten einen ganz ausgesprochen primitiven Charakter tragen (Uebergang beider Condylenflächen in einander, Einheitlichkeit des Atlanto-occipital- und des Atlanto-epistrophicalgelenkes, Vereinigung beider). Oder sollte die Reihe der Säugercondylen mit denen der Cetaceen eröffnet werden?

Ein anderes Bedenken kommt dazu, nämlich die Frage: wie verhielt sich denn der Dens epistrophei bei dem Theriodontencondylus? Dem gewöhnlichen nierenförmigen Sauropsidencondylus liegt der Dens dorsal auf; bei dem ringförmigen Testudinatencondylus wird er von den beiden Pleurooccipitalia überlagert; nimmt man nun an, dass aus diesem letzteren Zustand der Condylus *bifidus* der Gomphodonten und Cynodonten in der von OSBORN gewollten Weise hervorgegangen sei, so muss man wohl auch schliessen, dass dabei der Dens ganz ventralwärts verdrängt gewesen sei. Das wäre aber mit den Säugerverhältnissen

ganz unvereinbar. Man sieht, die Frage ist nicht so einfach, wie sie der oberflächlichen, nur die groben Formverhältnisse macerirter oder fossiler Schädel berücksichtigenden Betrachtung erscheint.

Diesen Bedenken gegenüber muss es immer wieder als das Naturgemässere erscheinen, die Säugercondylen von einem nierenförmigen Sauropsidencondylus abzuleiten, der in seiner mittleren Partie vom Basioccipitale, in seinen beiden Seitentheilen von den Pleurooccipitalia gebildet wurde. Der Condylus bifidus der mehrfach genannten Theriodontia würde sich dann auf selbständigem Wege entwickelt haben und nur eine äusserlich ähnliche Convergenzerscheinung mit dem Condylus bifidus der Monotremen darstellen. Durch welche Momente sein Zustandekommen etwa hätte bedingt sein können, wird einer besonderen Untersuchung bedürfen; jedenfalls aber bildet die Zerlegung des einfachen Condylus in zwei nicht einen so complicirten Vorgang, dass derselbe nicht von verschiedenen Ausgangszuständen aus mehrfach selbständig erfolgt sein könnte — woraus aufs neue die von FÜRBRINGER wiederholt ausgesprochene Mahnung sich ergibt, jenes Merkmal in taxonomischer Hinsicht nicht zu überschätzen.

Für die Dicondylie der Säuger aber stehe ich nicht an, zu behaupten, dass dieselbe aus der Monocondylie der Sauropsiden hervorgegangen sei, und betrachte als Ausgangsform den nierenförmigen Condylus, an dessen Zusammensetzung sich das Basioccipitale und die zwei Pleurooccipitalia in Nebeneinanderlagerung beteiligen, während ich die von OSBORN aufgestellte Condylenreihe als eine willkürliche und den natürlichen Entwicklungsgang nicht wiedergebende ansehen muss.

Im Vorstehenden bin ich nur auf die OSBORN'sche Arbeit etwas genauer eingegangen, doch ist, wie schon bemerkt, die ausschliesslich oder vorwiegend „territoriale“ Behandlung der Condylusfrage die fast allgemein herrschende. Dabei werden die Säugercondylen meist kurzweg als „exoccipitals“ bezeichnet, und wird die Thatsache, dass oft genug auch das Basioccipitale an ihrer Zusammensetzung theilnimmt, einfach ignorirt. So sagt KINGSLEY (1900, p. 252) von ihnen geradezu: „the condyles are restricted to the exoccipitals from the first, and the basioccipital shows no sign of participation in their formation“. Das ist aber eine thatsächliche Unrichtigkeit. Unter den Ausführungen von GADOW (1902) ist eine, mit der ich übereinstimmen kann, nämlich die, dass der ausschliesslich basioccipitale Gelenkkopf, wie er sich bei Crocodilen, Ichthyosauriern und Vögeln ausgebildet hat, nicht einen Ausgangs-, sondern einen Endzustand darstellt. Dagegen kann ich mich durchaus nicht der Ansicht anschliessen, dass der einheitliche Sauropsidencondylus überhaupt aus der Vereinigung zweier ursprünglich getrennten Condylen hervorgegangen sei; vielmehr gehe ich für die Amnioten, wie wiederholt betont, von einem einheitlichen (nierenförmigen) Condylus aus. Dass irgendwelche Beziehungen desselben zu den beiden Amphibiencondylen bestehen, ist im höchsten Grade zweifelhaft, wie noch unten zur Sprache kommen soll.

Die Frage nach der morphologischen Bedeutung des Atlanto-occipitalgelenkes der Amnioten scheint mir dann nach allen vorliegenden Zeugnissen dahin beantwortet werden zu müssen, dass wir darin eine Bildung zu sehen haben, die mit dem Atlanto-epistrophicalgelenk, wie es sich bei Sauropsiden findet, auf eine Stufe zu stellen ist. Dieses Gelenk bildet sich hauptsächlich zwischen den hypochordalen Spangen des ersten und des zweiten Wirbels mit geringer Beteiligung der anschliessenden Bogentheile. Im Atlanto-occipitalgelenk liegen die Dinge ähnlich. Vom Atlas sind es ja genau die gleichen Theile, die in die Gelenkbildung eingehen, und ebenso kann auch der in Betracht kommende Theil der Schädelbasis einer hypochordalen Spange (resp. einem Complex von solchen) verglichen werden.

Diese Auffassung wurde ja oben schon (p. 512) sehr eingehend discutirt. Und selbst wenn sie in der strengen Form („der hintere Theil der occipitalen Schädelbasis der Amnioten geht ursprünglich aus einem Multiplum hypochordaler Spangen hervor“) bestritten werden sollte, so wäre doch durchaus unbestreitbar, dass, abgesehen von den Formen mit ringförmigem Condylus, die Articulationsstelle an der Schädelbasis durchaus hypochordal liegt, und dass ihr die hypochordale Atlasspange gegenübersteht, so dass hier jeden-

falls von einem „Körpergelenk“ keine Rede sein kann. Bei der oben formulirten Auffassung des Atlanto-occipitalgelenkes würde auch die Thatsache seiner ursprünglichen Einheitlichkeit verständlich sein. Die Vorstellung von einem secundären Weitergreifen der Gelenkbildung auf die anschliessenden seitlichen Bogen-theile, wie sie speciell für die Säuger anzunehmen ist, stösst natürlich auf keine Schwierigkeiten.

Für die Frage nach der Stellung des Säuger- und überhaupt des Amniotenschädels zu dem Amphibienschädel ergeben sich aus dem Gesagten einige wichtige Folgerungen. Der Amphibienschädel ist nicht nur dicondyl, sondern auch diarticulär; er articulirt lediglich mit einem, zwar formal besonders angepassten, aber doch vollständigen Wirbel, der einen ganz anderen Werth hat als der Atlas der Amnioten und die gleiche Bezeichnung nur als Signatur gleicher functioneller Verwendung trägt. Das sind beachtenswerthe Thatsachen. Für die Säuger hat sich, man darf wohl sagen: mit Sicherheit, ergeben, dass der diarticuläre Zustand ein secundärer ist, hervorgegangen aus dem monarticulären, und dass ebenso die beiden Condylen aus einem basal gelagerten durch Zerlegung entstanden sind — wie ist es nun bei den Amphibien? Zeugnisse, die auf einen ähnlichen Entwicklungsgang deuteten, liegen bisher nicht vor; im Gegentheil, es scheint vielmehr, dass hier thatsächlich das doppelte Gelenk einen ursprünglichen Zustand repräsentirt. Ist doch gerade den Atlanto-occipitalgelenken der Amphibien der morphologische Charakter ursprünglicher „Bogengelenke“ zugesprochen worden (PETER, 1894, 1895, 1898), womit auch ihre Paarigkeit als ein ursprünglicher Zustand charakterisirt wäre. Jedenfalls zeigen auch diese Ueberlegungen wieder, dass die Dicondylie des Säuger- und des Amphibienschädels noch durchaus nicht nothwendig als Ausdruck engerer Verwandtschaft der beiden Klassen gelten darf. Es spricht vielmehr alles dafür, dass es sich hier um Convergenzerscheinungen handelt, deren Ausbildung unter der Einwirkung ganz verschiedener Factoren und auf ganz verschiedenen Wegen erfolgte. Und zu der gleichen Anschauung haben ja bekanntlich auch die Erwägungen auf Grund der Metamerie der Occipitalregion geführt: der erste Wirbel der Amphibien ist wahrscheinlich gar nicht homolog dem ersten Wirbel der Amnioten (ganz abgesehen von der Zerlegung des letzteren in zwei Abschnitte), sondern ist bei den Amnioten in den Aufbau des Schädels einbezogen, so dass die cranio-vertebrale Verbindung bei Amphibien gar nicht an gleicher Stelle liegt, also überhaupt nicht dieselbe Bildung darstellt wie die der Amnioten. Dies ist schon von FÜRBRINGER wiederholt (1897, 1900, 1904) scharf betont worden, dessen Standpunkt, dass die Dicondylie der Amphibien für sich stehe und nicht mit der der Säuger verglichen werden dürfe, ich somit vollkommen theile.

