Ueber die Luftsäcke der Vögel.

Von

H. Strasser.

(*Aus dem anatomischen Institute zu Breslau.*)

Mit Tafel XI.

I. Allgemeines.

Die Untersuchung der Luftsäcke habe ich in Breslau im Jahr 1874 in Angriff genommen und später in Bern, allerdings mit verschiedenen Unterbrechungen, weiter geführt. Fast das gesammte, z. Th. sehr werthvolle Material wurde mir aus dem Breslauer anatomischen Institut durch die Güte des Herrn Prof. Hasse in liberalster Weise zur Verfügung gestellt. Ich spreche demselben für seine wirksame und anhaltende Hülfe während der ganzen Dauer der Arbeit meinen wärmsten Dank aus. Ferner bin ich den Herren Professoren Aeby und Langhans in Bern für die Unterstützung, welche mir bei ihnen zu Theil wurde, sehr verbunden.

Der ganze Gang der Arbeit und die Rücksicht auf die möglichste Ausnützung des gegebenen Materiales brachten es mit sich, dass in erster Linie die anatomischen Verhältnisse der Luftsäcke in den verschiedenen Vogelklassen festgestellt und die bisherigen Angaben hierüber geprüft, gesichtet und erweitert wurden, und dass erst allmälig allgemeinere Gesichtspuncte über das Verhalten der Luftsäcke zu den Organen und Geweben des Vogelkörpers und über die Bedingungen ihrer verschiedenartigen Ausbildung, ihrer ontogenetischen und phylogenetischen Entstehung überhaupt sich ergaben.

Die anatomische Untersuchung führte bald zu der Ueberzeugung, dass die vorliegenden Angaben über die Luftsäcke durchaus unvollstän-

dig und lückenhaft sind. SAPPEY berücksichtigt in seiner bekannten fundamentalen Arbeit in diesem Gebiete wesentlich nur die Ente: CAMPANA veröffentlichte 1875 eine Monographie über den Respirationsapparat des Huhnes. Die Notizen über andere Vogelspecies sind äusserst spärlich und ungenau. Wo der häufig vorkommenden weiter als bei Huhn und Ente fortgeschrittenen Ausbildung der Luftsäcke gedacht wird, geschieht es meist nur durch Bestimmung der Ausdehnung der Knochenpneumaticität. Die Art und Weise, wie die Luftsäcke an die pneumatischen Oeffnungen herandringen, ist zum Theil ungenau und unrichtig, zum Theil gar nicht bekannt[1].

Nach JACQUEMIN[2] dringt die Luft von der Achselhöhle in die Ellenbeuge und von der Hüftgelenkgegend zur Kniebeuge nur durch Vermittlung der Knochenhöhlen (Vulturiden), nach NITZSCH[3] dagegen wahrscheinlich durch Räume aussen am Knochen, eine Ansicht, welcher auch R. OWEN kurz beipflichtet. Genauer untersucht ist aber meines Wissens der Weg, den der Luftsack zu den entferntern Extremitätenknochen nimmt, nicht; auch die Angaben von NITZSCH über pneumatische Oeffnungen innerhalb des Bereiches der Gelenkhöhlen sind bis jetzt nicht näher geprüft.

Ebenso unzureichend ist die Erkenntniss von der Bedeutung der Luftsäcke für den Vogelorganismus. Die französische Schule beschränkt sich wesentlich auf die Erörterung der physiologischen Beziehungen. Die von SAPPEY und CAMPANA mit guten Gründen dargelegte Bedeutung für die Mechanik der Respiration und die Läugnung einer directen Bedeutung der Luftsackwand für die Bluterneuerung ist von SELENKA (in Artikel Aves von BRONNS Kl. u. A.) nicht berücksichtigt. CAMPANA hat auch die Erleichterung des Fluges durch relative Verminderung des Körpergewichtes, welche bisher ziemlich allgemein anerkannt wurde, in Frage gestellt.

Daher ist es wohl gerechtfertigt, alle diese Fragen einer erneu-

---

[1] Um ein Beispiel anzuführen, so steht in verschiedenen Darstellungen die Angabe, dass die mittlern Rumpfluftsäcke (die diaphragmatischen SAPPEY's) mit keinen Knochenhöhlen communiciren, während dies recht häufig bei den vordern dieser mittlern Luftsäcke der Fall ist; dieselben communiciren z. B. bei Ardea cinerea mit den Knochenhöhlen im Seitenrande des Sternum.

[2] JACQUEMIN. II. Mémoire: Sur la pneumaticité du squelette des oiseaux. Nova Acta, A. L. C. nat. cur. t. XIX. 1842. pag. 2 u. ff.

[3] NITZSCH. Ueber die Pneumaticität und einige andere Merkwürdigkeiten des Skeletes der Kalaos. 1826.

ten Behandlung zu unterziehen und sie mit derjenigen nach der Entstehung der Luftsäcke in Beziehung zu bringen.

In der folgenden Darstellung befolge ich nun den umgekehrten Weg, den die Untersuchung genommen hat, indem ich die Resultate derselben, soweit sie allgemeiner Natur sind, voranstelle. Dies geschieht in der Ueberzeugung, dass die specielle anatomische Darstellung der Luftsäcke nur dann als Beitrag zum wissenschaftlichen Material von einigem Werth ist, wo sie zusammenfassen, das Unwichtige ausscheiden und von rationellem Gesichtspuncte geleitet werden kann. Durch Hinausschieben ihrer Redaction, wenn damit Vermehrung des untersuchten Materiales und Lösung entwicklungsgeschichtlicher Fragen einhergeht, wird sie an Einfachheit und Brauchbarkeit nur gewinnen. Ich hoffe, schon durch das aus der bisherigen Untersuchung Gewonnene für eine rationellere Behandlung, auch wenn sie von anderer Seite unternommen wird, Einiges beitragen zu können, ferner auch durch eine genaue Verfolgung der ersten Entwicklung der Luftsäcke für die richtigere Erkenntniss der Pneumaticität des Vogelkörpers zu arbeiten.

Ich werde in erster Linie die in der Ontogenese mögliche Beeinflussung des Luftsackwachsthums durch äussere Einflüsse und die Bedeutung des Luftsackes für die Veränderungen seiner Umgebung, in zweiter Linie dann die Ursachen für die Weiterentwicklung desselben in der Phylogenese und die Gründe für die Vererbung dieser Einrichtung ins Auge fassen [1].

[1] Erst durch eine genaue Kenntniss und Würdigung der in der Ontogenese möglichen secundären Wachsthumserscheinungen eines Organes, d. h. solcher, welche nach allgemeinen physikalischen und chemischen Gesetzen durch den Einfluss der umgebenden Theile und deren selbstständige Veränderungen bedingt sind, und durch den möglichst scharfen Ausschluss solcher Beeinflussung wird das Gebiet definirt und abgegrenzt, innerhalb dessen nach vererbten Wachsthumserscheinungen und nach den Gründen der Vererbung gesucht werden muss. Jene Kenntniss ist ausserdem ein kleiner Beitrag zu den Vorarbeiten für die Lösung der Frage, wie die Variationen zu Stande kommen, einer Frage, welche vollständig von derjenigen nach den Gründen der Vererbung different ist. Die Ursachen der Variation liegen zeitlich vor dem Moment, wo die Variation manifest wird; bestehen in feinern und gröbern Veränderungen in dem schon abgelaufenen Theil der Ontogenese. Den ersten Anstoss für letztere zu finden ist vorläufig unmöglich. Jedes Bereichern der Kenntnisse über die Correlation der Wachsthumserscheinungen hat den Werth der Vorarbeit; aber auch nur diesen.

A. Ontogenetische Beziehungen.

Bezüglich der ersten Entwicklung der Luftsäcke muss ich auf die Darstellungen von Rathke[1], Selenka[2], Foster-Balfour[3] verweisen.

Habe ich Selenka recht verstanden, so entstehen diese Bildungen aus dem ventralen Theil der Lungenanlage, demjenigen, aus welchem auch der Hauptbronchus sich entwickelt, während der obere, dorsale Theil des Lungenbläschens zum Lungenparenchym wird; anfangs sind erstere ein einfaches Gallertklümpchen, in welchem später drei kleine Scheidewände auswachsen. In der Folge vergrössert sich die Ausdehnung der Luftsäcke im Verhältniss zu derjenigen der Lunge und der übrigen Eingeweide bedeutend. Selenka erwähnt, dass dieselben schon einige Tage vor dem Ausschlüpfen des Hühnchens sämmtliche Eingeweide der Brust und des Bauches umgeben.

Am eben ausgeschlüpften Hühnchen dringt die Luftsackmembran schon in der Spalte zwischen den beiden Coracobrachialmuskeln[4] hinaus gegen den M. pectoralis; eine Woche später fand ich unter diesem Muskel schon eine deutliche kleine Ampulle. Bei den meisten Vögeln erreicht die Luftsackmembran schliesslich die Haut der Achselhöhle oder dringt doch bis zum Rand des M. pectoralis, ferner am ventralen Beckenrand vorbei unter die zunächst dem Hüftgelenk liegenden Muskeln, und an der Halswirbelsäule eine Strecke weit nach vorn. Das Eindringen derselben in den Knochen durch eigene Oeffnungen von aussen her ist bekannt genug. Gewöhnlich werden Humerus, Sternum, Coracoid, Becken, ein Theil der Wirbelsäule und der Rippen, häufig auch noch das Femur, seltener schon das Schulterblatt und die Furcula pneumatisch. Immerhin gibt es eine ganze Anzahl von Arten, bei welchen die Pneumaticität des Skeletes einen noch viel höhern Grad erreicht und damit einhergehend auch die Pneumaticität der Weichtheile: dann er-

---

[1] Rathke, H. Ueber die Entwicklung der Athemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugethieren. 1828. Nova Acta. t. XIV. pag. 161—216.

[2] Selenka, E. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Luftsäcke des Huhns. Sieb. u. Köll. XII. 1866. pag. 179.

[3] Foster-Balfour. Grundzüge der Entwicklungsgeschichte. D. A. pag. 129.

[4] Nomenclatur von Selenka. (In Bronn's Klassen und Arten d. Th. pag. 114.)

strecken sich die Luftsäcke inner- oder ausserhalb des Knochens bis zu den äussersten Phalangen der Hand, ja sogar des Fusses, ans vordere und hintere Ende der Wirbelsäule, und in grosser Ausdehnung unter die Körperhaut und zwischen die Federwurzeln etc. [1].

Ein zweites System von Lufträumen entwickelt sich von der Nasenrachenhöhle (resp. ihren Dependenzen: tuba Eustachii, Paukenhöhle) aus in die Knochen des Schädels.

Bei allen noch lebenden Vogelspecies finden sich mindestens die Rumpf- oder innern Luftsäcke entwickelt. Beim Apteryx sollen diese nach Owen [2] sehr klein sein und nicht durch das Zwerchfell durchdringen.

Sehr früh fällt nun in der Entwicklung der Luftsäcke die grosse Abhängigkeit von den Wachsthumsverhältnissen ihrer Umgebung und der Mangel einer selbstständigen Form auf. Abgesehen vielleicht von den ersten ontogenetischen Anfängen ist an ein primäres variiren des Luftsackapparates nicht zu denken.

Durch ganz feine Gefäss- oder Nervenzweige findet man oft die Luftsackwand aufgehalten, so dass eine Falte sich bildet; in die kleinsten Zwischenräume legt sich dieselbe hinein. Wo die umgebenden Theile fest sind, oder nur in beschränktem Maasse gegen einander sich verschieben, da haftet die Membran ihnen dicht und sicher an; nur wo sehr plötzliche und umfangreiche Verschiebung vorkommt, wie etwa an den Darmschlingen, findet sich die Luftsackwand mehr isolirt, aber nur, um sich der jeweiligen Umgebung in jedem Momente genau anschliessen zu können. Von aussen eröffnet sinkt daher der betreffende Luftsackabschnitt nur in dem letztern Fall zusammen. Im Allgemeinen ist die Präparation bei einiger Uebung leicht mit den gewöhnlichsten anatomischen Hülfsmitteln auszuführen. Es hat auch keinen Sinn, ihre Raumfigur für sich allein ins Auge zu fassen und nach Corrosionspräparaten bis ins Einzelne zu beschreiben. Ihre Gestalt ist blos von Bedeutung als Ausdruck für die Lagebeziehung der sie umschliessenden Formbestandtheile. Die Luftsäcke sind interstitielle Räume. Namentlich auffällig ist dies in dem vom Schultergürtel und dem

---

[1] Ich habe die Gelegenheit gehabt, einen derartig hoch pneumatischen Vogelkörper bei Sula bassana genau zu untersuchen. Aehnlichen oder noch höhern Grad von Pneumaticität zeigen die grossen Vulturiden, Pelecanus, Cygnus, Chauna, Marabu, die Buceroniden.

[2] R. Owen. Anatomy of Vertebrates pag. 209.

vordersten Theil des Thorax umschlossenen Raum. Oesophagus, Trachea und Trachealäste, Herz mit Pericard und grossen Gefässstämmen, Lungen und Stammbeugemuskulatur füllen im postembryonalen Leben diesen Raum bei weitem nicht aus, wohl aber in einem frühern Entwicklungsstadium. An sich nun ist die Gestalt des erwähnten prothoracalen Raumes eine sehr verschiedene und die verschiedenen Luftsäcke theilen sich bei den verschiedenen Arten durchaus nicht in übereinstimmender Weise in denselben; die gleichen, die bei der einen Art getrennt bleiben, öffnen sich bei der andern, ja sogar bei einem andern Individuum derselben Art in einander: die Grössenausdehnung, die Lage der Septa und Falten wechselt: selbst bei der ersten Anlage der Luftsäcke, in der Zahl und Lagerung der broncho-receptaculären Communicationsöffnungen oder Infundibula zeigen sich Verschiedenheiten, — ohne dass dadurch an dem Endresultat, der vollständigen Ausfüllung des durch Auseinanderrücken der Organe gebildeten Raumes etwas geändert wird. Die Möglichkeit des Nachdringens der Luftsackmembran ist durch die günstige Lage der Luftsackanlage gleichsam im Centrum dieser Wachsthumsverschiebung gegeben; die Verschiedenheiten der Lageverhältnisse und Lageveränderungen im Einzelnen aber bewirken, dass dieses Nachrücken in recht verschiedener Weise bei den einzelnen Species vor sich geht. Ich bin überzeugt, dass sich auch in der Anordnung der ersten Anlagen der einzelnen Luftsäcke ein Zusammenhang mit bestimmten Wachsthumsverschiebungen derjenigen Organe, welche das Respirationsorgan umgeben, wird nachweisen lassen[1].