Endlich mag aber noch besonders darauf aufmerksam gemacht sein, wie gross die Kluft ist, die den Kopfgelenkapparat der Sauropsiden in seiner Gesamtheit von dem der recenten Amphibien trennt. Eine Ableitung des einen aus dem anderen erscheint unmöglich, und das spricht auch wieder dafür, dass wir in beiden Apparaten Bildungen vor uns haben, die morphologisch gar nicht identisch sind, somit auch gar nicht mit einander verglichen werden dürfen.

3. Die Communication des Atlanto-occipital- und des Atlanto-epistrophicalgelenkes.

Schon von dem Augenblick an, wo die Gelenkspalten ausgebildet sind, stehen die Höhlen des Atlanto-occipital- und des Atlanto-epistrophicalgelenkes längs des ventralen Umfanges des Dens epistrophei unter einander in Verbindung; ein Septum interarticulare, das mit seinem Margo affixus an dem ventralen Atlasbogen und den Massae laterales atlantis festhaftet und seinen scharfen Margo liber dorsalwärts gegen den Dens kehrt, trennt beide Gelenke nur unvollkommen von einander. Diesen Zustand zeigt auch noch die erwachsene *Echidna*.

Nach Feststellung dieses Befundes drängte sich naturgemäss zunächst die Vorstellung auf, dass es sich hier um einen secundären Zusammenfluss beider Gelenke handle. Immerhin hielt ich es für nöthig, das Verhalten der beiden Gelenke bei Sauropsiden festzustellen, und da ergab sich denn die auf den ersten Blick überraschende Thatsache, dass auch hier die Communication beider Gelenkhöhlen allgemeine Regel ist. Festgestellt habe ich sie für einige Saurier (*Agama*, *Lacerta*, *Varanus*, *Platydictylus*), Schildkröten (*Testudo*, *Emys*, *Chelone*), Schlangen (*Tropidonotus*, *Dipsadomorphus*), Crocodile (*Crocodylus niloticus*, *Alligator mississippiensis*), Vögel (*Anser*, *Columba*, *Gallus*, *Falco*).

Schneidet man bei einer der genannten Formen, nachdem man den vordersten Theil der Wirbelsäule von Muskeln befreit hat, von der Dorsalseite her die Membrana atlanto-occipitalis posterior durch, entfernt dann das Rückenmark und exarticulirt nun vorsichtig den Schädel, so kann man durch Betrachtung der für den Occipitalcondylus bestimmt gewesenen Pfanne sich leicht davon überzeugen, dass auch eine Communication beider Gelenkhöhlen (der atlanto-occipitalen und der atlanto-epistrophicalen) bestanden haben muss. Man sieht nämlich, dass diese Pfanne nicht allein vom Atlas selbst gebildet wird, sondern durch ein Septum interarticulare eine Ergänzung erfährt, das in dem ventralen Theil des Atlasringes (der ventral vom ventralen Atlasbogen, lateral von den Massae laterales und dorsal vom Lig. transversum begrenzt wird) ausgespannt ist. Die Form dieses Septums, das, mit der Lupe betrachtet, manchmal knorpelähnlich aussieht, ist verschieden und richtet sich nach der Form des Condylus occipitalis. Bei *Lacerta*, *Agama*, *Varanus*, also wohl überhaupt bei den Sauriern, kann man es als sichelförmig bezeichnen (Septum semilunare); es haftet an beiden Massae laterales und dem ventralen Atlasbogen und reicht mit seinen Seitenschenkeln bis zu dem Lig. transversum empor, ohne eigentlich in dieses überzugehen. So bildet es ein richtiges Labrum glenoidale, das mit seiner cranialen Fläche die Fovea articularis anterior (für den Condylus), mit seiner caudalen Fläche die Fovea articularis posterior (für den Epistropheus) ergänzt. Der scharfe Innenrand des Septums ist gegen den Dens epistrophei gekehrt, der über ihm aus der hinteren Gelenkhöhle in die vordere hineinragt; zwischen dem freien Septumrand und dem Dens communiciren beide Gelenkhöhlen mit einander. Der Dens selbst lagert sich in der vorderen Gelenkhöhle der Dorsalfäche des ringförmigen Condylus auf, mit der er articulirt, durch Bindegewebszüge auf der Dorsalfäche der Schädelbasis befestigt. Der Condylus wird so von einer zusammengesetzten Pfanne völlig umfasst, an deren Aufbau sich Atlas, Septum interarticulare und Dens epistrophei betheiligen. Bei *Platydictylus mauretanicus*, wo die dorsale Impression des Condylus sehr tief ist, ist das Septum sehr stark reducirt und fehlt fast ganz; nur ein ganz unbedeutender Streifen ergänzt die beiden Gelenkflächen des Atlas, der somit im Wesentlichen allein die Pfannen für den Condylus wie für den Epistropheus bildet. Die Communication beider Gelenkhöhlen besteht aber auch hier.

Bei den Schildkröten (*Chelone*, *Testudo*, *Emys*) ist das Septum ringförmig (Septum anulare), entsprechend der Form des Condylus occipitalis, sein dorsaler Abschnitt findet Befestigung an dem mittleren Theil des Lig. transversum, mit dem das Septum eine Einheit bildet. Der Dens tritt hier durch eine grosse runde Oeffnung des Septums hindurch und dringt in die centrale Grube des ringförmigen Condylus ein, wo er durch ein Band befestigt wird, so die für denselben bestimmte Pfanne in interessanter Weise vervollständigend. (Auch der Epistropheus besitzt eine der Form des Septums entsprechende Form, indem sein Zahn nicht der dorsalen Hälfte, sondern der Mitte seiner cranialen Gelenkfläche aufgesetzt ist.)

Unter den Schlangen fand ich die Verhältnisse bei *Dipsadomorphus dendrophilus* und *Tropidonotus natrix* ähnlich wie bei den Sauriern; bei der letztgenannten Form war ein eigentliches Septum interarticulare überhaupt nicht vorhanden, der Dens erstreckte sich über den ventralen Atlasbogen hinweg auf die Schädelbasis, und auf gleichem Wege erfolgte auch die Vereinigung beider Gelenkhöhlen.

Eine Schlangenform mit so ausgesprochen ringförmigem Condylus, wie etwa *Python*, habe ich nicht untersucht.

Das Septum der Crocodile (der eine von mir untersuchte, zwischen dem zweiten und dritten Wirbel abgeschnittene Kopf entstammte offenbar einem jungen Exemplar von *Crocodilus niloticus*, der andere einem ebenfalls jungen *Alligator miss.*) ist ein Septum anulare, doch ragt hier der Dens nicht durch die Oeffnung hindurch, sondern legt sich mit seiner Spitze von hinten her so vor dieselbe, dass er sie schliesst und damit die Gelenkfläche für den kugelförmigen Condylus ergänzt. Nur ein dünnes Band zieht, soweit ich habe feststellen können, von der Spitze des Dens innerhalb der Gelenkhöhle zur Dorsalfäche des Condylus. (Ganz klar bin ich hierüber nicht geworden.) In der Hauptsache ist die Verbindung zwischen Schädel und Epistropheus als gelöst zu betrachten.