Wo die umgebenden Organe von einander abrücken und ihre dem Luftsack zugekehrten Flächen grösser werden, da wächst also die Luftsackmembran und folgt unmittelbar nach. Wo die Raumvergrösserung ohne evidentes Zuthun des Luftsackes geschieht, kön-

[1] Seit Merrem und Tiedemann hat kaum Jemand mehr auf Verschiedenheiten hinsichtlich Zahl, Ausdehnung und gegenseitige Begrenzung der Rumpfluftsäcke bei verschiedenen Species aufmerksam gemacht. Die sich sehr widersprechenden Angaben der verschiedenen Autoren blieben wohl zum Theil deswegen jede für den folgenden Beobachter räthselhaft, weil verschiedene Arten untersucht wurden. Selbst Campana denkt so wenig an die Möglichkeit erheblicher Variationen, dass er seine Befunde am Huhn ohne Weiteres zur Aufstellung einer Theorie der Respiration beim Flug und Höhenflug verwerthet und als einzige Verschiedenheit das Getrenntbleiben der Cervicalsäcke (Sappey) bei mehreren Vogelspecies anführt.

nen wir die Einwirkung derselben auf den letzteren als Wachsthumsaspiration bezeichnen. Die Lufträume zwischen den Eingeweiden, den Muskel- und Knocheneinheiten vergrössern sich wesentlich durch Wachsthumsaspiration. Es ist auch klar, dass für Lageschwankungen der Wandtheile nach beiden Seiten einer Mittellage (z. B. bei den Muskeln, Eingeweiden) die Elasticität der Luftsackwand ihr Nachfolgen ermöglicht.

Nicht so einfach ist das Verhalten, wo der Luftsack allmälig an die Stelle von Fett tritt, oder wo er ins Innere des Knochens dringt. Für den bei der Bildung der pneumatischen Oeffnungen und der Pneumatisation der Markhöhlen stattfindenden Schwund von Fett und Knochenmark ist sichtlich das Herantreten des Luftsackes wenigstens eine der nothwendigen Bedingungen. Es handelt sich dabei wirklich um eine Ausdehnung des Luftsackes durch Schwund von Substanz. Beim Knochen aber ist noch zu entscheiden, ob die pneumatischen Oeffnungen und Höhlen durch Knochenschwund, oder durch Dehiscenz (Expansion), oder durch beide Vorgänge zugleich entstehen.

1. Neben einer Ausdehnung durch Wachsthumsaspiration kommt also für den Luftsack auch

2. eine Ausdehnung durch Elimination von Gewebsbestandtheilen in Betracht. Es fragt sich mit Rücksicht auf letztere, ob an der Luftsackwand eine selbstständige Resorptionsthätigkeit sich abspielt, ob chemische und physikalische Einflüsse zerstörend auf die Gewebe wirken, oder ob ein schon an sich in den Wachsthumsverhältnissen der Gewebe liegender partieller Eliminationsprocess blos durch die Gegenwart des Luftsackes eingeleitet oder begünstigt wird.

3. Endlich ist eine Ausdehnung des Luftsackes durch Bewegungseinflüsse denkbar und wir haben darauf hin das Verhalten desselben zur Haut einerseits, Muskulatur und Knochen andererseits zu prüfen.

Die Ausdehnung der Luftsäcke durch Wachsthumsaspiration wurde schon genügend hervorgehoben. Diejenige durch Elimination von Gewebsmasse hat in dem Pneumatisationsprocesse des Fett- und Knochengewebes ihre Paradigmata und muss noch genauer nach den aufgestellten Gesichtspuncten untersucht werden. Die Ausdehnung durch Bewegungseinflüsse soll zunächst Gegenstand der Erörterung sein.

Eine ausdehnende Wirkung auf irgend eine Ausfüllungsmasse, also auch auf den Luftsack, durch Verschiebung der umgebenden Theile muss namentlich in den Gelenkbeugen ausgeübt werden können, namentlich in denjenigen mit Winkelstellung und Anordnung der Muskulatur in zwei laterale Gruppen. Denkt man sich den Zwischenraum zwischen den Muskeln von der Haut mit einer gewissen Eigenspannung überbrückt, so wird letztere bei der Streckbewegung natürlich vermehrt. Die Haut wird vom Gelenke ab und auch aus dem Raum zwischen den Muskeln herausgezogen, wenn die Volumsdifferenz von innen her, durch Zuströmen von einem flüssigen oder sehr dehnbaren Medium, ausgeglichen werden kann; dieses Medium wird dabei im eigentlichen Sinne des Wortes aspirirt. Wo keine derartige Ausfüllungsmasse nachdringen kann, bleibt die Haut vermöge des auf jedem Quadratcm. Fläche entsprechend einem Gewicht von ca. 1 kgr. lastenden Luftdruckes trotz ganz bedeutender abhebender Zugkräfte in die Vertiefungen eingestülpt. Differenziren sich indem die Haut mit einer relativ festen Unterlage verbindenden Gewebe einzelne stärkere Adhäsionen heraus, so überträgt sich auf diese die Hauptwirkung der abhebenden Kraft, während der Zug, welchen die übrigen Gewebstheile zu erleiden haben, vermindert wird.

Bedingung nun für eine aspirirende Wirkung auf eine nicht unmittelbar der Haut anliegende Luftsackmembran ist:

1) dass eine negative Gewebsspannung nicht nur der Haut sondern auch des unterliegenden Zellgewebes eintritt;

2) dass dieses zeitweise negativ gespannte Gewebe durch eine verschiebliche Masse mit der Luftsackwand in Verbindung steht.

Es ist nun nicht anzunehmen, dass eine solche Aspiration sich auf weite Abstände fortpflanzt; sie ist unter anderem um so geringer, je mehr die Haut durch einzelne starke Bindegewebszüge an eine feste Unterlage fixirt ist. Wo wirklich am Vogelkörper ein Abrücken der Haut, vom Luftsack gefolgt, stattfindet (in erster Linie in der Achselhöhle und an der Halsbasis), da ist der Luftsack schon längst und zwar wesentlich durch Wachsthumsaspiration, durch Auseinanderrücken der Muskeln und Skelettheile in die Nähe und zuletzt auch bis an die Haut gelangt. Hand in Hand mit dem fortschreitenden Wachsthum geht von hier aus die Ablösung der Haut von ihrer Unterlage und zugleich das Vorrücken des Luftsackes nach der Seite des spitzen Winkels hin weiter. An dem letzteren

finden sich aber im Grunde die oben aufgestellten Bedingungen gegeben [1].

Umlagerung des verschieblichen Zellgewebes. Nachrücken und Ausdehnung (Wachsthum) der Luftsackmembran, Ausgezogenwerden der festern Adhäsionen, auf welche der Zug der Haut nun ungemindert einwirkt, sind hier wie dort die Hauptmomente beim Abrücken der Haut.

Eine ähnliche aspirirende Wirkung auf die Luftsackwand könnte nun auch statt von der Haut von der Muskulatur selbst durch Vermittlung des Zellgewebes ausgeübt werden, da, wo ein Muskel durch die Verschiebung seines Insertionspunctes von neben ihm liegenden Theilen abgezogen wird, wie etwa der Pectoralmuskel durch Rotation des ungleich breiten Humeruskopfes vom Coracoid und den Coraco-brachialmuskeln [2]. Das Mitwirken einer solchen Bewegung zum Hinausdringen des Luftsackes lässt sich a priori nicht von der Hand weisen. Das Zellgewebe ist zur Zeit, wo der Luftsack unter den Pectoralis dringt, wenigstens beim Hühnchen sehr zart und verschieblich. Jedenfalls kann aber eine solche Bewegungsaspiration weder als ausschliessliche, noch als Hauptbedingung für das Hinausdringen der Luftsäcke an die Schulter oder unter die Muskeln der Hüfte hingestellt werden. Dass die Ausdehnung der Luftsäcke im Innern des Rumpfes durch Wachsthumsaspiration zu Stande kömmt und ebenso auch vielerorts an den Extremitäten, unterliegt keinem Zweifel. Aber auch jene Räume, welche der Luftsack an Schulter und Hüfte zu allererst einnimmt, sind Wachsthumsräume [3].

---

[1] In Folge der centralen Spannung concaver Lamellen bleibt zwischen der Umschlagsfalte des Luftsackes und der Linie, in welcher die Haut von der Unterlage sich abhebt ein Zwischenraum mit negativ gespanntem Gewebe. Hier beobachtet man unter günstigen Umständen Fettansatz.

[2] Das Maximum der Abhebung besteht bei abducirtem, möglichst gehobenen und derart rotirtem Humerus, dass die palmare Flügelfläche nach vorn und unten sieht.

[3] Gerade der interstitielle Raum zwischen Pectoralis und seiner Unterlage ist schon bei seinem ersten Auftreten nicht blos eine Function der Bewegung des Humerus, sondern er besteht auch beim Minimum der Abhebung des Pectoralmuskels, indem der M. coraco-brach. br. nicht mehr bis ins Niveau des Coracoids und des M. coraco-brach. lg. hinausreicht. An der allmäligen Vergrösserung des Interstitiums ist die Grössenzunahme des Humeruskopfes nur ein Factor, der allerdings je nach der Stellung des Humerus verschieden gross ist. Die bestimmenden Verhältnisse liegen ausserdem in dem Vorragen der ganzen Schultergelenkgegend (Proc. articularis und furcularis

Mindestens ist im einzelnen Fall ein genaues Auseinanderhalten von Wachsthums- und Bewegungsaspiration nicht möglich. In welch engem Connex die Thatsache und das Maass der Abhebung zu den besondern anatomischen Verhältnissen jeweilen steht, darauf näher einzutreten ist hier nicht der Ort.

Bemerkenswerth ist nun, dass im Allgemeinen die anatomischen Verhältnisse zur Bildung grosser subcutaner Lufträume um so günstiger sind, je grösser das Skeletgerüst ohne entsprechende Massenzunahme der Muskulatur aber bei Erhaltenbleiben der Zugrichtungen in den geometrisch ähnlichen Lagen sich zeigt. (Dies findet sich namentlich bei bedeutender Grösse und locomotorisch ausgezeichneter Leistung der Extremität, namentlich des Flugorganes.) Dieses Verhalten bedingt nämlich eine Vertiefung und Vermehrung der Einsenkungen der Körperoberfläche und die Bildung grosser, subcutaner Räume beim Abrücken der Haut. Der Luftsack tritt als Ausfüllungsmasse an die Stelle der Hauteinstülpung in den durch Wachsthum entstandenen Raum. Die Bewegungseinflüsse verschieben die Grenze zwischen beiden Ausfüllungsmedien in centrifugalem Sinn.

Das Abrücken der Haut ist die wichtigste Begünstigung für eine über das gewöhnliche Maass hinausgehende Ausdehnung der Luftsäcke, wenigstens für das Vorrücken der Lufträume von der Schulter zur Ellenbeuge[1].

---

coracoid.) über das Coracoid-Mittelstück gegen den Pectoralis, dem stärkern Zurückweichen des Coraco-brach. brev. aus diesem Niveau nach der andern Seite, zuletzt sogar in der relativen Verminderung der Dicke des Pectoralmuskels gegenüber den vorstehenden Flächen der Furcula (mit der Membrana furc. corac.) und der Sternalcriste und einem relativen Zurückweichen seiner Ansatzfläche gegen die freien Ränder dieser Theile hin (Sula, Myeteria seneg.).

[1]) Erst das Abrücken der Haut von der untern Peripherie des Humerus ermöglichte bei den meisten von mir untersuchten Thieren mit Ellbogenlufträumen eine solche ungewöhnliche Ausdehnung. Dasselbe war durch das Ab- und nach unten rücken des Triceps vom Humerusmittelstück bedingt. Von einer Aspiration des Luftsackes aus der Ferne durch die Bewegungen im Ellbogengelenk kann natürlich nicht die Rede sein. Sobald aber der Luftsack einmal in den Bereich der mit diesen Bewegungen einhergehenden Gewebsspannungen gelangt ist, erscheint ein rascheres Weiterwachsen desselben unter der Begünstigung der Bewegung sehr erklärlich.

Wo der Luftsack an den ulnaren Rand des Flügelskeletes, unter die Federcolumnen und zwischen dieselben gelangen kann, rückt das volare Blatt der Haut, bis jetzt eng den Federcolumnen anliegend und in die Intercolumnarspatia eingestülpt, von seiner Unterlage ab und es bilden sich umfängliche

Wo schon die blosse Gleichstellung des von innen auf die Haut wirkenden Luftdruckes mit dem äussern die Abhebung der Haut durch deren Eigenspannung und durch Muskelkräfte möglich macht, muss naturgemäss ein Uebergewicht des von innen wirkenden Luftdruckes den gleichen Vorgang ungemein begünstigen (Propulsion des Luftsackes durch intrareceptaculäre Drucksteigerung).

Eine Vermehrung des intrareceptaculären Luftdruckes ist nur vorübergehend möglich und erscheint für die Pneumatisirung der Muskulatur, des Knochens, ja selbst für die gewöhnliche Ausdehnung der Luftsäcke unter die Haut der Achsel und der Halsbasis völlig bedeutungslos, wohl auch in den meisten Fällen für das Weiterdringen in die Ellen- und Kniebeuge; da genügen die oben erwähnten Einflüsse der Wachsthums- und Bewegungsaspiration zur Erklärung. Dagegen mag dieser Einfluss bei grosser Ausdehnung der subcutanen Lufträume durch Wachsthums- und Bewegungsaspiration für eine noch bedeutendere Ausdehnung der Luftsäcke ins Gewicht fallen. Die Möglichkeit einer Drucksteigerung des Luftsackinhaltes ist durch die Schliessungsfähigkeit der Glottis und die Exspirationsmuskulatur wohl überall gegeben. Aber bei schon bestehender grosser Entwicklung der subcutanen Lufträume trägt eine allgemeine Druckvermehrung zunächst zur Ausweitung dieser selbst bei, die nur unvollständig durch festere Organe oder Muskellagen gefestigt sind. Kann nun auch durch Bewegung (der Extremitäten, des Halses etc.) die Haut genügend gespannt und resistent werden, so ist doch bei den entgegengesetzten Bewegungen in Folge der Erschlaffung der Haut und des grossen Umfanges der Räume eine prompte Entleerung nicht so leicht möglich und es werden mindestens ungünstig situirte Abschnitte derselben plötzlicher Compression und Drucksteigerung ausgesetzt sein, welch letztere nach der Peripherie

---

Räume. — Ich verspare aber die genauere Darlegung dieser Verhältnisse auf später.

Ein ähnlich durch Bewegungseinfluss periodisch gesteigertes Wachsthum des Luftsackes findet statt, wo derselbe, sei es nun durch das Innere des Femur, sei es aussen an demselben, bis in die Kniebeuge gelangt ist u. a. a. O. m.

Bei Mycteria senegalensis und Cathartes aura am Femur, bei ersterer auch am Humerus gelangt der Luftsack von der proximalen zur distalen Gelenkverbindung nur durch das Innere des Knochens und zum Theil erst spät, zu einer Zeit, wo der Vogel seine definitive Grösse schon annähernd erreicht hat.

hin, die Abhebung der Haut begünstigend, wirkt. Die grosse Ausdehnung der subcutanen Lufträume bei der Sula kann ich mir ohne Annahme einer solchen Mitwirkung des intrareceptaculären Druckes nicht recht erklären. Nicht nur ist bei derselben die Basis der Achselflughautfalte bis an die Aussenfläche des Knie's abgehoben, so dass sich die Haut frei von dem letzteren zur untern Peripherie des Abdomens, zum lat. Rande des M. pectoralis und Lat. dorsi und zur Mitte des Brachium spannt und ein immenser lateraler subcutaner Raum besteht, sondern eine Fortsetzung dieses Luftsackes dringt an die Dorsalseite der Schultermuskulatur und von da, hufeisenförmig die Schulter umgreifend, aussen an der obern Mittellinie, an Furcula und Rand des Brustbeinkammes vorbei, direct unter der Haut bis nahe an den After. Die Haut ist auch von dem Rande der Crista sterni so weit abgehoben, dass ein über 1 Cm. breites medianes membranöses Septum zwischen den Räumen beider Seiten besteht.

Ausdehnung des Luftsackes durch Fettschwund.

In der Regel gelangt die Luftsackmembran nicht erst in Folge von Fettschwund in einen Wachsthumsraum, sondern primär. Fett tritt als provisorische, später durch Luft ersetzte Ausfüllungsmasse namentlich da auf, wo die anatomischen Verhältnisse der Umgebung sichtlich einem rechtzeitigen Nachrücken des Luftsackes hinderlich waren[1]).

Weder hier noch anderwärts, wo der Luftsack an die Stelle des Fettes tritt (z. B. in den Knochenhöhlen), lassen sich in der Nähe der Berührungsfläche beider makroskopisch Veränderungen des Fettgewebes entdecken[2]). Auflösung des Fettes ist, so viel ich weiss, im Organismus nur möglich durch Oxydation desselben. Es ist nun aber kaum anzunehmen, dass die (allerdings ziemlich O-reiche) Luft der Luftsäcke auf das durch Epithel, Bindegewebslage und Zellmembranen von ihr getrennte Fett direct ein-

---

[1]) So z. B. am M. subclavius (Selenka), wo derselbe vom M. pectoralis ab in den Canalis triosseus hineinrückt (Subclavius-Raum); bei Rhea americ. zwischen Pericard und Sternum, wo des Herz dem vordern aufgeworfenen Sternalrand, von welchem aus der Luftsack allein nachdringen kann, nahe anliegt; etc.

[2]) Jene Fläche ist bei einiger Ausdehnung leicht wellig; auffallend war mir der gleichmässige Schwund in der ganzen Breite, wie ihn eine über 1 Cm. breite Fettlage zwischen Pericard und Sternum bei Rhea am. zeigte.

wirkt, wie etwa auf freies Fett: ebensowenig geschieht es durch local vermehrten O-Reichthum der Blutkörperchen, weil die Luftsackwand sehr arm an Gefässen ist. Auch an eine locale Begünstigung des Fettschwundes durch intra-receptaculären Druck oder durch Druckschwankungen ist nicht zu denken, weil diese Druckschwankungen sehr unbedeutend sind, während Fettschwund, so viel mir bekannt, nur durch bedeutenden Druck experimentell hervorgerufen wurde.

Es scheint mir viel richtiger, den Fettschwund auch hier auf allgemeine Stoffwechselverhältnisse zurückzuführen: Wenn am ganzen Körper das Fett schwindet, so bleibt es doch an denjenigen Stellen, wo es als Ausfüllungsmasse nothwendig ist (beim Menschen in der Orbita, am Musc. buccinatorius) [1]. Es kann schwinden, seine Anbildung kann unterbleiben, wo der Luftsack Zutritt hat.

Das Eindringen des Luftsackes ins Innere der Knochen tritt erst zu einer Zeit auf, wo das Knochenmark den grössten Theil seiner Bedeutung für die Knochenbildung eingebüsst hat und der Hauptmasse nach aus Fett besteht; der Schwund desselben unterliegt den für den Fettschwund aufgestellten Gesichtspuncten. Eine feine Oeffnung der Corticalis genügt natürlich, um das Nachdringen der Luft zu ermöglichen [2]. Zum Theil unterbleibt also wohl auch eine ausgedehnte Fettbildung und die regressiven Veränderungen des Knochenmarkes bieten schon früh ein durch das Hineindringen des Luftsackes modificirtes Bild.

Luftsack und Knochen.

Ob bei der Pneumatisation der Vogelknochen neben Appositions- und Resorptionsvorgängen auch ein interstitielles Wachsthum von Bedeutung ist, konnte ich bis jetzt nicht entscheiden.

---

[1] Ist diese Auffassung richtig, so muss es auch die consequente Schlussfolgerung sein: dass der Fettschwund bei einer bestimmten Grösse negativer Gewebsspannung nicht weiter fortschreiten kann. Diese Folgerung wäre wohl einer genauern Prüfung werth.

[2] Von den zahlreichen pneumatischen Oeffnungen, welche man am macerirten Skelet sehr häufig in ein und derselben Corticalispartie nebeneinander findet, dienen während des Lebens gewöhnlich einzelne nicht dem Luftsack zum Durchtritt sondern werden von einer bindegewebigen Lage überspannt. Oft besitzen beinahe alle Oeffnungen einer Gegend derartige Membranae obturato-

Was ich vor der Hand betonen möchte, ist, dass die Entstehung der pneumatischen Oeffnungen und Höhlen im Knochen nicht als das Resultat einer activen Einwirkung des Luftsackes, durch besondere Zellthätigkeit seiner Wand oder durch die besondere, hohe Tension oder die chemische Beschaffenheit seines Inhaltes aufzufassen ist, sondern durch die gewöhnlichen, beim Knochenwachsthum thätigen Vorgänge zu Stande kömmt, so, dass die Veränderung in der Anordnung der Knochensubstanz der Veränderung der regulirenden mechanischen Einflüsse entspricht.

Ich habe die Skelete der Breslauer Sammlung auf die Pneumaticität der Rumpf- und Extremitätenknochen untersucht und kam zu dem Schlusse, dass die pneumatischen Oeffnungen durchwegs an ganz genau durch besondre statische Verhältnisse characterisirten Stellen sich finden. Fast ausnahmslos liegen sie an concaven Stellen der Knochenoberfläche: bei den langen Extremitäten- und Rippenknochen vorzugsweise an den ausgeschweiften Flächen zunächst dem Gelenkende; bei den Rippen oft auch an der innern Fläche; am Sternum an der obern, concaven Fläche und zwar da, wo die Concavität am grössten ist: einmal in der Mittellinie, sodann an der zum aufgeworfenen vordern und seitlichen Rand sich hinaufbiegenden Fläche; am Coracoid an der obern Seite des Sternalgelenkendes oder an der dem Canalis triosseus zugekehrten Fläche; an der Furcula in der concaven Fläche der löffelartigen Verbreiterung des scapularen Endes; ebenso an den Wirbeln, am Becken, den Handknochen, dem Os quadratum etc. Was aber bedeutsamer ist, als die Concavität der Flächen: es gehören alle diese Stellen der Corticalis zu den statisch unwichtigen[1]. Die Concavität der Corticalis an sich ist schon eine Aeusserung des Uebergewichtes des Seitenschubes an den Randtheilen gegenüber seiner Wirkung auf die in der Mitte der Convexität gelegene Knochenpartie (ob er sich nun in Appositions- und Resorptionsvorgängen bemerklich mache, oder in Verbiegung und Verschiebung

---

riae und man hat zuweilen Mühe, die Communicationsoeffnung zu dem schon ausgedehnten pneumatischen Raum des Knocheninnern zu entdecken.

[1] Diese einfache Beziehung wurde meines Wissens bis jetzt übersehen. Selenka führt an, dass gewöhnlich die Luftöffnungen an verdeckten Flächen und in versteckten Vertiefungen zu suchen sind, »wie es gerade die Verbindung mit den häutigen Luftsäcken erheischte« (in Bronns Kl. u. Art., Aves. pag. 90).

der Knochenplättchen), also Ausdruck einer functionellen Differenzirung und Localisirung der Function vorab auf die Randtheile. Letztere sind im Wachsthum bevorzugt worden: dies lehrt die Entwicklungsgeschichte, da ja diese besonders ausgeschweiften Flächen sich erst allmälig ausbilden oder vermehrte Krümmung erhalten. Aber auch da, wo die Concavität der pneumatisirten Corticalis nicht besonders auffallend ist, lässt sich wohl ohne Ausnahme die geringere statische Bedeutung der betreffenden Stelle nachweisen, so z. B. für die zwischen den Rippengelenkflächen liegenden Abschitte des lat. Sternalrandes, für das Sternalende des Coracoides u. s. w. Bezeichnend für diese Auffassung ist die Thatsache, dass an solchen Pneumatisationsbezirken von grösserer Ausdehnung, wo der Schwund der Corticalis an vielen Puncten sich findet, die übrigbleibenden Leisten, Brücken und Balken in ihrer Anordnung und Richtung der verminderten statischen Function, welche man der betreffenden Corticalispartie nach den Beziehungen zur Muskulatur u. s. w. noch zuschreiben kann und muss, auffallend entsprechen. Dies ist sehr schön gerade am Sternum zu beobachten. (Vulturiden, Cygnus, Corvus.)

Die pneumatischen Oeffnungen der Corticalis finden sich also nur an Partien von untergeordneter statischer (functioneller) Bedeutung. Die erwähnten Flächen sind ihrer Lage zum ganzen Skeletabschnitt und ihrer Gestalt nach meist derart, dass man an denselben nach Kölliker schon an und für sich äussere Resorption für wahrscheinlich halten möchte [1], oder dass daselbst mindestens die periostale Apposition fehlen und der innere Markraum mehr und mehr in der von Steudener angegebenen Weise gegen die Oberfläche vorrücken konnte. (Resorptionsflächen und aplastische Flächen.)

Aplasticität, Resorption und Apposition, — auch das interstitielle Wachsthum, wenn es in Betracht kommt —, sind in ihrem wechselseitigen Auftreten stets, auch beim Säugethierknochen, durch ein regulatorisches Moment beeinflusst, welches bewirkt, dass bei der Formveränderung des Knochens eine zweckentsprechende Architectur erhalten bleibt. Steudener erkennt dies auch vollkom-

---

[1] Von der Lage dieser Flächen gäbe nichts eine bessere Vorstellung als die Hypothese, dass schon vorhandene Osteoklasten durch das Hinzutreten des Luftsackes zu Vermehrung und vermehrter Thätigkeit angeregt wurden.

men an[1]. Man muss aber weiter zugeben, dass dieser regulatorische Einfluss der auf den Knochen wirkenden Zug- und Druckkräfte an jeder einzelnen Localität des Knochens mehr oder weniger wirken muss und also wohl durch Uebertragung der Druck-, Zug-, Spannungs- und Entspannungszustände auf die einzelnen Knochenplättchen und ihren periostalen Ueberzug zu Stande kommt.

Warum bleibt nun bei Säugethieren zwischen den Markhöhlen und dem äussern Periost stets noch, von circumscripten Verbindungen abgesehen, eine Knochenlamelle bestehen, warum auch beim Vogelknochen, bevor der Luftsack an denselben herangetreten ist?

Ich kann eine befriedigende Erklärung hierfür nur darin sehen, dass auch auf günstig situirte Partien der Corticalis mit geringer statischer Bedeutung immer noch mechanische Kräfte wirken, so lange festere Gewebe ihnen anliegen und nicht die fast ohne Widerstand verschiebliche Luft.

So lange Zellgewebe, Fett, Muskeln, Eingeweide u. s. w. dem Knochen anliegen, pflanzen sich durch diese Medien immer noch ganz erhebliche Zug- oder Druckkräfte auf die Knochenoberfläche fort (selbst auf die relativ günstig situirten Theile derselben, die ausgeschweiften Flächen zunächst den Gelenkenden). Diesen gegenüber fallen die Druckschwankungen des Luftsackcontentum namentlich auch wegen der gleichmässigen Wirkung auf jedes Theilchen der Wand vollständig ausser Betracht. Diese Seitenkräfte bleiben noch wirksam, wo die Hauptbalken auseinandergerückt sind: die ihnen entsprechenden oberflächlichen Plättchen bleiben daher als dünne Corticalislage zwischen jenen bestehen. Erst das Herantreten des Luftsackes gibt den Anstoss zum Schwunde auch dieser Theile.

Der Character der pneumatisirten Corticalis ist nun ein recht mannigfaltiger. Alles spricht dafür, dass der Pneumatisationsprocess durchaus nicht nach ein und demselben Schema sich abspielt.