Aehnlich wie bei den Crocodilen liegen auch die Verhältnisse bei den Vögeln (untersucht wurden dieselben bei *Anser*, *Gallus*, *Columba*, *Falco*). Es besteht ein Septum anulare, dessen Oeffnung (die bei der Gans einen schmalen verticalen Schlitz darstellt) von dem Dens epistrophei verschlossen wird. Letzterer ergänzt so die Pfanne für den Condylus und wird durch ein dünnes Bändchen noch mit dem Dorsalumfang des Condylus verbunden. In einem Falle glaube ich (bei *Anser*) das Septum mit der Spitze des Epistropheus verwachsen und somit geschlossen gesehen zu haben; leider wurde dann das Präparat zerstört, so dass ich die Thatsache jetzt nicht mehr controliren kann. Sonst war das Septum regelmässig durchbohrt. Eine andere Thatsache, die ich auch nicht weiter verfolgt habe, ist die, dass bei den Vögeln (ich habe es speciell für die Gans festgestellt) das Atlanto-epistrophicalgelenk nicht ganz einheitlich, sondern in zwei hinter einander gelegene Theile, das „Gesimgelenk“ und das „Zahngelenk“, getheilt ist, und zwar durch einen queren Bandzug, der vom ventralen Atlasbogen aufwärts zur Wurzel des Dens geht und da inserirt, wo die craniale Epistropheusfläche mit der Unterfläche des Dens zusammenstösst. Das Densgelenk communicirt durch das Foramen septi mit dem Atlanto-occipitalgelenk. Ob die Theilung eine vollständige ist, vermag ich nicht zu sagen, ebensowenig, ob sie überall vorkommt.

Bei der häufigen Untersuchung, deren sich die Wirbelsäule und speciell die beiden ersten Wirbel zu erfreuen gehabt haben, wäre es wunderbar, wenn ein so in die Augen fallendes Verhalten, wie es das Septum interarticulare und die Ueberschreitung desselben durch den Dens epistrophei darstellen, nicht schon beobachtet wäre. Thatsächlich ist es denn auch schon sehr lange bekannt, und es muss demgegenüber nur Wunder nehmen, dass die damit zusammenhängende Communication der beiden Kopfgelenke mit den sich anschliessenden Folgerungen noch nicht genauer beachtet worden ist. Was die Literatur anlangt, so findet das Septum interarticulare mit seiner Durchbohrung schon 1846 bei STANNIUS für die Vögel Erwähnung, und 1848 wurde es von H. RATHKE bei einer grösseren Anzahl von Schildkröten, sowie bei Sauriern, Crocodilen, Schlangen und Vögeln beschrieben. Bei den Schildkröten schildert es RATHKE als eine Knorpelplatte, von den Vögeln erwähnt er, dass es im Alter sogar verknöchern könne. Auch über das durch die Oeffnung hindurchtretende Lig. apicis dentis macht RATHKE einige Angaben. Eine genaue Beachtung erfuhr das Septum dann bei den Vögeln durch G. JAEGER (1858), der auch die Thatsache, dass bei den Vögeln eine Communication des Atlanto-occipitalgelenkes mit der Gelenkhöhle zwischen Atlas und Dens besteht, klar ausgesprochen hat und auch erwähnt, dass die letztere Gelenkhöhle von der zwischen dem Mittelstück des Atlas und der cranialen Gelenkfläche des Epistropheus geschieden sei. (Nach JAEGER hat schon BARKOW das Gleiche festgestellt.) Von weiteren Autoren, die das Verhalten des Septums und des Dens epistrophei mehr oder minder deutlich erkannt haben und schildern, greife ich nur noch heraus: STRECKER (1887, für *Chelonia caretta* und, in sehr wunderlicher Darstellung, für *Esammosaurus* und *Monitor*), GEGENBAUR (1898, für alle Sauriosiden: „Zur Aufnahme des occipitalen Gelenkkopfes bildet in allen Fällen der Processus odontoides den Grund einer Pfanne, welche durch Concavitäten der Bogenstücke des Atlas ergänzt wird“), SELENKA (GADOW und SELENKA, 1891, p. 45, Vögel), GADOW (1896, Abbildungen von *Lacerta vivipara* und einem Vogel). SCHAUINSLAND (1905, *Sphenodon*).

Auch bezüglich der morphologischen Natur dieses Septums ist bereits eine Anschauung geäussert worden: JAEGER (1858) hat es für serial-homolog einer Zwischenwirbelscheibe oder einem Meniscus

erklärt, und GADOW (1896) und SCHAUINSLAND (1905) haben sich dieser Anschauung angeschlossen, die ja, wenn man die occipitale Schädelbasis einem Wirbelkörper vergleicht, auch ganz berechtigt ist. Es wurde aber oben (p. 512) gezeigt, dass auch eine andere Auffassung möglich ist, nämlich die, dass die Wirbelkörpersäule im Dens epistrophei resp. dem Lig. apicis ausläuft, und dass die occipitale Schädelbasis der Amnioten in ihrem hinteren Abschnitt ursprünglich nur die Bedeutung hypochondraler Spangen besitzt. Bei dieser Auffassung wäre auch das Septum interarticulare anders zu beurtheilen. Das „Wie?“ ergibt sich aus der Topographie des Septums. Dasselbe liegt ja zwischen der hypochondralen Spange des zweiten Wirbels und der ebenfalls hypochondralen Schädelbasis, so dass es gewissermaassen die hypochondrale Spange des ersten Wirbels bis gegen die Wirbelkörper hin ergänzt (in der Fig. 309 von SCHAUINSLAND [1905] sehr schön erkennbar). Will man sich somit eine Vorstellung über die Bedeutung des Septums machen, so scheint es mir am nächsten zu liegen, darin eine Bildung zu sehen, in der der ursprüngliche Zusammenhang zwischen der hypochondralen Spange des ersten Wirbels mit der Körpersäule (resp. einem Zwischenwirbelkörper) noch zum Ausdruck kommt. Auch hierfür möchte ich auf SCHAUINSLAND's Figur von *Sphenodon* (1905, p. 536) verweisen. Wir dürfen doch wohl annehmen, dass auch die hypochondrale Spange des ersten Wirbels wie die des zweiten ursprünglich in enger Nachbarschaft der Körpersäule lag und von dieser erst secundär ventral- und lateralwärts abrückte. Legt man dabei das Verhalten von *Sphenodon* zu Grunde, so wird man noch specieller schliessen dürfen, dass die hypochondrale Spange des ersten Wirbels einmal mit der Zwischenwirbelscheibe zwischen dem ersten spinalen und dem hintersten occipitalen Wirbelkörper, also mit der von SCHAUINSLAND erwähnten und abgebildeten intradentalen Zwischenwirbelscheibe zusammenhing. Bei dem „Abrücken“ von der Körpersäule mag es sich theils um eine wirkliche Verdrängung der Spange, theils nur um eine scheinbare, bedingt durch die nach vorn zunehmende Verjüngung der Körpersäule, handeln; für beide Vorgänge aber kann ein und dieselbe Ursache verantwortlich gemacht werden: die starke Entwicklung der hypochondralen Schädelbasis. Von diesem Gesichtspunkt aus lässt sich das Septum auffassen entweder als ein bindegewebig umgewandelter Abschnitt der hypochondralen Spange des ersten Wirbels selbst, oder als aus dem ursprünglichen Verbindungsgewebe zwischen ihr und der Körpersäule (resp. einer intradentalen Zwischenwirbelscheibe) hervorgegangen. Somit wäre zuzugeben, dass das Septum einmal mit einem Meniscus intervertebralis zusammenhing, doch könnte es nicht direct einem solchen verglichen werden. Die äusserliche Aehnlichkeit mit einem solchen, die JÄGER für die Vögel hervorhebt, wäre nur eine scheinbare, bedingt durch die starke Reduction des vordersten Endes der Wirbelkörpersäule. Nach dieser Ansicht ist also das Septum interarticulare eine besondere eigenartige Bildung, die auch von dem Ligamentum transversum wohl zu unterscheiden ist, wenn sie auch mit diesem zusammenhängt und mit ihm sogar geradezu zusammenfliessen kann. Ich betrachte das Septum semilunare ebenso für die ursprüngliche Form des Septums, wie ich den Condylus reniformis für die ursprüngliche Condylusform der Amnioten halte, und dementsprechend das Septum anulare als eine besondere Anpassung an den kugelförmigen und ringförmigen Condylus. Die vorhin genannten Autoren gehen gerade von dem Septum anulare bei ihrer Betrachtung aus, und das mag wohl den Vergleich mit einem Meniscus nahe gelegt haben. Wenn somit in der Literatur das Septum manchmal geradezu als Lig. transversum bezeichnet wird, so ist das als unberechtigt zurückzuweisen.