1. In vielen Fällen, namentlich wo es sich um Corticallamellen mit undeutlichen und unwichtigen Balkenzügen handelt, bleibt die concave Fläche vollständig glatt, gleichmässig nivellirt, nur zeigt sie sich in einfacher oder in zahlreichen, runden oder ovalen Oeffnungen scharf durchbrochen und in unmittelbarer Nähe des Randes

[1] F. Steudener. Beiträge zur Lehre von der Knochenentwicklung und dem Knochenwachsthume. (Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle. XIII. 3) pag. 230 u. a. a. O.

finden sich meist keine die Corticalisbrücken stützenden Balken oder Leisten. Hier scheint der innere Markraum einfach bis an die Oberfläche vorgedrungen zu sein. Wenn die von innen wenig mehr gestützte Corticallamelle zuletzt an zahlreichen Stellen Oeffnungen bekommt und trabeculär wird, so spricht das nicht ohne Weiteres für Dehiscenz, sondern auch eine Resorption vom Markraum aus wird zunächst in den grössern, senkrecht an die Oberfläche gehenden HAVERS'schen Canälen ansetzen, wenn die Corticalis noch irgendwie mechanische Function hat. Eine äussere Resorption oder eine Steigerung derselben ist hier nicht nothwendig anzunehmen. (So oft am Sternum, namentlich in der Mitte und am Seitenrand zwischen den Rippengelenken, ferner an den Rippen, oft am Sternalende des Coracoides etc.)

In vielen Fällen bleibt an der Stelle, wo der Knochen geschwunden ist, eine bindegewebige Lage zurück und diese Rarefactionen entstehen dabei oft so regelmässig, dass die Umwandlung der continuirlichen Schicht der Knochensubstanz in eine durchbrochene wie nach bestimmten physikalischen Gesetzen, als Dehiscenz in Folge von Rarefaction, entstanden zu sein scheint.

2. Nicht immer aber geht der Bildung der pneumatischen Oeffnungen eine ausgedehntere Verdünnung der Corticalis ohne besondere Niveauveränderungen der Aussenfläche voraus, sondern es erfolgt oft ein Zerfallen in dickere rundliche Balken. Die Isolirung erfolgt hier nicht einmal vorzugsweise von innen her, sondern mehr oder weniger allseitig, möglicherweise auch von aussen. Der Zusammenhang der Lücken mit einem grössern Innen- oder Markraum ist oft dabei gar nicht evident. Ich möchte nicht so verstanden werden, als ob ich glaubte, der Ersatz von Zwischengewebe durch den Luftsack bedinge einzig einen so bedeutenden Ausfall von Corticalis, wie er den Lücken zwischen den Balken entspricht. Das Herantreten des Luftsackes war durch Wachsthumsverschiebungen zwischen Knochen und benachbarten Organen bedingt; es haben sich in Folge der gleichen Ursachen wohl auch die wichtigeren statischen Verhältnisse des Skeletabschnittes verändert und zwar handelt es sich meist um eine Verminderung der mechanischen Arbeit desselben und um eine schärfere Sonderung der einwirkenden Kräfte. — Diese besondern Wachsthumsdifferenzen sind Schuld daran, dass überhaupt eine so weitgehende statische Differenzirung bei den Vögeln abweichend von den Säugethieren auftreten kann. Wo die Wachsthumsverhältnisse derart sind, dass eine Sonderung der Corticalis in Balken zugleich mit dem Her-

antreten des Luftsackes oder nachdem dieser schon herangetreten war, vor sich geht, braucht es natürlich nicht nothwendig zum Bestehenbleiben oder der Bildung einer dünnen Corticalislage zwischen denselben zu kommen, sondern die Corticalis kann gleich in ihrer ganzen, vielleicht bedeutenden Dicke discontinuirlich werden und zwar nicht nur in der Flächenausdehnung sondern auch in der dritten Dimension.

3. Endlich kommt es vor, namentlich bei kleinen Vögeln, doch auch mitunter und an gewissen Localitäten bei grössern, dass die Pneumatisation sich auf eine Umänderung der Aussenfläche beschränkt, häufig von der Art, dass Leisten und netzartige, vielleicht stellenweise zu Brücken sich abschnürende Vorsprünge erhalten bleiben, zwischen denen die Oberfläche sich einsenkt. Aber auch hier lässt sich eine Uebereinstimmung in der Mächtigkeit und Anordnung dieser Leisten mit der besondern localen mechanischen Function der Knochenpartie nachweisen. Hier könnte es sich wohl um eine vermehrte äussere Resorption handeln. Dagegen folgt noch nicht a priori, dass die Steigerung der äussern Resorption die Folge eines trophischen Einflusses des Luftsackes sei. Der Ausfall kleiner Seitenkräfte kann auch hier die bessere Isolirung der Hauptbalken bewirkt haben [1].

Wie ersichtlich, wage ich vor der Hand, bevor die mikroskopische Untersuchung abgeschlossen ist, kein bestimmtes Urtheil über das Histologische des Prozesses auszusprechen.

Ein schwer wiegender Einwurf gegen die im vorigen aufgestellte Ansicht bezüglich des Schwundes der Corticalis scheint darin zu liegen, dass in einzelnen Fällen der Luftsack durch die ganze Länge eines Röhrenknochens hindurch bis zum distalen Gelenkende gelangt, und hier durch die Corticalis hinaus in die Gelenkbeuge tritt. Auch hier finden sich die Oeffnungen an auswärts concaven Flächen von geringerer statischer Bedeutung; aber die erste pneumatische Oeffnung mindestens entstand, ohne dass an der Aussenseite die Anlagerung eines Luftsackes die Elimination von Seitenkräften bewirkt hätte. (Die weitere Ausdehnung der Oeffnung und die Ent-

[1] Eine areoläre Beschaffenheit der Oberfläche, wobei die vorragenden Stellen oft sich zuspitzen, findet sich oft am Sternum gegen die zum vorspringenden vordern und seitlichen Rand sich ausschweifende, stärker concave Partie der Oberfläche hin, namentlich bei kleinern Vögeln. Hier inseriren aber kleine bindegewebige Brücken und Fäden, welche beim Eindringen des Luftsackes zwischen Pericard und Sternum sich erhalten haben. Auf den ersten Blick erscheinen diese Flächen wie an zahlreichen Puncten angefressen.

stehung anderer liesse sich dann allerdings wieder durch letzteren Vorgang erklären.) In vollständig unzweifelhafter Weise konnte ich dieses Verhalten bei Cathartes aura und Mycteria senegalensis beobachten, wo die übrigen Lufträume mit denen der Kniebeuge nur durch die Räume am Hüftgelenk und die pneumatischen Höhlen des Femur communicirten[1]).

Die distalen Oeffnungen im Femur können also entstehen, auch wenn der Luftsack nur von innen an die Corticalis gedrungen ist, und ebenso verhält es sich mit den distalen Oeffnungen des Humerus und der Vorderarmknochen in einzelnen Fällen. — Nun findet man aber auch kleine Oeffnungen der Corticalis gerade in der Fossa poplitea femor. mitunter in Fällen, wo von Luftsack gar keine Rede ist, so z. B. interessanter Weise bei einer Ciconia alba. Auch Nitzsch sah solche Oeffnungen, über deren Natur er im Zweifel blieb[2]).

Stets, auch wo es sich entschieden um pneumatische Oeffnungen handelt, sind dieselben klein, die grösste findet sich in der Regel in der fibularen Ecke der Nische, ziemlich versteckt. Das Skelet des von mir präparirten Cathartes steht mir leider nicht mehr zur Verfügung, aber bei den bloss auf ihre Knochenpneumaticität untersuchten Raptatores, die zum Theil viel ausgedehnter pneumatisch sind, als jener (Vultur leucocephalus, V. cinereus — Sarcorrhamphus Gryphus), sind die Oeffnungen klein. — Eine Ciconia argala, deren Skelet ich vor mir habe, zeigt 3 kleine kaum über stecknadelkopfgrosse Lücken der Corticalis von Membranen überspannt; in der Membran des am meisten fibularwärts gelegenen findet sich eine ganz feine Oeffnung, durch welche die Luft, bei der proximalen Femuröffnung eingeblasen, ausströmt. — Eine nadelspitzgrosse Oeffnung genügt demnach, um den Luftsack aus dem Innern des Knochen in die Gelenkbeuge hinausdringen zu lassen; solche circum-

---

[1]) In den meisten Fällen, in denen untere pneumatische Oeffnungen am Femur, Humerus und den Vorderarmknochen beobachtet worden sind, bestehen Luftwege längs der ganzen Aussenseite dieser Skeletabschnitte.

Bei der von mir untersuchten Sula bassana bestand eine directe äussere Communication zwischen den Räumen der Hüfte und des Knies, aber es fehlten distale pneumatische Oeffnungen am Femur; ebenso fehlten bei den zwei kleinern Pelicanen der Breslauer Sammlung die untern Femuröffnungen, obschon die tibia pneumatisch ist; am dritten Pelican sind solche Oeffnungen da, bei allen dreien fehlte aber die proximale Femuröffnung und auch beim dritten erschien der ganze Knochen wie apneumatisch.

[2]) Nitzsch. Osteographische Beiträge. pag. 62.

scripte Lücken der Corticalis können sich nun auch bei Säugethieren, oft in grosser Zahl, an den ausgeschweiften aplastischen — oder Resorptionsflächen bilden; an so versteckten und stark concaven Flächen der Gelenkenden muss ja auch die Wirkung der auf die Corticalis wirkenden Seitenkräfte verhm. am geringsten sein. Daher halte ich die in Frage stehenden Befunde nicht für schwer ins Gewicht fallend[1].

Ich glaube nach dem makroskopischen Befunde also daran festhalten zu können, dass ein Discontinuirlichwerden der Corticalis in grösserer Ausdehnung in letzter Instanz von dem Fehlen oder Vorhandensein ganz bestimmter Bedingungen in dem mit diesem Vorgange gleichzeitigen resp. unmittelbar vorangegangenen Zeitraum der Ontogenese abhängen, dass diese Bedingungen aber nicht von den auch sonst das Knochenwachsthum beeinflussenden verschieden, sondern mechanischer Natur sind.

Damit ist nun aber nicht ausgeschlossen, dass vererbte Wachsthumsverhältnisse des Knochens, z. B. eine Volumsvergrösserung desselben ohne entsprechende Massenzunahme überhaupt, oder das Auftreten einer solchen in einer bestimmten Zeit der Ontogenese die

[1] Nachträglich war ich so glücklich, die Mycteria senegal., deren Präparation ich begonnen hatte, im Breslauer anatom. Institut noch gut erhalten wiederzufinden. Trotz des beträchtlichen Umfanges der Kniebeugelufträume finden sich am untern Ende des Femur in der Fossa poplitea nur zwei kleine Oeffnungen, kaum stecknadelkopfgross, zwischen den Femurursprüngen des oberflächlichen und des tiefen, langen Zehenbeugers. — Die ausgedehnten Räume der Schulter communiciren mit denen der Ellenbeuge nur durch die pneumatische Höhle des Humerus, und die Ellbogenlufträume mit denen am Handgelenk nur durch das Innere der Vorderarmknochen (Radius). Es sind mehrere distale Oeffnungen des Humerus vorhanden, darunter eine grösser als alle diejenigen, welche ich bisher an dieser Stelle beobachtet habe. Sie liegen dicht am Ursprung des M. brachialis internus näher dem Ellbogengelenk. Die Oeffnungen am distalen Ende des Radius sind klein. — Der Humerus ist sehr voluminös gegenüber demjenigen der grossen Natatores, ja sogar den Raptatores gegenüber sehr dick; in der Ellenbeuge sind wegen der Breite des Humerus die Verhältnisse für eine Bewegungsaspiration sehr günstig. Die Haut musste, bevor der Luftsack nachgedrungen war bei der Streckung des Flügels mit bedeutender Kraft gezerrt werden; noch jetzt ist dies bei künstlicher Streckung an den Stellen der Fall, wo noch nicht der Luftsack statt ihrer sich hineingestülpt hat. — Ein Fortsatz der Achsellufträume geht medianwärts am Biceps bis an die Mitte des Humerus und an dessen untere Peripherie, aber gerade noch, ohne diese zu überschreiten. Der Triceps liegt wegen der Breite des Humerus dessen medianer Fläche nahe an. — An den zwei mittlern Vierteln des Vorderarmes fehlt ein Interosseal-Luftraum, an den drei proximalen Vierteln auch ein Raum hinter der Ulna an den Federcolumnen.

Entstehung der pneumatischen Oeffnungen und Höhlen habe begünstigen oder überhaupt allein die Möglichkeit für ihre Bildung, nachdem der Luftsack herangetreten war, habe geben können. Ich werde weiter unten noch ausdrücklicher darauf hinweisen und einige Erwägungen geben, welche dafür sprechen, dass die auffallende Grösse der Interstitien im Allgemeinen (vorab zwischen der Muskulatur), sowie der grosse Umfang des Skelets gegenüber dem Gewicht und auch gegenüber der Muskulatur, — dass diese Verhältnisse, wenn sie auch ontogenetisch selbstständig sich ausbilden, doch wesentlich im Zusammenhang mit dem Luftsackapparat entstanden sind und zwar in der Phylogenese. Vielleicht lässt sich auch in dem Bau der Knochen und in der Anordnung der Muskulatur local eine solche Anpassung an die Möglichkeit der Pneumatisation nachweisen.

Wollte man aber die Abhängigkeit der Bildung von pneumatischen Oeffnungen zu mechanischen, spät in der Ontogenese auftretenden Bedingungen gänzlich läugnen und nur auf Vererbung zurückführen, — dann müsste das Auftreten der pneumatischen Oeffnungen an ganz typische, morphologisch gleichwerthige Stellen gebunden sein: es wäre die grosse Variation in Lage, Form, Zahl u. s. w. räthselhaft, noch mehr aber der Umstand, dass an den Grenzen des Luftsackgebietes niemals pneumatische Oeffnungen (d. h. solche, welche an der betreffenden Stelle sonst in Folge der Luftsackanlagerung entstehen) getroffen werden, während der Luftsack noch nicht an dieselben herangedrungen ist.

Pneumatisation des Muskelgewebes.