Die oben gegebene Darstellung bietet natürlich nur ein ganz skizzenhaftes Bild von dem Verhalten der Gelenke, da es mir hauptsächlich darauf ankam, die Thatsache der weiten Verbreitung der Communication des Atlanto-epistropheal- und des Atlanto-occipitalgelenkes festzustellen, die ja wohl zweifellos darauf hinweist, dass wir es hier mit einem ursprünglichen Verhalten zu thun haben. Es wird eine dankbare Aufgabe sein, diese Skizze zu vervollständigen und dem Verhalten der beiden Kopfgelenke bei den Amnioten im Einzelnen nachzugehen. Dabei wird eine ganze Anzahl von Fragen zu berücksichtigen sein. Schon die wenigen mitgetheilten Thatsachen deuten ja auf das Bestehen verschiedener Entwicklungsreihen hin. Um in dieser Hinsicht nur noch Eins anzuführen, so wurde oben auseinandergesetzt, dass wahrscheinlich die Winkelstellung des Schädels gegen die Wirbelsäule das Moment ist, das die Zerlegung des nierenförmigen Reptiliencondylus in die zwei typischen Säugercondylen zur Folge hatte. Das Verhalten bei den Vögeln ergänzt diese Vorstellung. Denn auch hier kommt es ja zu einer ähnlichen Winkelstellung, aber die Anpassung der Kopfgelenke an dieselbe vollzieht sich in anderer Weise: die frühere breite und innige Verbindung zwischen Epistropheus und Schädel wird fast völlig gelöst, und der Condylus weicht nicht in zwei auseinander, sondern im Gegentheil, er zeigt eine Neigung zur Concentration, d. h. zum Kleiner- und Kugeligwerden und zur Verlagerung an die Schädelbasis ventral vom Foramen magnum, beides Momente, durch die er ebenfalls dem Rückenmark aus dem Wege geschafft wird. In interessanter Weise zeigt sich hier der Einfluss der Schwere des Säugerkopfes, die einerseits eine Verbreiterung der Articulationsfläche durch Seitwärtsausdehnung derselben, andererseits das Fortbestehen der festen Verbindung zwischen Dens epistrophei und Schädelbasis wenigstens vermittelt eines Bandapparates (Ligg.

alaria, Lig. apicis dentis) wünschenswerth machte, im Gegensatz zu der Leichtigkeit des Vogelkopfes, die die weit gehende Verkleinerung der Articulationsfläche ermöglicht. Weiterhin bildet das Verhalten des Dens epistrophei zur Schädelbasis einen Punkt, auf den bei einer ausgedehnteren vergleichenden Behandlung der Kopf Gelenke besonders zu achten wäre. Schon jetzt lassen sich in dieser Hinsicht mehrere Hauptzustände unterscheiden, als deren Ausgang der der Articulation des Dens epistrophei auf der Dorsalfäche der Schädelbasis, wie er sich bei Rhynchocephalen und Sauriern findet, angesehen werden kann. Hiervon kann einerseits das Verhalten bei Crocodilen und Vögeln abgeleitet werden, wo der Dens sich so stark zurückgezogen hat, dass er nur noch mit seiner Spitze die Pfanne für den Condylus ergänzt und im Uebrigen lediglich durch ein dünnes Spitzenbändchen mit der Schädelbasis zusammenhängt, sowie andererseits der bei den Säugern anzutreffende Zustand, wo eine Articulation zwischen Dens und Schädel normaler Weise nicht mehr besteht, wohl aber eine Verbindung beider durch Bänder (Ligg. alaria, Lig. apicis dentis) hergestellt wird.

In der Thatsache, dass die Ligg. alaria auf die Dorsalfäche der Schädelbasis ausstrahlen, prägt sich noch das frühere Verhalten des Dens zu der letzteren aus: sie zeigt, dass wir berechtigt sind, bei der Beurtheilung der Säugerzustände von solchen auszugehen, wie sie die Saurier zeigen. Für die Crocodile und Vögel aber ergibt sich aus dem Verhalten des Dens, dass, wie das schon p. 522 gesagt wurde, ihr kugelförmiger Condylus nicht einen ursprünglichen, sondern einen abgeänderten Zustand darstellt. — Ganz einseitig abgeändert erscheint endlich das Verhalten des Dens bei den Formen mit ringförmigem Condylus, also besonders den Schildkröten: seine zapfenartige Articulation in der Grube des Condylus. Doch besteht auch für dieses die Möglichkeit einer Ableitung von dem Saurierzustand, aus dem es als durch secundäre Ueberwachung des Dens von Seiten der Schädelbasis entstanden gedacht werden kann. Jedenfalls stellt es aber einen einseitig entwickelten Zustand dar.

Von sonstigen Fragen, die sich ergeben, wäre wohl die wichtigste die, die schon oben (p. 512) erwähnt wurde: ob der Dens epistrophei als eine überall ganz gleichwerthige Bildung aufzufassen ist, oder ob nicht vielleicht seine verschiedene Ausdehnung in cranialer Richtung so verstanden werden muss, dass in den einen Fällen nur vertebrales, in den anderen auch craniales Material zu seiner Herstellung verwendet wird. Wobei aber im Auge zu behalten wäre, dass das „craniale“ Material doch wohl ursprünglich auch vertebral war.

Dass gewisse beim Menschen zu beobachtende Varietäten, so die Articulation des ventralen Atlasbogens am Hinterhaupt und die Articulation des Dens epistrophei am Hinterhaupt, in diesem Zusammenhang besprochen werden sollten, ist selbstverständlich, doch möchte ich darauf nicht mehr eingehen. Die in Betracht kommenden Gesichtspunkte ergeben sich aus dem in dieser Abhandlung Auseinandergesetzten, so auch die Erkenntniss, dass man nicht nöthig hat, zu der Deutung jener Abnormitäten auf Schildkrötenzustände zurückzugreifen, wie das geschehen ist.

Aus den oben mitgetheilten Thatsachen ergibt sich wohl mit Sicherheit, dass der Zusammenhang der atlanto-occipitalen und der atlanto-epistrophicalen Gelenkhöhle ein ursprüngliches Amniotenverhalten darstellt. Dies Ergebniss erscheint auf den ersten Blick fremdartig, verliert aber diesen Charakter, wenn man es in Zusammenhang betrachtet mit dem, was über die muthmaassliche Bedeutung des Dens epistrophei bei den Amnioten und über die Natur des Atlanto-occipitalgelenkes bei denselben gesagt wurde. Danach würden wir ja in dem Dens epistrophei ursprünglich nicht nur den Körper des ersten Wirbels, sondern auch noch einen occipitalen Wirbelkörper (vielleicht sogar deren mehrere) zu sehen haben, und die Hauptgelenkspalte der grossen einheitlichen *Articulatio capitis* wäre die zwischen jener Körpersäule und den zugehörigen hypochordalen Spangen (nämlich der hypochordalen Spange des ersten Wirbels und der hypochordalen Schädelbasis). An diesen Haupttheil der Gelenkhöhle schliessen sich aber zwei Nebenspalten an, die zwischen die hypochordalen Theile eindringen, nämlich zwischen die hypochordalen Spangen des ersten und zweiten Wirbels einerseits und zwischen die erste hypochordale Spange und die Schädelbasis andererseits (Schema, Textfig. 20). Die Verhältnisse bei

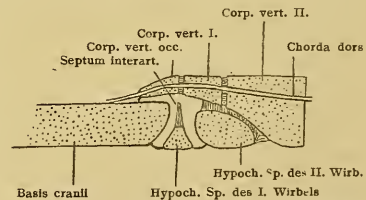


Fig. 20. Hypothetischer Ausgangszustand der einheitlichen *Articulatio capitis* der Amnioten, Schema.