Im Anschluss an die Besprechung des Verhaltens der Luftsäcke zum Fett und Knochengewebe will ich kurz der interessanten Thatsache Erwähnung thun, dass auch die Muskeln pneumatisch werden können. Ich habe dabei nicht die Luftraumbildung durch Auseinanderrücken oder relative Verkleinerung von Muskeleinheiten im Auge, von der noch weiter unter dem Namen Pneumatisation der Muskulatur die Rede sein wird, sondern das Eindringen des Luftsackes zwischen die Faserbündel des gleichen Muskels. Ich fand den Ursprung des Pectoralmuskels am Brustbeinkamm bei Mycteria senegalensis in diesem Sinne pneumatisirt (Fig. 1 Taf. XI). Bei den grossen guten Fliegern bleibt die Entwicklung des M. subclavius und M. pectoralis gegenüber derjenigen der Crista sterni zurück; die centrale Fläche

des Pectoralmuskels rückt dabei vom Subclavius ab und der Luftsack dringt auf dem Fusse nach. Bei Mycteria nun waren die Ursprünge der innersten Faserlagen auf eine Strecke sehnig geworden und an drei oder vier Stellen auseinander gewichen. Bei der weiter fortschreitenden relativen Verdünnung des Muskelursprunges drang der Luftsack durch diese feinen Lücken nach, während die innerste Faserlage ihre Ursprungslinie mehr oder weniger beibehielt; zunächst derselben entstanden zwischen den an der Crista entspringenden Muskelbündeln unregelmässige Luftgänge, welche in grosser Ausdehnung zusammenhingen. Auch der Furcularursprung des Pectoralis war in dieser Weise pneumatisirt, desgleichen der M. subclavius an der Basis des vordern Endes der Crista sterni und an der vordern Seite des sternalen Coracoidabschnittes. Die Höhlen waren überall glatt von einer dünnen Membran ausgekleidet.

B. Phylogenetische Beziehungen.

Campana[1]) kommt in seiner in vielen Hinsichten ausgezeichneten Monographie zu dem Schluss, es sei die Verschiedenheit zwischen dem Respirationsapparat der Vögel und demjenigen der Säugethiere functionell und morphologisch eine so eminente, dass niemals eine zoologische Art habe existiren können, deren Respirationsapparat in seinem Bau eine Zwischenform gebildet habe zwischen demjenigen der Vögel und dem der Säugethiere[2]). Er entnimmt diesem Schluss einen ersten Hauptbeweis gegen die Richtigkeit der Theorie von der gemeinsamen Abstammung der verschiedenen Wirbelthierklassen.

Nun treffen wir aber bei den Säugern, Amphibien und Reptilien Verhältnisse des Respirationsapparates, welche in mancher Beziehung an diejenigen der Vögel erinnern und die Zurückführung auf eine gemeinsame Stammform möglich erscheinen lassen. Dies genauer zu verfolgen soll der Gegenstand einer eingehenden morphologischen

---

[1]) Campana. Recherches d'Anatomie, de Physiologie et d'Organogénie pour la détermination des Lois de la Genèse et de l'Evolution des Espèces animales. I. Mémoire. Physiologie de la Respiration chez les oiseaux. Anatomie de l'appareil pneumatique pulmonaire, des faux diaphragmes, des séreuses et de l'intestin chez le poulet. Paris. Masson. 1875.

[2]) Préface analytique V.

Untersuchung sein. Vor der Hand habe ich mich aber darauf beschränkt, die Entwicklung der Luftsäcke bei den Vögeln selbst zu verfolgen.

Die folgende Darstellung macht nicht Anspruch auf Vollständigkeit; sie will vorzugsweise einige bis jetzt kaum berücksichtigte Puncte in der Frage nach der Zweckmässigkeit der Luftsackeinrichtung und den Gründen ihrer Vererbung hervorheben.

1. Bedeutung der Luftsäcke für die Respiration.

Dass die Luftsäcke und zwar gerade die zuerst entstandenen und allen Vögeln zukommenden Rumpfluftsäcke für die Respiration von der höchsten Bedeutung, ja integrirende Bestandtheile des Athmungsapparates sind, unterliegt keinem Zweifel. Schon Borelli und Hunter, später Cuvier [1], Jacquemin [2], Prechtl [3] u. a. haben mehr oder weniger ausdrücklich auf Verschiedenheiten des Baues und der Function der Lunge, des Zwerchfells etc. bei Vögeln und Säugethieren aufmerksam gemacht. Die erste gründliche Arbeit über die Respirationsorgane der Vögel ist aber diejenige von Sappey [4], welche wohlthuend namentlich von den umfänglichen Darstellungen seiner Vorgänger Jacquemin und Natalis Guillot [4] absticht. Sappey wies nach, dass bei der Respiration der Vögel die Ventilation we-

---

[1] Cuvier. (Leçons d'anat. comp. 2 Ed. Tom. 7. pag. 207) spricht dem Zwerchfell der Vögel eine irgendwie beträchtliche Wirkung für die Erweiterung der Lunge ab.

[2] Jacquemin. I. Mémoire. Acta Nova XIX, 2) 1842.

[3] Prechtl (Untersuchungen über den Flug der Vögel. Wien 1846) macht vollständig mit Recht auf die geringe Ausdehnungsfähigkeit und fixirte Lage der Vogellungen aufmerksam und schreibt den Luftsäcken der Brust die Function zu, die Luft aus den Bronchien durch die Lunge durch in sich zu aspiriren und auf dem umgekehrten Wege zu exspiriren. — Prechtl hat die mechanischen Verhältnisse der Flugbewegung genau analysirt und formulirt. Ueber die Pneumaticität der Muskulatur und des Knochens und die Bedeutung der Luftsäcke hat er dagegen zum Theil recht abenteuerliche Ansichten.

[4] Sappey. Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Paris 1847. — Für die gütige Uebermittlung dieses Werkes spreche ich meinem verehrten Lehrer Hrn. Prof. Kölliker meinen Dank aus.

[5] Natalis Guillot. Mémoire sur l'appareil de la respiration dans les oiseaux. (Ann. d. Sc. nat. 3. ser. T. V. 1846.

Ich muss dem Urtheile Campana's bezüglich der allzugrossen Unzuverlässigkeit dieses Autors vollkommen beistimmen entgegen Selenka in Sieb. u. Köll. XVI. pag. 182).

sentlich durch Erweiterung und Verengerung der Luftsäcke zu Stande kömmt, der parenchymatöse Theil des Athmungsapparates dagegen, die sogenannte Lunge, nur geringe Volumsschwankungen zeigt, — dass ferner der Gasaustausch zwischen Blut und Luft, die »Haematose«, einzig im parenchymatösen Abschnitt vor sich geht (letzteres entgegen Cuvier). Die Ventilation wird nun nach S. wesentlich von den mittlern (diaphragmat.) Luftsäcken besorgt; es wird ihr Volum auf circa das 8fache des Lungenvolums angeschlagen und gefolgert, dass trotz des anscheinend geringen Volums der eigentlichen Lunge eine sehr energische Haematose möglich ist. S. vergleicht treffend die mittlern Luftsäcke mit einer Saugpumpe und die Lungen mit einem vascularisirten Schwamm, der in die Bahn des Luftstromes eingeschoben ist[1].

Campana's Respirationstheorie ist nur eine Erweiterung und Modification derjenigen von Sappey. Campana nimmt auch eine Mitwirkung der übrigen Luftsäcke, insbesondere der vordern für die Luftventilation an. Während die mittleren Luftsäcke erweitert werden (Inspiration), werden die vordern durch Muskelkräfte verengt. C. nimmt daher statt einer Pumpe zwei antagonistisch wirkende an, welche einen ununterbrochenen Luftstrom in abwechselnder Richtung durch die Lunge durchpressen und -saugen.

Unbestritten ist das Verdienst C.'s hinsichtlich der klaren und genauen Darstellung des Baues der Lunge und der Anordnung der Bronchien beim Huhn[2]. Ferner hat er zuerst den Einfluss der Flugaction auf die Respiration hervorgehoben und die von Bert angestellten darauf bezüglichen Versuche verwerthet[3].

---

[1]) Eine genaue Kritik der übrigen von S. den Luftbehältern zugeschriebenen Functionen (usages) kann hier nicht gegeben werden. — Auffallend ist die irrthümliche Ansicht S. bezüglich eines zweiten Diaphragmas (Diaphragma thoraco-abdominale); er hat sich verleiten lassen, eine bräunliche Faserlage für gewöhnliche willkürliche Muskulatur aufzufassen. Campana hat kurz erwähnt, dass die Lage nur aus elast. Fasern besteht. Dies ist wirklich der Fall; ich habe dasselbe bei den ersten untersuchten Thieren (Tauben, Hühnern) schon 1874 gefunden, später auch bei der Rhea constatirt. — Die Grenzen der Pneumaticität an den Extremitäten sind von Sappey zu eng gezogen und die Angabe, dass die Knochenpneumaticität nicht über den Humerus und Femur hinausgehe (Sappey, Gegenbaur, Huxley), bedarf in sofern der Berichtigung, als sie nur für die mittleren Grade von Pneumaticität gilt. — Nichtsdestoweniger bleibt der Arbeit von Sappey ihre fundamentale Bedeutung.

[2]) Auch das Vorhandensein von 4 getrennten Peritonealhöhlen am erwachsenen Huhn kann ich bestätigen.

[3]) G. Bert hat gefunden, dass beim Fluge synchronisch mit dem Flügel-

Campana hat ferner beim Huhn einen extrapulmonalen Communicationscanal zwischen dem untern (ventralen) der beiden vordern Luftsäcke und den beiden vordern der vier mittlern Luftsäcke entdeckt und ihm namentlich für die Respiration beim Flug grosse Bedeutung für den Ausgleich des Luftdruckes zugeschrieben[1]. Die antagonistische Wirkung der von C. aufgestellten zwei Luftsackgruppen (in- und exspiratorische), die Function des Communicationscanales und einige andere Puncte seiner Respirationstheorie bedürfen nach meiner Ansicht noch eingehender Prüfung. Jedenfalls hat Campana ungerechtfertigt das vom Huhn Abstrahirte einfach auf andere Vögel übertragen und auch für die Respiration beim Fluge, sogar beim Höhenfluge verwerthet. Ich werde auf alle diese Verhältnisse bei der Darstellung der Rumpfluftsäcke noch zurückkommen.

Die grosse Bedeutung der Luftsäcke für die Respiration muss aber nicht nur für den fertigen Vogelorganismus, sondern auch für die ersten Stadien der Luftsackentwicklung in der Phylogenese zugegeben werden. Ich greife dabei bis auf diejenige Entwicklungsstufe zurück, wo durch die infrapulmonale, fibromusculäre Faserlage eine schärfere Scheidung des parenchymatösen Abschnittes des Respirationsapparates vom nicht besonders vascularisirten, membranösen gegeben war[2]. Jede Ausdehnung des membranösen Abschnittes des Respirationstractes, so lange derselbe unter dem Einfluss in- und exspiratorischer Kräfte blieb, musste hier die Ventilationsgrösse vermehren, die Regeneration des desoxydirten Blutes erleichtern und damit die Stoffwechselgrösse und die allgemeine Leistungsfähigkeit des Organismus erhöhen. Welches auch die Variation war, welche eine solche Ausweitung be-

niederschlag ein Exspirationsstoss an den Nasenöffnungen, zugleich mit der Flügelerhebung ein Inspirationsschwankung erfolgt. Die daraus von C. gezogene Schlussfolgerung, dass die Respirationsbewegung (also die respir. Bewegung des Thorax) mit dem Flügelschlage synchronisch werde, erscheint mir trotzdem nicht gerechtfertigt. Dagegen können Volumsschwankungen der Axillarräume beim Fluge sehr wohl auf die Luftventilation zwischen Trachea, Hauptbronchus und den am Lungenhilus liegenden Luftsackabschnitten einwirken und als In- und Exspirationsstösse durch Verschiebung der Luftsäule in der Trachea sich geltend machen.

[1]) Ich habe diesen Communicationscanal schon 1874 bei Larus und Sula gefunden und in der Folge jeweilen danach gesucht.

[2]) Leider steht mir das Original von Owen über den Apteryx nicht zur Verfügung, so dass ich nicht entscheiden kann, ob das »Zwerchfell« dieses Vogels wirklich demjenigen der übrigen Vögel oder nicht vielleicht dem Diaphragma thoracico-abdominale von Sappey entspricht.

wirkte, — ein grösserer Umfang, oder eine vermehrte Excursion des Thorax, oder eine relative Verkleinerung des Darmtraktes etc.: — der günstige Einfluss auf die Respiration erklärt genügend das Erhaltenbleiben derselben durch Vererbung [1]).

Das Hinausgelangen der Luftsäcke an die hauptsächlich locomotorische Extremität sodann ergab den Vortheil, dass die locomotorische Arbeit direct, oder automatisch, wie Campana sich ausdrückt, die Ventilationsgrösse steigern konnte.

Sehr fraglich ist aber, ob eine noch weiter nach der Peripherie fortschreitende Luftsackausdehnung immer noch fortfuhr, für die Respiration von wesentlichem Nutzen zu sein, weil hier die Druckausgleichung nicht mehr ausschliesslich nach den Rumpfluftsäcken hin, sondern auch durch Verschiebung der Haut stattfindet, weil die Wirkung auf die erstern sogar erschwert und verlangsamt wird und weil mitunter die verschiedenen Muskeleinflüsse bei complicirten räumlichen Verhältnissen sich z. Th. gegenseitig aufheben. Aus ähnlichen Gründen kann das Hinausdringen des Luftsackes zu der Hüftmuskulatur nur da auf die Respiration von nennenswerthem Einflusse sein, wo die Communication mit den Lungen von starren Organen umgeben ist. Aus dem centralen Theil der Abdominalsäcke versorgte Hüftgelenkräume beeinflussen durch ihre Verengerung und Erweiterung die Lungenventilation kaum (Druckausgleichung schon in den Abdominalsäcken) und einzig des Nutzens für die Respiration wegen würde sich die vererbte Bildung dieser Wachsthums- und Lufträume zwischen den Muskeln der Hüfte bei den Natatores, Grallatores, Raptatores nicht erklären lassen [2]).