Rhynchocephalen und Sauriern scheinen mir eine solche Auffassung genügend zu stützen, so dass es wohl berechtigt ist, sie zur Discussion zu stellen.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu *Echidna* zurück, so bleibt noch übrig, besonders hervorzuheben, dass der Kopfgelenkapparat, wie er sich bei dieser findet, sich am leichtesten an den der Saurier anschliessen lässt. Wie hier, so ist auch bei *Echidna* das Septum interarticulare ein Septum semilunare, und der Dens epistrophei tritt über seinen dorsalen Rand hinweg, nimmt somit nur mit seiner Ventralfläche an der Begrenzung der Gelenkhöhle theil, während von der Dorsalfläche aus die Bänder (Ligg. alaria) zur Dorsalfläche der Schädelbasis ziehen. Alles das findet sich principiell auch bei den Sauriern mit ihrem nierenförmigen Condylus und weist somit auch auf Formen mit einem solchen als auf die Vorfahren der Säuger hin. Dagegen müssen Formen mit einem ringförmigen oder kugeligen Condylus in dieser Hinsicht ausscheiden. So bestätigt das Verhalten des gesammten Kopfgelenkapparates die Vorstellung, die oben bezüglich der Ableitung der Säugercondylen geäussert wurden.

Ergebnisse.

1) Der knorpelige Atlas entsteht bei *Echidna* wie bei den anderen Säugern aus der Verschmelzung der beiden aufsteigenden Theile des ersten primitiven Wirbelbogens mit der hypochordalen Spange, welche letztere von zwei Centren aus verknorpelt. Auf bindegewebigem Stadium lässt sich die Anlage eines Rippenrudimentes feststellen, dasselbe geht aber später völlig zu Grunde.

2) Der knorpelige Epistropheus entsteht aus der Verschmelzung des ursprünglichen zweiten Wirbels mit dem Körper des ersten. Letzterer bildet aber nicht etwa nur den Zahnfortsatz, sondern die ganze craniale Hälfte des definitiven Epistropheuskörpers. Die für die Articulation mit dem Atlas bestimmte Gelenkfläche liegt ganz auf diesem vom ersten Wirbelkörper stammenden Abschnitt des Epistropheuskörpers. Die Dinge liegen also genau so, wie es FRORIEP für das Rind beschrieben hat. Die Ausbildung caudaler Processus articulares am Bogen des Epistropheus unterbleibt.

3) Die Entstehung des Dens epistrophei bei Rhynchocephalen und Sauriern sowie die Art seiner Verbindung mit dem Schädel weisen darauf hin, dass hier nicht nur die Anlage des ersten Wirbelkörpers, sondern auch Material, das vor derselben liegt, wahrscheinlich sogar solches, das schon zur Anlage der Schädelbasis gehört, zum Aufbau des Dens verwendet wird. Auch die Befunde bei der Ratte (nach WEISS) sowie bei *Echidna* legen die gleiche Auffassung nahe. Es lässt sich so die Vorstellung begründen, dass der Dens epistrophei der Amnioten nicht überall ganz gleichwerthig ist, dass seine Ausdehnung bis auf die Schädelbasis den ursprünglichen Zustand repräsentirt, und von diesem aus sowohl bei vielen Sauropsiden wie bei Säugern eine Reduction stattgefunden hat. Es lässt sich sogar die Anschauung vertreten, dass der Dens der Amnioten nebst dem aus der Reduction seines vordersten Endes hervorgehenden Lig. apicis das vorderste verjüngte Ende der Wirbelkörpersäule repräsentirt, in dessen Zusammensetzung früher noch eine grössere Zahl von Wirbelkörpern einging, auch von Körpern solcher Wirbel, deren sonstige Theile (Bogen und hypochordale Spangen) zu dem Aufbau der Occipitalregion des Schädels verwendet wurden. Die Befunde bei *Sphenodon*, Sauriern und bei der Ratte erlauben für diese Formen wenigstens die Annahme noch eines occipitalen Wirbelkörpers ausser dem ersten spinalen als Baucomponente des Dens. Mit der Schlussfolgerung, dass sich der Amniotendens früher weiter nach vorn auf die Schädelbasis erstreckte, ist auch die Möglichkeit gegeben, ihn an den sogenannten Dens des ersten Amphibienwirbels anzuschliessen, d. h. als eine Bildung zu betrachten, die im Anschluss an den Amphibiendens entstand.

4) Die *Articulatio atlanto-epistrophica* bildet sich, wie bei den anderen Säugern, lediglich zwischen Theilen des ersten Wirbels, ist also eine intravertebrale Verbindung. Im Gegensatz aber zu dem bisher als Säugernorm angenommenen Verhalten entsteht von vornherein eine einheitliche atlanto-epistrophicale Gelenkspalte. Die Flächen, zwischen denen sie zu Stande kommt, sind: am Epistropheus die craniale Fläche des Körpers, die hufeisenförmig die Wuzel des Dens umzieht und durchaus auf den vorderen, vom ersten Wirbelkörper stammenden Abschnitt des Epistropheuskörpers beschränkt bleibt, am Atlas eine entsprechend hufeisenförmig gestaltete Fläche, deren mittlerer Theil auf der hypochordalen Spange liegt, während die Seitenschenkel auf die früheren Bogenwurzeln (die *Massae laterales*) emporsteigen.

Der einheitliche Charakter der *Articulatio atlanto-epistrophica* bleibt zeitlebens erhalten und ist als ein primitives, reptiloides Merkmal der Monotremen aufzufassen. Doch scheint es auch bei anderen Säugergruppen vorzukommen (s. p. 515). Die typischen drei atlanto-epistrophicalen Verbindungen der Säuger sind somit nicht nur zu einer functionellen Einheit combinirt, sondern auch thatsächlich aus einer einstmaligen anatomischen Einheit hervorgegangen, aus einem ursprünglich einheitlichen Gelenk durch Zerlegung desselben entstanden.

5) Auch die *Articulatio atlanto-occipitalis* von *Echidna* entsteht als ein einheitliches Gelenk und behält diesen Charakter ebenfalls Zeitlebens bei. Sie bildet sich zwischen den beiden Occipitalpfeilern und der lediglich hypochordalen occipitalen Schädelbasis einerseits und den Bogen des ersten Wirbels nebst der sie verbindenden hypochordalen Spange andererseits. Die einheitliche Gelenkspalte geht hufeisenförmig von einer Seite auf die andere über. Auch hierin darf ein primitives reptiloides Merkmal gesehen werden. Es weist darauf hin, dass der typische diarticuläre Typus der Säuger sich aus dem monarticulären gebildet hat. Auch die Einheitlichkeit des atlanto-occipitalen Gelenkes kommt offenbar noch anderen, auch placentalen, Säugern zu (s. p. 517).

Somit bietet auch das vordere Kopfgelenk der Säuger, ebenso wie das hintere, ein gutes Beispiel für die Entstehung mehrerer functionell combinirter Gelenke aus einer früheren anatomischen Einheit, im Gegensatz zu manchen anderen combinirten Gelenken, z. B. den Kiefergelenken, die von jeher räumlich getrennt waren und lediglich durch die gleiche Inanspruchnahme zu einem einheitlich functionirenden Apparat ausgebildet wurden.

6) Die *Dicondylie* des Säugerschädels ist eine secundäre, aus der *Monocondylie* des Sauropsiden-schädels hervorgegangen. Als die Form des Sauropsidencondylus, die am leichtesten eine Ableitung der beiden Säugercondylen gestattet, erwies sich der *Condylus reniformis*, wie er bei *Rhynchocephalen*, *Sauriern* und vielen *Vögeln* vorkommt. Die Zerlegung desselben in zwei Condylen vom Säugertypus konnte als durch zwei Vorgänge bewirkt verstanden werden: 1) die Ausdehnung der *Condylusbildung* längs des Lateralumfangs des *Foramen occipitale magnum*, die eine grössere Sicherheit der cranio-vertebralen Verbindung — vielleicht in Zusammenhang mit der Verbreiterung des Schädels infolge des Gehirnwachstums — allerdings auf Kosten der Beweglichkeit, zur Folge haben musste; 2) das Auftreten einer medianen *Incisura intercondyloidea*, für das die Ausbildung der Winkelstellung zwischen Wirbelsäule und Schädel als letzte Grundursache, der *Dens epistrophei* und das Rückenmark aber als direct wirksame Momente mit grosser Wahrscheinlichkeit anzuführen sind (p. 521). Die Verhältnisse bei *Echidna* können als vermittelnd zwischen dem monocondylen Sauropsiden- und dem typischen dicondylen Säugerzustand aufgefasst werden: es steht hier ein *Condylus bifidus*, dessen Zerlegung in zwei der Regel nach noch nicht vollendet ist.