---

[1]) Neben der Zweckmässigkeit einer Variation kommt gewiss auch die Häufigkeit derselben unter den gleichzeitig lebenden Individuen desselben Stammes, also auch die Leichtigkeit, mit welcher bei gewissen vorhandenen phylogenetischen Stadien ganz bestimmte Variationen zu Stande kommen, in Betracht. — Es wäre nicht unmöglich, dass z. B. Variationen mit relativ längeren Rippen oder weiterem Thorax leichter zu Stande kommen, wo die dabei auftretende Ausfüllungsmasse Luft ist, statt festere Organe oder Ausfüllungsmedien (Ausfall centripetaler Spannkräfte).

[2]) Interessanter Weise sind die Hüftgelenkräume bei Rhea am. nicht Fortsetzungen der centralen Abschnitte der Abdominalsäcke, sondern der suprarenalen, welche starre Wände haben und hier als die directe Fortsetzung des Hauptbronchus erscheinen, während die an die Därme sich lagernden centralen Abschnitte mehr wie seitliche Divertikel sich verhalten.

Auch die Knochenpneumaticität steht mit der Respiration in keiner Beziehung. Die Luftsackwand zeichnet sich überhaupt durch Gefässarmuth aus und so verhält es sich auch im Knochen. Bei der Entstehung der ersten Knochenlufthöhlen und bei unvollständig pneumatisirten Knochen findet man zwar noch dünne parietale Marklagen mit ziemlich engem Capillarnetz, bei guter Pneumatisation aber erscheinen die Knochenflächen weiss und nur von einer äusserst dünnen Membran überzogen. Zudem ist die Luft in den Knochenhöhlen nur ausnahmsweise ventilirt.

Eine Unterstützung der Bluterneuerung durch die Luftsackwand wäre ein directer Vortheil der Flächenausdehnung derselben. Ebenso nähme der Nutzen für die Ausscheidung von Wasserdampf proportional der Fläche zu. Der erstere Nutzen kommt nun entschieden nicht in Betracht; der letztere mag von Bedeutung sein (Campana pag. 348). In ziemlich directem Zusammenhang mit der Ausdehnung der Luftsäcke steht auch eine Bedeutung derselben für die Wärmeregulirung und — mit Einschränkung, wie wir gesehen haben — eine solche für das mechanische Moment der Athmung, d. h. für die Ventilation.

Wenn man aber von den Rumpfluftsäcken und etwa den Räumen der Schulter, ausnahmsweise auch von denjenigen am Hüftgelenk (Cursores?) absieht, so kommen als directer Vortheil der weiteren Ausdehnung der Lufträume von den erwähnten vier Functionen höchstens die zweite und dritte in Betracht und es erscheint dieser Vortheil offenbar nicht genügend, um die Permanenz der Wachsthumserscheinungen, welche einer derartigen Weiterentwicklung des Luftsackes zu Grunde liegen, zu erklären. Die zu Grunde liegenden Variationen der den Luftsack umgebenden Organe werden daher wohl noch in anderer Weise von Vortheil gewesen sein, als durch Vergrösserung der Function der Luftsackwand und es ist der Nutzen der Interstitienbildung in Weichtheilen und Knochen an sich zu prüfen, wobei der Luftsack nur bezüglich seiner Bedeutung als Ausfüllungsmasse ins Auge zu fassen ist.

Pneumatisation der Muskulatur.

1. Der Ersatz intermuskulären Zellgewebes und Fettes durch Luftsackeinstülpung vermehrt die Leistungsfähigkeit der Muskulatur unzweifelhaft: es geht weniger Kraft in innerer Arbeit verloren.

Man könnte nun vermuthen, dass dieser Kraftgewinn als Kraftersparniss auftrete und am einzelnen Individuum zur Verminderung der Muskulatur und dadurch zur Vergrösserung der Interstitien führe. Diese Auffassung erscheint mir aber nicht ganz korrekt.

Theoretische Gründe und viele Thatsachen sprechen dafür, dass die Muskulatur jeweilen da wächst, dass die Zelltheilung da befördert wird, wo die günstigere Action möglich ist, dagegen eine Umwandlung und Reduction der contractilen Substanz da eintritt, wo der Erregungszustand statt in Bewegung in innere Arbeit sich umzusetzen gezwungen ist.

Eine Verminderung der Muskelsubstanz bei gleichbleibender Leistung für die Bewegung des Innen- oder Aussenskeletes würde allerdings eine Ersparniss im Stoffumsatz mit sich bringen, welche vielleicht als ein kleines Plus dem Stoffumsatz und der Anbildung im Gesammtkörper zu Gute käme. Ein Gleichbleiben der localen Muskelmenge wird eine raschere und ausdauerndere Action des betreffenden Abschnittes des Bewegungsapparates zur Folge haben. Am besten ausgenützt aber wird der Kraftgewinn, wenn zugleich eine Variation in der Grössenentwicklung des bewegten Hebels nach der Seite der grösseren Bewegungsleistung hin gegeben ist.

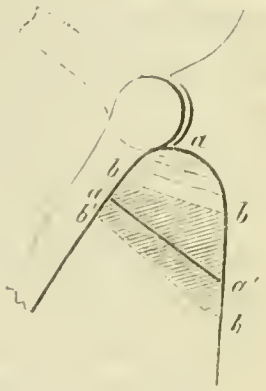
In den Fällen, in denen diese günstigste Variation nebenher geht, besteht also der Vortheil der im Zusammenhang mit dem Hineindringen des Luftsackes stattfindenden Interstitienbildung in einem Gewinn an Grösse des Bewegungshebels und an Bewegungsleistung ohne entsprechende Vermehrung der Muskulatur und der übrigen Organsysteme.

Bei gleichbleibenden sonstigen Verhältnissen ist das Resultat scheinbar dasselbe, als ob ohne Vermehrung der Bewegungsleistung eine Reduction der Muskulatur eingetreten wäre; der Vorgang ist aber ein anderer; die Verminderung der Muskelmenge ist nur relativ, sie ist am wachsenden Körper vor sich gegangen. Hand in Hand mit Vermehrung der Bewegungsleistung. — Die relative Vergrösserung des Bewegungshebels ist hierbei natürlich nicht die Folge des Ersatzes von festerer intramusculärer Zellmasse durch Luft, sondern nur die günstigste der mit einhergehenden Variationen.

2) Eine Vermehrung der Leistung kann aber noch auf etwas andere Weise zu Stande kommen, als durch den Ausfall der kurz als »Reibung« zu bezeichnenden innern Arbeit, nämlich durch eine

Verschiebung der Muskeleinheiten nach der Seite der günstigern Wirkung hin.

Angenommen, die theoretisch günstigste Lage eines in einer Gelenkbeuge gelegenen Muskels wäre *b b b′ b′*, so dass zwischen ihm und dem Gelenk der Zwischenraum *b b a* bleibt, und es könne dieser Raum nur mit Zellgewebe oder Fett ausgefüllt sein, so wird eine solche Ausfüllungsmasse für die Streckbewegung zum wichtigen Hinderniss werden. Deshalb ist die theoretisch beste Anordnung *b b b′ b′* hier nicht in praxi die beste, sondern diejenige ist günstiger, bei welcher der Raum *b b a* ebenfalls durch contractile und bei der Relaxation dehnbarere Substanz, durch Muskulatur ausgefüllt ist. Statt *b b b′ b′* wird die Anordnung *a a′ a′* gewählt. Diese erfordert natürlich mehr Muskelsubstanz als *b b b′ b′* im theoretischen Fall, wegen der ungünstigeren Zugrichtung. Ist nun umgekehrt die Möglichkeit der Ausfüllung des Raumes *b b a* durch ein vollständig verschiebliches Medium, durch Luft gegeben, so kann die Variation eines Abrückens der Muskulatur vom Gelenk mit Vortheil auftreten. — Auch hierdurch ist also ein Gewinn an Muskelkraft gegeben, der wieder am besten in der erörterten Weise verwerthet werden kann[1]. Ein schönes Beispiel für die Luftraumbildung zwischen Muskulatur und Gelenk findet sich an der Hüfte. — Auch diese Veränderung der Muskulatur hat nicht das Herantreten des Luftsackes zur Ursache, sondern ist eine Variation, welche durch die Möglichkeit, dass der Luftsack in den Raum *a b b* nachdrang, zu einer günstigen gemacht wurde und sich erhielt



Gerade auch an der Schulter sind die Verhältnisse derart, dass eine Ausfüllung der Interstitien mit Zellgewebe oder Fett statt mit Luft nicht nur eine Verstärkung der einzelnen Muskeln nöthig machen müsste, sondern bei gleicher Anordnung der Muskulatur wie

---

[1] Statt durch primäre Verschiebung der Muskulatur kann ein stärkeres Wachsthum der beiden in Frage kommenden Skeletabschnitte, ein stärkeres Auswachsen der Gelenkkörper, oder ein Auswachsen der Muskelfortsätze u. s. w. zur Erreichung der günstigsten Wirkung mit Abhebung des Muskels vom Gelenk führen. Hierbei spielt wohl eine vermehrte äussere Resorption eine Rolle, aber auch diese braucht nicht durchaus als directe Folge des Herantretens des Luftsackes, sondern nur als begleitende Variation im Knochenwachsthum aufgefasst zu werden.

am pneumatischen Thiere für die Muskelaction direct ein Hemniss wäre. Das starke Vortreten der einzelnen Muskelleisten und Fortsätze des Humeruskopfes bewirkt nämlich bei der allseitigen Bewegung, namentlich auch der Rotation des letzteren sehr grosse Volumsveränderungen der intermuskulären Räume. Man ist daher wohl berechtigt, die Ausbildung der topographischen Verhältnisse dieser Gegend als wesentlich durch das Vorhandensein der Luftsackanlage beeinflusst anzusehen. Das Herantreten oder Nichtherantreten des Luftsackes war für die Zweckmässigkeit der Muskelanordnung entscheidend. Der Luftsack hatte nichts zu thun mit dem Variiren der Lagebeziehungen an sich, war aber wichtig für deren Vererbung.

Immer existirt natürlich für eine bestimmte Muskelmenge ein Maximum von Flügelfläche, das nicht ohne Nachtheil für die Leistung oder die Festigkeit des Organes überschritten werden kann. Dieses Maximum wird nun also erhöht durch Pneumatisation der Muskulatur (verminderte Reibung, günstigere Zugrichtung).

Es ist eine verbreitete aber nichts destoweniger irrige Auffassung, dass für die Flugbewegung die Leichtigkeit des Apparates das Hauptpostulat sei; viel wesentlicher ist die flächenartige Vergrösserung der Locomotionshebel.

An der Vergrösserung des Bewegungshebels sind allerdings Haut und Gefieder wesentlich betheiligt, aber auch das knöcherne Gerüst des Flügels und die den Hauptflugmuskeln zum Ansatz dienenden Skeletabschnitte. Aus den vorliegenden Messungen können wir schliessen, dass im Vergleich mit den Säugethieren das Gewicht des Skeletes zu demjenigen der Muskulatur bei den Vögeln mindestens kein bedeutend geringeres ist. Das Volum des Skeletes aber erscheint gegenüber demjenigen der Muskulatur in vielen Fällen wegen des lockerern Gefüges bedeutender, oder die Länge oder Flächenausdehnung einzelner Skeletabschnitte wegen der geringen Dicke des Knochens grösser[1].

Ein locales Uebergewicht des Knochenwachsthums über dasjenige der Muskulatur geht je nach Umständen mit oder ohne Interstitienbildung vor sich.

---

[1] Die Muskelmasse ist im Verhältniss zur Skeletmasse bei den von Custor (Inauguraldissertation Bern 1873) untersuchten Vogelarten nur wenig stärker entwickelt, als bei den von ihm gemessenen Säugern, und bedeutend geringer als bei den übrigen Wirbelthierklassen. (Man könnte allerdings einwenden, dass

Wo eine einfache Muskellage besteht (z. B. Intercostalmuskeln) würde natürlich eine relative Verminderung der Muskelfasern nur als Verdünnung der Lage oder vermehrte Einlagerung von Bindegewebsfasern sich äussern. Muskeln, welche den Extremitätenknochen annähernd parallel verlaufen, erfahren entweder eine Verlängerung der Sehne und relative Verkürzung des Muskelbauches, wie dies bei der Entwicklung der Säuger leicht zu beobachten ist, oder der Muskelbauch verschmälert sich relativ; in entstehende Niveaudifferenzen lagert sich die Haut oder Bindegewebe ein. — Je complicirter aber die Muskelanordnung ist, je mehr Differenzen in Ansatz und Richtung nebeneinander liegender Muskeleinheiten vorhanden sind, desto leichter kommt es bei relativer Verminderung der Muskelmasse zur Bildung von Interstitien.

Eine günstige Gegend ist diejenige der Schulter für die Entstehung von Interstitien. Die Zugrichtungen der Hauptflugmuskeln sind trotz grosser Variationen in den gegenseitigen Grössenverhältnissen der einzelnen Flügelabschnitte im Allgemeinen dieselben und bei grösserer Ausdehnung der Flügelfläche findet sich zugleich eine bedeutendere Entwicklung des Schultergürtels; insbesondere wachsen die Muskelleisten (diejenigen am Humeruskopf, die Crista sterni, die Furcula mit der Membr. furculo-coracoidea, welche zusammen ebenfalls als Muskelleiste aufgefasst werden können) jede in ihrer besondern Richtung aus: zugleich zeigt auch der proximale Gelenkkörper ein stärkeres Vorwachsen. Die Muskulatur dagegen nimmt nicht in geometrisch ähnlichem Verhältnisse zu, behält aber

---

die Reduction der Stammmuskulatur bei den Vögeln an dieser Erscheinung Antheil habe.)

Es verhält sich nach Custor das

		Gewicht der Muskulatur zu demjenigen des Innenskeletes:	
bei den	Fischen	wie 6,25 : 1	aus Tab. pag. 23 etc. berechnet.
- -	Amphibien	= 3,83 : 1	
- -	Reptilien	= 2,93 : 1	
- -	Vögeln	= 2,68 : 1	
- -	Säugern	= 2,19 : 1	

Diese Zahlen sind natürlich, weil auf wenig Messungen basirt, nicht streng zu verwerthen. Die zu Grunde liegenden Vogelarten sind, so viel ich gesehen habe, solche mit relativ stark entwickelter Muskulatur, Larus etwa (und Gallinago?) ausgenommen. Bei den grossen Fliegern, namentlich den Raptatores, ist sehr wahrscheinlich das Gewicht des Skeletes trotz der Pneumaticität gegenüber der Muskulatur noch bedeutender.

die günstigste Zugrichtung und rückt also mit den Rändern der Muskelleisten vom Gelenk und dessen nächster Umgebung ab. Es bilden sich grosse Lufträume.