7) Auch vom Standpunkt der Knochenanordnung aus erweist sich der nierenförmige *Condylus* mit Nebeneinanderlagerung („linearer“ Anordnung) der basioccipitalen und der beiden pleurooccipitalen Componenten als die geeignetste Form für die Ableitung der Säugercondylen, während dagegen

ringförmige Condylen mit „trigonaler“ Anordnung der Componenten in dieser Hinsicht viel weniger geeignet wären.

8) Die moderne Behandlungsweise des in der Mono- und Dicondylie gegebenen Problemes krankt an der Nichtberücksichtigung der Thatsache, dass die Grenzen der Condylen unabhängig sind von den Grenzen der Knochenterritorien, und dass die Condylusbildung ein Vorgang ist, der für sich, als rein formales Problem, verstanden werden muss. Die Charakterisirung der Säugercondylen als „exoccipitals“ ist falsch und irreführend, denn wenn auch der Hauptantheil des Condylus auf dem Gebiet des Exoccipitale (Pleurooccipitale) liegt, so nimmt doch auch vielfach das Basioccipitale daran theil, und diese Antheilnahme zeigt eben, dass die Ausdehnung der Knochenterritorien von anderen Factoren beherrscht wird als die Condylusbildung. Demnach ist es unrichtig, die Säugercondylen kurzerhand mit den pleurooccipitalen Antheilen des dreitheiligen Sauropsidencondylus zu identificiren. Dass ein Condylus bifidus, wie ihn die Gomphodonten und Cynodonten besaßen, in die Stammreihe der Säugercondylen hineingehört, erscheint im höchsten Grade zweifelhaft, ja, wenn die Darstellung richtig ist, dass seine beiden Hälften lediglich den Pleurooccipitalia angehören, die dorsal von dem Basioccipitale vereinigt sind, sogar direct ausgeschlossen.

9) Auch innerhalb der Sauropsiden ist wahrscheinlich der nierenförmige Condylus die ursprünglichste Form, von der aus der kugelförmige (*C. globiformis*) der Crocodile und mancher Vögel, sowie der ringförmige (*C. anularis*) der Testudinaten sich erst secundär ausgebildet haben.

10) Das Atlanto-occipitalgelenk der Amnioten war ursprünglich und von vornherein ein einheitliches. Morphologisch kann es dem Atlanto-epistrophicalgelenk der Sauropsiden verglichen werden, denn wie dieses kommt es zu Stande zwischen hypochordalen Theilen und anschließenden Bogenabschnitten. Die Befunde bei Rhynchocephalen, Sauriern, Säugern legen sogar geradezu die Auffassung nahe, dass die occipitale Schädelbasis der Amnioten in ihrem hinteren Abschnitt ursprünglich nur einem Multiplum von hypochordalen Spangen entspricht, aus der Verschmelzung solcher hervorging, und dass die zugehörigen Körpertheile in die Bildung des Dens epistrophei eingingen, resp. degenerirten (s. No. 3). Das Weitergreifen der Gelenkbildung auf die Bogenabschnitte bei den Säugern ist ein secundäres Verhalten (s. No. 6). Mit der geschilderten Auffassung würde auch die Auffassung der Nieren- oder Hufeisenform des Condylus als primitivster Form des Amniotencondylus ihre tiefere Begründung erhalten.

11) Der secundäre Charakter der Dicondylie des Säugerschädels ist ein weiteres Moment, das die Berechtigung eines Vergleiches dieser Dicondylie mit der der Amphibien als sehr zweifelhaft hinstellt. Es ist sehr möglich, dass die letztere ein ursprüngliches Verhalten darstellt. Dieses Bedenken kommt zu dem von FÜRBRINGER wiederholt betonten hinzu, das sich auf die morphologische Ungleichwerthigkeit der cranio-vertebralen Verbindung bei Amphibien und Amnioten, die ungleiche Lage in Bezug auf die Skelet-metameren, gründet (p. 527).

12) Das einheitliche Atlanto-occipitalgelenk communicirt bei *Echidna* zeitlebens mit dem ebenfalls einheitlichen Atlanto-epistrophicalgelenk. An Stelle der bei den Säugern als typisch betrachteten fünf Gelenkhöhlen (zweier atlanto-occipitalen und dreier atlanto-epistrophicalen) besteht bei *Echidna* nur eine grosse Spalte, die nur unvollkommen durch ein Septum interarticulare in zwei Abtheilungen zerlegt wird. Das Septum ist halbmondförmig gestaltet, in der ventralen Hälfte des Atlasringes ausgespannt, ergänzt die Pfannen für den Condylus und für den Epistropheus und lässt über sich den Dens epistrophei aus der atlanto-epistrophicalen in die atlanto-occipitale Gelenkhöhle hervorragen. Der Dens wird durch kräftige Lig. alaria mit der Schädelbasis verbunden.

13) Die Communication des Atlanto-epistrophicalgelenkes mit dem Atlanto-occipitalgelenk bei *Echidna* ist, wie die Einheitlichkeit eines jeden der beiden Gelenke, als ein

ursprünglicher reptiloider Zustand aufzufassen. Die gleiche Vereinigung beider Gelenke, und damit der principiell gleiche Bau des Kopfgelenkapparates, wie bei *Echidna*, findet sich bei Rhyngocephalen, Sauriern, Ophiidiern, Cheloniern, Crocodilen und Vögeln, also allen Sauropsiden.

14) Bei allen Sauropsiden besteht der Regel nach ein Septum interarticulare, das, in der ventralen Hälfte des Atlasringes ausgespannt, eine unvollkommene Trennung beider Gelenkhöhlen bewirkt. Bei Formen mit nierenförmigem Condylus besitzt es Halbmond- oder Sichelform (*S. semilunare*), und der Dens tritt über ihm hinweg, bei Formen mit kugeligem oder ringförmigem Condylus fließt es mit dem Lig. transversum zu einer durchbohrten Scheibe zusammen (*S. anulare*). Letztere Form ist von der ersteren abzuleiten. In einigen Fällen ist das Septum ganz reducirt. Das Septum deutet im Sinne der sub 3 und 10 ausgesprochenen Hypothese darauf hin, dass auch die ventrale Hälfte des Atlasringes einmal der Körpersäule eng anlag und mit ihr verbunden war. Die Entfernung beider genannten Theile von einander, die in Zusammenhang steht mit der starken Verjüngung des vordersten Endes der Körpersäule, erklärt sich durch die starke Entwicklung der hypochordalen Schädelbasis. Als Ort des ursprünglichen Zusammenhanges der ventralen Hälfte des Atlasringes mit der Körpersäule ist mit grosser Wahrscheinlichkeit eine Zwischenwirbelscheibe zwischen dem ersten spinalen und dem hintersten occipitalen Wirbelkörper aufzufassen, die innerhalb des ursprünglichen Amniotendens zu suchen, bei *Sphenodon* durch SCHAUINSLAND direct beschrieben worden ist. Die alte Vorstellung, dass das Septum einem Meniscus entspreche, wäre danach nicht ganz zutreffend.

15) Der Dens epistrophei ragt bei Rhyngocephalen und Sauriern über den scharfen Rand des Septums hinweg und legt sich der Dorsalfäche der Schädelbasis (dem nierenförmigen Condylus) auf, bei Schildkröten dringt er durch die Oeffnung des Septums hindurch in die centrale Grube des Condylus, bei Crocodilen und Vögeln verschliesst er nur die Oeffnung des Septums, ergänzt die Pfanne für den Condylus und wird nur durch ein Spitzenband mit der Schädelbasis verbunden. Der zuerst genannte Zustand ist als der ursprüngliche aufzufassen. Die übrigen Zustände, wie auch das Verhalten bei den Säugern, lassen sich von jenem ableiten, hauptsächlich durch die Annahme von Reductionerscheinungen (vergl. No. 3). Das Verhalten bei den Schildkröten ist ein einseitig entwickeltes.

16) Der ganze Kopfgelenkapparat der Amnioten war ursprünglich ein einheitlicher (*Articulatio capitis*). Im Anschluss an die sub 3 und 10 aufgestellte Hypothese lässt er sich definiren als gebildet zwischen: 1) dem vordersten Ende der Wirbelkörpersäule, das zu einer Einheit verschmolz, und 2) den zugehörigen hypochordalen Theilen, nämlich den hypochordalen Spangen des ersten und zweiten Wirbels und der hypochordalen Schädelbasis. An der Gelenkhöhle sind ursprünglich drei Hauptabschnitte zu unterscheiden: ein longitudinal ausgedehnter, zwischen dem Körpergebiet einerseits und der ersten hypochordalen Spange sowie der Schädelbasis andererseits, und zwei quere Spalten, zwischen den beiden hypochordalen Spangen und zwischen der ersten dieser Spangen und der Schädelbasis.

16) Der Kopfgelenkapparat bei *Echidna* zeigt den ursprünglichen Charakter nur wenig modificirt, in der Form des Septums (*S. semilunare*) erinnert er an Formen mit nierenförmigem Condylus (Rhyngocephalen, Saurier). Die Einheitlichkeit der atlanto-epistrophicalen und der atlanto-occipitalen Gelenkhöhle besteht auch hier. Somit fand erst innerhalb der Säuger die Zerlegung der einheitlichen Gelenkhöhle in die fünf typischen Theilstücke statt. Man könnte demnach von dem für die Säuger charakteristischen Zustand als von dem pentarticulären Typus sprechen, der aus dem primitiven monarticulären hervorgegangen sei, wobei nur zu beachten wäre, dass es sich functionell nur um die Zerlegung in zwei Gelenke handelt, von denen jedoch das eine aus zwei, das andere aus drei einzelnen, mit einander combinirten Gelenken zusammengesetzt ist. Es wird die Aufgabe ausgedehnter, ver-

gleichender Untersuchungen sein, die Etappen festzustellen, in denen die Zerlegung der einheitlichen Gelenkhöhle in die fünf Theilstücke erfolgte, jedenfalls darf man aber auch jetzt schon das Verhalten des Kopfgelenkapparates den Instanzen zurechnen, die für die Reptilienabstammung der Säuger sprechen.

Freiburg i. B., 8. Oktober 1906.

Literaturverzeichniss.

- BECK, WILHELM, Ueber den Austritt des N. hypoglossus und N. cervicalis primus aus dem Centralorgan beim Menschen und in der Reihe der Säugethiere unter besonderer Berücksichtigung der dorsalen Wurzeln. Anatomische Hefte, Bd. VI, Heft 2 (= Heft 18), 1895, p. 249—345, 4 Taf. (Jahreszahl von Bd. VI: 1896.)
- VAN BEMMELEN, J. F., Der Schädelbau der Monotremen. Denkschr. d. Med.-naturwiss. Gesellsch. zu Jena, Bd. VI (R. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. III), p. 727—798 3 Taf. u. 6 Figg. im Text.
- V. EßNER, V., Ueber die Beziehungen der Wirbel zu den Urvirbeln. Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. CI, Abth. III, 1892, p. 235—260, 1 Taf.
- ELLENBERGER, W. und BAUM, H., Handbuch d. vergleichenden Anatomie der Hausthiere, Berlin 1900.
- FISCHER, EUGEN, Bemerkungen über das Hinterhauptgelenk der Säuger. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901, p. 1—6, 2 Figg. (1901a).
- Das Primordialcranium von *Talpa europaea*. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugethierschädels. Anatomische Hefte, Bd. XVII, Heft 3/4 (= Heft 56/57), 1901, p. 467—548, 6 Taf. u. 2 Figg. im Text (1901b).
- FLOWER, WILLIAM HENRI, Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Nach der dritten, unter Mitwirkung von Dr. HANS GADOW durchgesehenen Originalausgabe, mit 134 Figg. im Text, Leipzig 1888.
- FRORIEP, AUGUST, Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatomische Abtheilung, Jahrg. 1883, p. 177—234, 2 Taf.
- Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule etc. II. Beobachtung an Säugethierembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatomische Abtheilung, Jahrg. 1886, p. 69—150, 3 Taf.
- und BECK, WILHELM, Ueber das Vorkommen dorsaler Hypoglossuswurzeln mit Ganglion, in der Reihe der Säugethiere. Anat. Anz., Bd. X, 1895, p. 688—696.
- FÜRBRINGER, MAX, Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift zum 70. Geburtstag von CARL GEGENBAUR am 21. August 1896, Bd. III, 1897, p. 349—788, 8 Taf.
- Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. IV. Theil. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXIV, 1900, p. 215—718, 5 Taf. u. 141 Figg. im Text.
- Zur Frage der Abstammung der Säugethiere. Theil I. Festschrift zum 70. Geburtstag von ERNST HAECKEL, Jena 1904, p. 571—604.
- GADOW, HANS, On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. CLXXXVII, for the year 1896, B, p. 1—57, 56 Figg.
- The origin of the Mammalia. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. IV, 1902, p. 345—364, 18 Figg.
- und SELENKA, EMIL, Vögel. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. VI, Abth. 4, I. Theil, Leipzig 1891.
- GAUPP, ERNST, Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständniss des Amniotenschädels. Anatomische Hefte, Bd. XIV, Heft 3 (= Heft 49), 1900, p. 433—595, 6 Taf.
- Ueber allgemeine und specielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelet der Wirbelthiere. Verhandl. d. Anatom. Gesellschaft auf der 20. Versammlung in Rostock, 1906, p. 21—68, 16 Figg.
- GEGENBAUR, CARL, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898.
- GIEBEL, C. G., Säugethiere. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. VI, Abth. 5, begonnen 1874.
- HASSE, C., Die Entwicklung des Atlas und Epistropheus des Menschen und der Säugethiere. Anatomische Studien, herausg. von C. HASSE, Bd. I, 1873, p. 542—568, 1 Taf.
- HUXLEY, T. H., On the applications of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of Mammalia. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1880, p. 649—662.

- JAEGER, GUSTAV, Das Wirbelkorperegelenk der Vögel. Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. XXXIII, Jahrg. 1858 (Wien 1859), p. 527—564, 1 Taf.
- KINGSLEY, J. S., The ossicula auditus. Tufts College Studies, No. 6, 1900, p. 203—274, 2 Taf.
— The origin of the Mammals. Science, N. S. Vol. XIV, No. 345, p. 193—205, 9. August 1901, 5 Figg.
- MÄNNER, HERMANN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVI, 1899, p. 43—68, 4 Taf.
- MARTIN, PAUL, Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd. II, Stuttgart 1904.
- MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie, Theil II, Abth. 2, 1825.
— *Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica*, Lipsiae 1826, fol. c, 8 Taf.
- NOORDENBOS, W., Ueber die Entwicklung des Chondrocraniums der Säugethiere. Petrus Camper, Deel III, Afl. 3 en 4, 1905, p. 367—430, 3 Taf.
- OSBORN, HENRY FAIRFIELD, Origin of the Mammalia. III. Occipital condyles of Reptilian tripartite type. American Naturalist, Vol. XXXIV, 1900, p. 943—947, 3 Figg.
- PARKER, W. K., On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. XI, Part 9, 1883 (Jahreszahl von Vol. XI: 1885), p. 263—310, 10 Taf.
- PETER, KARL, Die Wirbelsäule der Gymnophionen. Inaugural-Dissertation, medic. Fac. Freiburg i. B., 1894, 24 pp., 29 Figg. (Berichte d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. IX, 1894, p. 35—58.)
— Ueber die Bedeutung des Atlas der Amphibien. Anat. Anz., Bd. X, 1895, p. 565—574.
— Die Entwicklung und functionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*. Morphol. Jahrb., Bd. XXV, Heft 4, 1898, p. 555—628, 3 Taf. u. 1 Fig. im Text.
- RATKE, HEINRICH, Ueber die Entwicklung der Schildkröten, Braunschweig 1848.
- SCHAUMSLAND, H., Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. Skeletsystem, schalleitender Apparat, Hirnnerven etc. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. LVI, 1900, p. 747—867, 3 Taf.
— Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. HERTWIG'S Handbuch d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre der Wirbelthiere, Bd. III, Abth. 2, 1905, p. 339—572.
- SEELEY, H. G., Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. II. On *Pareiasaurus bombidens* (OWEN) and the significance of its affinities to Amphibians, Reptiles and Mammals. (Read May 12, 1887.) Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, Vol. CLXXXIX, B, for the year 1888, p. 59—109, 10 Taf., London 1889.
— Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. Part IX, Section 1. On the Therosuchia. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, Vol. CLXXXV, B, for the year 1894, London 1895, p. 987—1018, 1 Taf.
— Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. Part IV, Section 4. On the Gomphodontia. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, Vol. CLXXXVI, B, for the year 1895, London 1896, Part I, p. 1—57, 2 Taf. u. 13 Figg. im Text (1895 a).
— Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. Part IX, Section 5. On the skeleton in new Cynodontia from the Karroo Rocks. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London Vol. CLXXXVI, B, for the year 1895, London 1896, Part I, p. 59—148, 34 Figg. (1895 b).
- SEMON, RICHARD, Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen. Denkschr. d. Med.-naturw. Gesellsch. zu Jena, Bd. V, 1894—1897 (R. SEMON, Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. II), p. 59—74, 4 Taf. u. 10 Figg. im Text. Erschienen 1894.
- SIEBENROCK, FRIEDRICH, Das Skelet der Agamidae. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse, Bd. CIV, Abth. I, 1895, p. 1089—1196, 6 Taf.
- STANNIUS, H., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Berlin 1846.
- STRECKER, CARL, Ueber die Condylen des Hinterhauptes. Arch. f. Anat. u. Phys., Anatomische Abth., Jahrg. 1887, p. 301—338.
- WEBER, MAX, Die Säugethiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia, mit 567 Abb., Jena 1904.
- WEISS, ARMIN, Die Entwicklung der Wirbelsäule der weissen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIX, Heft 4, 1901, p. 492—532, 2 Taf. u. 2 Figg. im Text.
- ZIEHEN, TH., Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen und mikroskopischen Anatomie und zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Wirbelthiergehirns. Denkschr. d. Med.-naturw. Gesellsch. zu Jena, Bd. VI (R. SEMON, Zoolog. Forschungsreisen etc., Bd. III), Lief. 1, 1897, p. 1—187, 96 Figg. im Text.