Ich habe zur Illustration dieser Interstitienbildung durch relative Verminderung der Muskulatur gegenüber der Ausdehnung des Knochengerüstes die Schultergegend der Mycteria senegalensis und diejenige von Buteo vulgaris nebeneinander abgebildet; statt des Sattelstorches hätte ich auch einen Vulturiden, eine Sula nehmen können, statt des Mäusebussard eine Krähe, Taube, einen Cacadu, ein Huhn, eine Ente sogar, oder irgend einen kleinen Flieger (Taf. XI Fig. 2 u. 3). Bei Vergleichung der beiden Abbildungen bemerkt man eine grosse Differenz in der relativen Ausdehnung der Interstitien und dies führt mich auf einen interessanten Punct.

Bei der Präparation zahlreicher Vogelspecies ist mir nämlich aufgefallen, dass die Menge der Flugmuskulatur bei den kleinern Fliegern relativ bedeutend grösser ist, als bei grossen, vorausgesetzt, dass es sich beiderseits um ein ausgebildetes Flugvermögen handelt. Im Vergleich zur Muskelmasse ist bei den erstern die Flügelfläche kleiner und das Skelet des Flügels weniger umfänglich. An der Schultermuskulatur macht sich der Unterschied namentlich geltend. Da hier und dort der Luftsack in dieselbe frühzeitig eindringt, so sollte man doch annehmen dürfen, dass auch bei kleinern Fliegern in der Regel das Maximum der möglichen Ersparniss von Muskelsubstanz und der Pneumaticität für die Gegend erreicht würde. Der Vortheil der Muskelpneumatisation allein erklärt also diese Differenz nicht. — Dagegen liegt es in den mechanischen Bedingungen der Flugbewegung, dass mit Zunahme der Flügelfläche im Quadrat die Muskulatur nicht im Cubus zuzunehmen braucht, sondern weniger schnell, um eine gleiche mittlere Flugleistung (also z. B. die Erhaltung des Körpers auf gleicher Höhe) zu erzielen. Ich werde weiter unten hierauf zurückkommen.

Interstitienbildung am Knochen (Pneumaticität s. str.).

Dass die Pneumaticität auch der von der Lunge aus versorgten Knochen ohne Beziehung zur Respiration steht, habe ich schon oben kurz auseinandergesetzt; ich stehe damit in Widerspruch mit der zuletzt von Selenka (Art. Aves. pag. 11, 89), früher schon von

Hunter, Vrolik u. a. vertretenen Ansicht, an der Guillot Zweifel hegte und die von Sappey entschieden bekämpft wurde.

Die allgemein verbreitete Annahme, dass die Pneumaticität zur Erleichterung des Vogelskeletes diene, resp. wegen des Nutzens einer solchen Verminderung des Körpergewichtes sich vererbt und erhalten habe, wurde meines Wissens eigentlich nur von Campana entschieden bestritten. Der gute Beobachter Nitzsch hat allerdings schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Pneumaticität nicht mit der Grösse des Flugvermögens proportional sei [1].

Campana aber stellt auch die erhebliche Erleichterung des Vogelkörpers durch die Pneumatisirung des Skeletes in Abrede. Wenn die gewöhnliche Annahme so formulirt werden kann, dass ein bestimmter Vogel durch die Pneumatisirung seines Skeletes eine Verminderung seines Körpergewichtes um $\frac{1}{x}$ erfahren hat, so versuchte Campana die Grösse von $\frac{1}{x}$ zu berechnen und fand, dass dieselbe auffallend klein sei. C. rechnete nämlich aus, welche Gewichtsvermehrung das Skelet und der ganze Körper des Huhnes erfahren würde, wenn die pneumatischen Kno-

---

[1] Nitzsch. Osteographische Beiträge pag. 12:

»Je weniger Volum und Stärke ein namhafter Knochen im Vergleich der übrigen zu haben pflegt, desto unbeständiger ist seine Lufthöhle: . . . . . Ich begnüge mich, nur obenhin zu bemerken, dass die Pneumaticität des Skelets zwar auf das Flugvermögen der Vögel Bezug zu haben scheint, selbige aber weder mit den Graden der Ausbildung des Flugvermögens allein in bestimmtem und geradem Verhältniss steht, noch auch überhaupt eine wesentliche Bedingung dieses Vermögens ist, indem sehr geschickte Flieger, wie die Schwalben und Sternen, nur wenige, oder, wie die letztern, fast gar keine Knochenlufthöhle haben, und die jungen Vögel, noch ehe ihre pneumatischen Beinhöhlen da sind, fliegen lernen. — Ohne alle Beinhöhlen . . . fliegen ja auch die Chiroptern unter den Säugethieren, oft so vollkommen und behende, dass sie in dieser Hinsicht keinem Vogel etwas nachgeben. So wie dies kleine Säugethiere sind, so findet man auch bei den kleinen Vögeln das Bedürfniss der Knochenhöhlen zum vollkommenen Flug geringer. Nimmt aber mit dem Flugvermögen zugleich die Grösse des Körpers zu, oder sind grosse Vögel gewandte und anhaltende Flieger, so werden auch wohl mehr Knochenhöhlen nöthig und da sein. Die gar nicht und schlecht fliegenden haben gemeiniglich wenige und kleine Lufthöhlen, aber doch ist der umgekehrte Fall z. B. bei dem ziemlich unbehende fliegenden Wiedehopf und sogar bei dem nur laufenden Strauss. Es scheint daher, dass, abgesehen von den eigentlichen Respirations-Erscheinungen und Zwecken, sich über den Nutzen der Beinlufthöhlen in den Vögeln nichts weiter mit Sicherheit überhaupt sagen liesse, als, dass sie das Verhältniss der Schwere der Knochen zu ihrem äussern Volum mindern, und die Verringerung des Gewichtes ohne Verminderung des äussern nöthigen Umfangs oder die Zunahme des letztern ohne Zunahme der Schwere möglich machen.«

chen statt mit Luft mit Mark (Fett) vollständig erfüllt wären und schloss daraus, dass durch die Pneumatisation der Humerus $^1/_3$, das gesammte Skelet nicht ganz $^1/_5$, der ganze Körper circa $^{7-8}/_{1000}$ ihres Gewichtes verloren haben. Wenn nun auch CAMPANA nach dieser Methode bei stark pneumatischen Thieren, z. B. einem Pelican eine ungleich höhere Verhältnisszahl erhalten würde, so muss andererseits zugegeben werden, dass für viele mittelgrosse und die meisten kleinen Flieger die Grösse von $\frac{1}{x}$ den von ihm gefundenen Werth mindestens nicht übersteigen wird. CAMPANA bemerkt ausserdem, dass der procentische Antheil des Skeletes am Gesammtgewicht bei den Vögeln gar nicht besonders klein, ja sogar bei manchen guten Fliegern, so bei der im Verhältniss zu ihrer Grösse am besten fliegenden Schwalbe ein auffallend bedeutender ist.

Diese Thatsachen zusammengehalten mit den von NITZSCH richtig gekennzeichneten Verhältnissen der Knochenpneumaticität nöthigen zu der Annahme, dass, wenn die Erleichterung des Körpers überhaupt von Vortheil für den Flug ist, dasselbe mindestens nicht überall in gleichem Maasse von der Knochenpneumatisation gilt, ja dass letztere bei kleinen Fliegern im Allgemeinen factisch nicht von Vortheil ist. Denn wenn man annehmen kann, dass die Luftsäcke mit den anatomischen Verhältnissen variiren, so müsste man doch bei einigen der zahlreichen kleinen Flieger aus den verschiedenen Vögelgruppen den möglichst hohen Grad von Pneumaticität erwarten, da ja die Anlage der Luftsäcke und die Unselbstständigkeit ihrer Weiterentwicklung überall so ziemlich dieselbe ist. Weil ersteres sich nicht so verhält, folgt, dass die anatomischen Bedingungen für die relativ geringe Ausbildung der Knochen- (und Muskel-) pneumaticität bei kleinen Fliegern allgemeiner Natur sind.

Die Fälle aber, wo trotz nicht bestehendem oder verloren gegangenem Flugvermögen Pneumaticität des Skeletes vorhanden ist, oder fortbesteht, nöthigen zu der Annahme, dass dieselbe auch noch aus andern, vielleicht allgemeiner gültigen Gründen existenzberechtigt ist, als einzig durch die Beziehung zum Flugvermögen. Etwas Eigenartiges, nur fliegenden Thieren oder nur der Klasse der Vögel Zukommendes liegt in der Einrichtung der Knochenpneumaticität überhaupt nicht. Pneumatisation tritt auch bei Säugethieren an einzelnen Stellen auf, wo die Möglichkeit der Einstülpung eines von einer

Schleimhaut (die hinsichtlich ihrer Function und Structur eine Reduction erfahren kann) umkleideten Luftraumes gegeben ist. Beispiele dafür geben die Stirnhöhlen, die Höhle des Proc. mastoideus, die Sinus sphenoidales und ethmoidales[1]. Eine gewichtige Beziehung zur Locomotion lässt sich hier nicht finden.

Offenbar ist bei einer Volumsvermehrung der Knochen ohne geometrisch ähnlich gesteigerte mechanische Function der Vergrösserung der Oberfläche, vielleicht oberflächlich wirkender Kräfte halber, das Wesentliche: eine Ersparniss an Material. Eine derartige Oekonomie wird gewiss nicht erst durch ihre Beziehung zur Locomotion vortheilhaft. Ob erstere nun durch vermehrte Knochenresorption, oder vermindertes locales Wachsthum, oder durch Expansion erreicht worden ist, jedenfalls war hier dasselbe regulatorische Moment thätig, welches überall in der Entwicklung des lamellären Knochens für die möglichste Entfernung des an irgend einer Stelle unnöthig gewordenen Materiales sorgt, und es ist wohl anzunehmen, dass die Art und Weise, in welcher diese nützliche Ersparniss an Material zu Stande kömmt, eine der Grundeigenthümlichkeiten des lamellären Knochengewebes bildet, die schon sehr früh sich vererbt. Diese Ersparniss ist bekanntlich am bedeutendsten, wo es sich wesentlich nur um eine bedeutende Oberflächenvergrösserung handelt; dies lässt sich auch am Vogelskelet an jeder Stelle nachweisen.

Schon die Ausfüllung der im Knochen entstehenden Interstitien durch Fett ermöglichte also das Auftreten einer voluminösern Knochenform ohne entsprechende Vermehrung der Knochenmasse. Wahrscheinlich aber erhöhte der Ersatz des Fettes mit Luft das Maass, in welchem dieses mit Vortheil geschehen konnte. Jede

---

[1]) Kölliker. Entwicklungsgeschichte. 1861 pag. 334:

»Im dritten Monat fehlen noch alle Nebenhöhlen (des Nasenraumes) wie die Stirnhöhlen, das Antrum Highmori, die Sinus sphenoidales und ethmoidales. Die Bildung derselben fällt in eine viel spätere Zeit und geschieht dadurch, dass, während an den betreffenden Knochen durch Resorption Lücken und Höhlen entstehen, die Schleimhaut des Labyrinthes Aussackungen bildet, die immer genau den Knochen folgen.«

Die Sinus ethmoidales und das Antrum Highmori sind nach K. zur Zeit der Geburt schon gut ausgeprägt, die Sinus frontales erst nach derselben. Ihre volle Ausbildung erlangen die Sinus frontales, sphenoidales und das Antrum Highmori erst mit der Vollendung des Wachsthums.

pag. 323: »Die Cellulae mastoideae, die analog den Zellen des Geruchsorganes entstehen, sind bei der Geburt noch kaum angedeutet und bilden sich erst zur Pubertätszeit vollkommen aus.«

kleine Erschütterung der Knochenbalken am pneumatischen Knochen, jede kleine Verbiegung der Plättchen findet nothwendigerweise am Ausfüllungsmedium einen Widerstand, welcher eine gewisse Festigkeit des innern Gefüges immer noch nothwendig macht, oder aber es steht die geringere Verschieblichkeit des Mediums den Wachsthumsvorgängen, vorab dem Auseinanderrücken der Knochenplättchen selbst etwas hindernd entgegen. — Wäre dem so, dann würde durch das Eindringen der Luft in den Knochen jenes Auseinanderrücken der Knochenplättchen, oder die Möglichkeit der Elimination von Knochensubstanz (Resorption) direct gesteigert in ähnlicher Weise, wie ich es schon bezüglich der Corticalis plausibel zu machen versuchte. — Ich habe aber bei der Erklärung der Fälle, wo von innen her der Luftsack durch die Corticalis hinausdringt, mit Absicht nicht auf diese noch genauer Prüfung bedürftige Hypothese recurrirt. Ersatz des Fettes durch Luft ergibt auch noch eine Vermehrung der Elasticität des Knochens, was in vielen Fällen von Vortheil sein mag.

Sicher erscheint der Vortheil der Ausfüllung von Knocheninterstitien mit Luft statt fetthaltigem Mark erheblich klarer, wo es sich um Locomotion handelt; aber auch hier ist es nicht ausschliesslich das Flugvermögen, welchem die relative Erleichterung des Skelets Nutzen bringt. Das näherliegende ist eine Verminderung der Eigenschwere eines beweglichen Skeletabschnittes oder vielleicht richtiger gesagt: die Vermehrung seines Volums und seiner mechanischen Leistung ohne entsprechende Vermehrung seiner Masse und der zu seiner Bewegung nöthigen Muskulatur. Grössere Interstitienbildung im Innern des Knochens und an der Corticalis ist hier der Ausdruck derselben Veränderung, wie die Vermehrung der Zwischenräume zwischen den ihn bewegenden Muskeln, nämlich einer bevorzugten Volumsvergrösserung des Bewegungshebels (des Knochens), welche durch die Möglichkeit der Pneumatisation vortheilhaft gemacht worden ist. Eine solche locale Correlation macht eine grosse Anzahl von Erscheinungen viel verständlicher, als die Beziehung zum Flugvermögen, wenn letztere auch meist nicht geläugnet werden kann (Pneumatisation des sehr beweglichen Kopfes, der Unterkiefer, Halswirbel etc.[1].)