Inhaltsverzeichnis.

| | Seite |
|--|---------|
| Einleitung | 483 |
| Erster Theil. Stadienbeschreibung | 483—503 |
| Stadium 40 und 41 | 483—484 |
| Stadium 42 und 43 | 485—486 |
| Stadium 43 a | 486—488 |
| Stadium 44 | 488—492 |
| Stadium 45 und 45 a | 492—493 |
| Stadium 46 | 493 |
| Stadium 47 | 494—495 |
| Stadium 48 und 48 a | 495—497 |
| Stadium 49 | 497 |
| Stadium 50 | 497 |
| Stadium 51 a | 497 |
| Erwachsene <i>Echidna</i> | 498—503 |
| Zweiter Theil. Zusammenfassende Darstellung der Entwicklung der beiden ersten Wirbel und der Kopfgelenke. Allgemeine und vergleichende Bemerkungen | 503—536 |
| A. Gang der Entwicklung | 503—510 |
| B. Allgemeine und vergleichende Bemerkungen | 510—536 |
| a) Die beiden ersten Wirbel | 510—513 |
| b) Die Kopfgelenke | 513—532 |
| 1) Articulatio atlanto-epistrophica | 514—516 |
| 2) Articulatio atlanto-occipitalis | 516—527 |
| Monocondylie und Dicondylie | 518—526 |
| Morphologische Bedeutung des Atlanto-occipitalgelenkes der Amnioten | 526—527 |
| Stellung des Amniotenschädels zum Amphibienschädel | 527 |
| 3) Die Communication des Atlanto-occipital- und des Atlanto-epistrophicalgelenkes | 527—532 |
| Auffassung der einheitlichen Articulatio capitis der Amnioten | 531 |
| Ergebnisse | 532—536 |
| Literaturverzeichniss | 536—537 |

Tafel LXVII.

Die 4 Figuren geben Schnitte der Serie No. 48 bei 17-facher Vergrößerung wieder.

Fig. 1. Objecttr. 5, Reihe 2, Schnitt 9.

Der Schnitt trifft die hintersten vorspringenden Theile der Occipitalcondylen, die Massae laterales atlantis, einen grossen Theil des Körpers des Epistropheus, sowie die seitlichen Abschnitte des Atlanto-occipital- und des Atlanto-epistrophicalgelenkes. Die Condylus occipitales und die zwischen ihnen befindliche Incisura intercondyloidea (vom Dens epistrophei und den Ligg. alaria eingenommen) sind etwa quer, d. h. senkrecht zur Längsaxe des Schädels getroffen, der Dens epistrophei dagegen longitudinal — eine Folge der stark winkligen Haltung des Schädels zur Wirbelsäule.

Fig. 2. Objecttr. 5, Reihe 1, Schnitt 9.

Der Schnitt liegt rostralwärts von dem vorhergehenden, trifft also die Occipitalregion vor den Condylen und vor der Incisura intercondyloidea, und den Epistropheus ventral vom Dens. Er geht ferner durch den dorsalen Rand des Septum interarticulare hindurch und zeigt den Zusammenfluss der atlanto-occipitalen und der atlanto-epistrophicalen Gelenkhöhle.

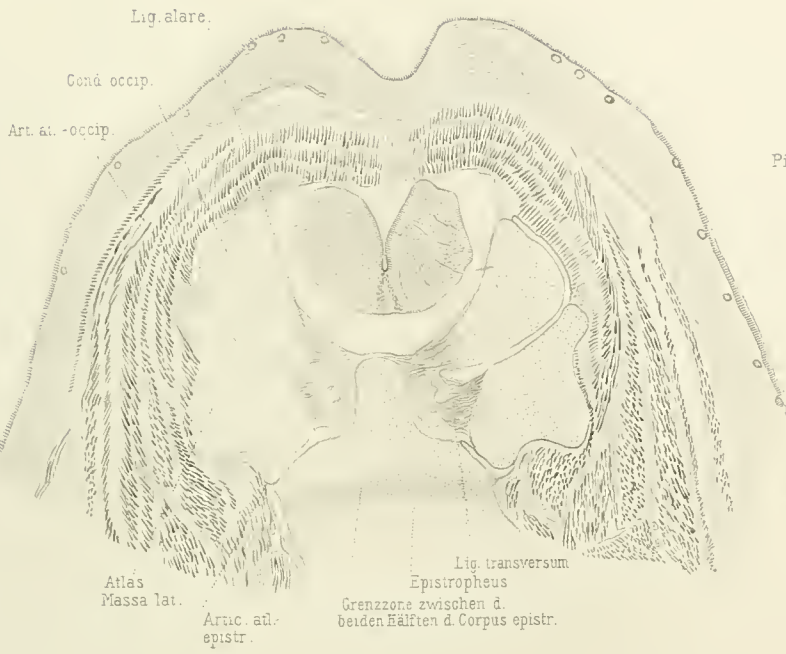
Fig. 3. Objtr. 5, Reihe 1, Schnitt 5.

Der Schnitt liegt noch weiter rostralwärts und trifft daher das Septum interarticulare in seiner ganzen Breite.

Fig. 4. Objecttr. 4, Reihe 4, Schnitt 6.

Der Schnitt geht durch den vordersten (medianen) Theil des Atlanto-occipitalgelenkes.

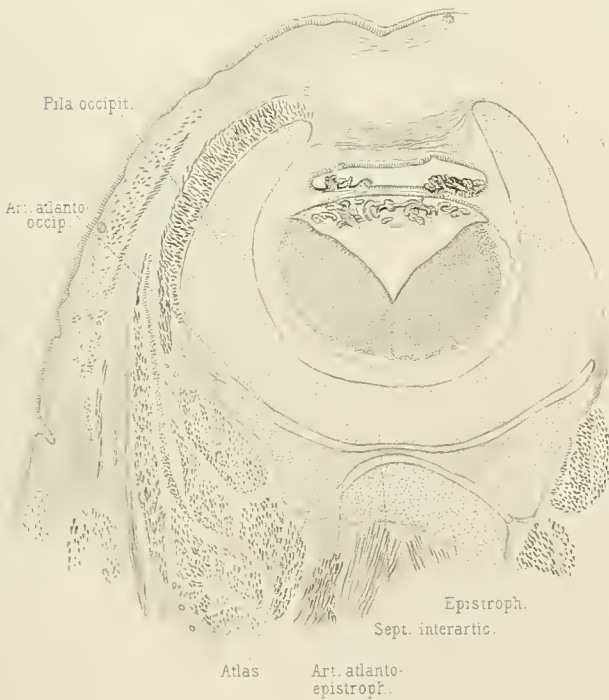
1



2



3



4



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1904-08

Band/Volume: [6_2](#)

Autor(en)/Author(s): Gaupp Ernst

Artikel/Article: [Ueber Entwicklung und Bau der beiden ersten Wirbel und der Kopfgelenke von Echidna aeuleata 481-538](#)