Es braucht wohl kaum bemerkt zu werden, dass die grössere

---

[1]) Vgl. Nitzsch, C. L. Ueber die Pneumaticität und einige andere Merkwürdigkeiten des Skelets der Kalaos. Meckel's Arch. 1826.

Volumsentwicklung des Skeletabschnittes eine primäre Variation ist, welche durchaus nicht in der Ontogenese streng an den Grad der Pneumaticität gebunden ist. Das definitive Volum kann früh annähernd erreicht werden, lange bevor die Pneumaticität auftritt[1].

Neben den erwähnten Vortheilen der Knochen-Pneumaticität kommt nun, wo es sich um Flieger handelt, ein solcher für das Flugvermögen entschieden im Allgemeinen in Betracht, aber in sehr verschiedenem Maasse. Campana geht wohl mit der Läugnung dieses Nutzens zu weit. Vor allem hat er die Verminderung der Eigenschwere des Flügels durch die Pneumatisirung nicht berücksichtigt. Wenn auch nur der Humerus um $^1/_3$ leichter würde, so kommt diese Differenz für die Bewegung des Flügels in Betracht. Bei einer so anhaltenden Thätigkeit, wie dem Fluge, summiren sich auch kleine Differenzen zu erheblichen Grössen. Bei vielen Fliegern ist auch die Pneumaticität des Flügelskeletes bedeutend grösser als beim Huhn.

Jede Verminderung des Gesammtgewichtes muss ebenfalls die Flugarbeit vermindern und es ist, um mit Campana zu rechnen, diese Verminderung bei gut pneumatischen Thieren ganz erheblich, schon allein am Skelet[2]. Das Verhältniss muss zwar in etwas anderem Sinne aufgefasst werden, als es von Campana geschieht, weil die Elimination des Knochenmarkes das Wesen des Pneumatisationsvorganges nicht ganz erschöpft. Immerhin darf man sagen, dass ein Fehlen der Knochenpneumaticität bei den besser pneumatisirten Fliegern eine grössere Fluganstrengung nöthig machen würde und ein grosser Nachtheil wäre. Es lässt sich auch erwarten, dass im Allgemeinen für die gegebenen anatomischen Verhältnisse das Pneumaticitätsmaximum im Verlauf der Ontogenese erreicht wird und der Einfluss, den die Pneumatisirung für die Erleichterung des Fluges mit sich bringt, in den Wachsthumsverhältnissen des Körpers schon seinen Ausdruck gefunden hat.

---

[1] Nitzsch. Osteographische Beiträge. pag. 13. 6.

[2] Dass das Skelet der Vögel kaum $^1/_{10}$ des Gesammtgewichtes ausmache (Gefieder eingerechnet), ist vielleicht gerade für grössere Flieger eine zu niedrige Annahme. Nimmt man aber $^1/_{10}$ an, so ist bei guter Pneumatisation mindestens durchschnittlich von jedem Knochen durch Elimination des Markes das Gewicht um so viel vermindert, als beim Huhn am Humerus, nämlich $^1/_3$: es resultirt eine Gewichtsverminderung des Skeletes um $^1/_{30}$ statt um $^1/_{100}$, wie C. für das Huhn berechnet hat.

Die Untersuchung der Knochenpneumaticität bei den verschiedenen Vogelspecies ergibt nun Folgendes:

Keinem Vogel mit dem Maximum oder einem sehr hohen Grad von Pneumaticität s. str. fehlt ein erhebliches Flugvermögen und eine erhebliche Grösse. Die Maxima finden sich bei den grossen Raub-, Schwimm- und Sumpfvögeln, bei den Buceroniden und bei den südamerikanischen Hühnerstelzen (Chauna, Palamedea). Giebel erwähnt bestimmt, dass die Chauna sehr gewandt fliegt; ebenso fliegt Palamedea recht gut, auch die Buceroniden, so viel ich weiss.

Die Struthionen, die nicht fliegen, besitzen recht ansehnliche Knochenhöhlen mindestens in Sternum, Rippen, Coracoid, Wirbelsäule, — grosse Räume am Hüftgelenk, später auch im Femur (letzteres mindestens bei Struthio cam. und Casuarius). Hier fällt der Einfluss der Pneumaticität auf das Flugvermögen dahin, ein solcher besteht aber für den Lauf im Sinne der Begünstigung. Respirationsapparat und Luftsäcke sind von dem Verhalten bei den Carinatae nicht sehr abweichend. Die Möglichkeit des Nachdringens der Luftsackwand in die sich bildenden Interstitien ist also gegeben. In den Lufträumen am Hüftgelenk und in den Knochen dieser Thiere sind nicht einfache Rudimente der bei den Stammeltern besser ausgebildeten Luftsäcke zu sehen; sie stehen vielmehr in genauester Correlation mit den localen anatomischen Verhältnissen, mit der Oberflächenvergrösserung des Sternum, namentlich seiner Gelenkränder, der stark locomotorischen Function der Hüfte u. s. w. [1].

Am meisten fällt bei der Vergleichung zahlreicher Vogelskelete der Gegensatz ins Auge, welcher im Allgemeinen zwischen kleinen und grossen Fliegern hinsichtlich der Pneumaticität herrscht und der soweit geht, dass sehr gut fliegende Arten wie die Sterna keine, andre wie die Lariden nur wenige Knochen des Skeletes pneumatisch haben. Ich habe schon oben behauptet, dass die Flugmuskulatur bei den kleinern Fliegern im Allgemeinen

---

[1]) Wegen der starken mechanischen Beanspruchung der Corticalis am Humerus und Femur entstehen bei den Vögeln überhaupt die ersten pneumatischen Oeffnungen dieser Knochen nur an ganz bestimmten typischen Stellen. Beim Strauss und Casuar liegt die Femuröffnung vom gewöhnlichen Verhalten abweichend an der Hinterseite des Schenkelhalses.

Dass der Humerus trotz erheblicher absoluter Grösse nicht pneumatisch ist, erklärt sich aus den vollständig abweichenden anatomischen Verhältnissen der Schulter.

relativ mächtiger sei als bei den grössern und dass die mechanischen Bedingungen des Fluges dies erklären. Letztere werfen auch auf die Pneumaticitätsverhältnisse der Knochen einiges Licht. Es ist hier der Ort, näher auf dieselben einzutreten. Leider muss ich mit elementären Ueberlegungen mich behelfen [1].

Damit ein Körper schwebend in der Luft erhalten werde, muss der Wirkung der Schwere auf diesen Körper ($P.g$ in der Zeiteinheit) durch eine hebende Kraft das Gleichgewicht gehalten werden. Dies gilt also auch vom Vogelkörper für jeden Augenblick des Fluges. Da die Beschleunigung der Schwere eine constante Grösse ist, so muss die hebende Kraft dem Gewicht des Körpers proportional sein. Die Hebung geschieht wesentlich durch den Niederschlag des Flügels: indem der Luftwiderstand die Bewegung des Flügels hemmt, findet eine Reaction statt und ein Theil der auf den Flügel wirkenden Muskelkraft wird zur Hebung des Körpers verwendet. Ein anderer Theil geht

2) in Verschiebung der Lufttheilchen

3) in innerer Arbeit

4) in Bewegung des Eigengewichtes des Flügels verloren.

Endlich bewirkt, da der Niederschlag eines Theiles der Flügelfläche (der vordern Flughaut namentlich) nicht in der Richtung seiner normalen sondern in schräger Richtung erfolgt, eine Componente zur vertical nach oben gerichteten

5) eine Verschiebung des Vogelkörpers nach vorn.

Lassen wir die letztere Componente, welche nicht hauptsächlich eine jeden Augenblick in entgegengesetzter Richtung auf die Massentheilchen wirkende Beschleunigung zu überwinden hat, deren Wirkung sich daher, selbst wenn die einzelnen Momente klein sind, zu einer erheblichen Vorwärtsbewegung summiren kann, vorläufig ausser Acht und fassen die Bedingungen der Hebung ins Auge. Je grösser der Bruchtheil der angewandten Muskelkraft ist, welcher direct zur Hebung des Körpers verwendet wird, desto geringer ist die bei normalem Fluge (bei welchem die Geschwindigkeit nach vorn nicht absichtlich vermehrt ist) aufgewendete Arbeit, desto vollkommener ist also der Flügel gebaut. Wenn daher bei gleich grossen Fliegern die Flügel der einen ungünstig für die normale Flugaction gebaut sind, so ist eine vermehrte Muskelanstrengung

---

[1]) Werthvolle Aufschlüsse über manche Seite der Flugmechanik findet man in dem citirten Werke von Prechtl.

und für die Dauer eine grössere Muskelmenge nothwendig. Die relative Entwicklung der Flugmuskulatur an sich gibt also noch keinen Maassstab für das Flugvermögen.

Es verhält sich der Widerstand, welchen eine Fläche bei einer Bewegung in der Richtung ihrer Normalen in einem flüssigen Medium erfährt, 1) wie die Ausdehnung der Fläche und 2) wie das Quadrat der Geschwindigkeit (ungenau).

Damit bei Abnahme der Grösse des Vogels[1]) die aus dem Niederschlage resultirende Hebungsarbeit immer noch zum horizontalen Fluge genügen soll, darf der Widerstand, den der Flügel bei der Bewegung erleidet, nur proportional dem Gewicht des Körpers abnehmen, wenn die Dauer dieses Widerstandes in der gleichen Zeit dieselbe ist.

a. Die Geschwindigkeit des Flügelniederschlages im Widerstandspunct nimmt nun bei gleicher Excursionsweite und gleicher Dauer eines Niederschlages proportional der Länge ab, die Flügelfläche wie das Quadrat der Länge: der Widerstand vermindert sich also bei diesen Bedingungen wie die vierte Potenz der Länge, also schneller als das Körpergewicht. — Damit die Flugaction genüge, muss die Bewegung des Flügels eine schnellere werden[2]).

b. Angenommen aber, die Zeit einer Niederbewegung des Flügels nehme in gleichem Verhältniss wie die Länge des Flügels ab (bei gleichem Excursionswinkel), so ist in Folge davon die Geschwindigkeit im Widerstandspunct dieselbe geblieben. Auch der zurückgelegte Weg ist derselbe, wenn die Zahl der Flügelniederschläge in der Zeiteinheit in dem Verhältniss zunimmt, in welchem die Flügellänge kleiner geworden ist. Dann hat sich der ganze Widerstand nur vermindert, wie die Fläche des Flügels, ist also grösser als nothwendig ist.

c. Nimmt aber die Zeit des Flügelniederschlages ab, wie die Quadratwurzel der Länge des Flügels abnimmt, — dann nimmt der Widerstand hinsichtlich der einen Variablen, der Geschwindigkeit, ab im Verhältniss wie die Flügellänge selbst — und bei Mitberücksichtigung der verminderten Flügelfläche wie der Cubus der Längendimension, also wie das Körpergewicht. — Wenn aber die zur Grösse

---

[1]) Die wir uns vorläufig in allen Dimensionen gleichmässig eingetreten denken.

[2]) Voraussetzung ist, dass die Dauer des Niederschlages zu derjenigen der Flügelhebung stets im gleichen Verhältniss bleibe.

des Flügels und seiner Muskeln in demselben Verhältnisse bleibenden Flügelescursionen und Muskelcontractionen verhältnissmässig schneller stattfinden, so müssen sie auch häufiger in der gleichen Zeit erfolgen, damit die gleich grosse Reaction auch während gleich langer Zeit hervorgerufen werde. Dieses Plus der Geschwindigkeit bewirkt dann, dass die zur Hebung des Körpers verwendete äussere Arbeit bei kleinen und grossen Fliegern relativ dieselbe ist und der Körpermasse proportional zu- oder abnimmt. Diejenige Arbeit aber, welche nöthig ist, um der Flügelmasse an sich, abgesehen von jedem Widerstande des umgebenden Mediums, die postulirte Bewegung zu geben, ist bei den kleineren Fliegern vermehrt; ihretwegen darf die Flugmuskulatur nicht im gleichen Verhältnisse wie die Masse des Flügels abnehmen.

Eine Verschiebung der Muskelansätze (d. Pectoralis) gegen das Schultergelenk hin ist von Vortheil, weil eine geringere Excursion der Muskelfasern nöthig ist, erfordert natürlich aber eine entsprechende Vermehrung derselben. PRECHTL behauptet, dass der Hebelarm des Brustmuskels im Verhältniss zur Entfernung des Widerstandpunctes bei den Schnellflügeln kleiner sei, als bei den Ruderflügeln. (PRECHTL l. c. pag. 222.)

Obige Voraussetzung, dass der Widerstand proportional zur Flügelfläche zu- und abnehme ist nun ungenau; er nimmt vielmehr in stärkerem Maasse zu, wegen des erschwerten Ausweichens der Lufttheilchen, welches um so mehr ins Gewicht fällt, als es sich um die Bewegung einer Fläche um eine in ihrem Rande liegende Axe handelt, und wegen der aspirirenden Wirkung der Dorsalfläche des Flügels. Dieser Umstand bedingt, dass bei den kleinen Vögeln eine noch bedeutendere Vermehrung der Geschwindigkeit des Flügelschlages nöthig ist Hand in Hand mit Vergrösserung des Pectoralis, resp. dass bei grossen Fliegern eine noch langsamere Flugaction mit weniger Muskulatur zur nöthigen Hebung genügend ist.

Folgende Momente kommen ausserdem noch in Betracht:

1) der Verlust von Kraft in innerer Arbeit wird durch die vermehrte Geschwindigkeit gesteigert, namentlich in den Gelenken, sodann durch die häufigere Hemmung und Wiedereinleitung schneller Bewegung der Flügelmasse etc.

Geringere Elasticität des Flügels und der Federn spielt sicher ebenfalls eine grosse Rolle für die möglichste Verwerthung der Kraft; es ist aber eine gewisse Grösse der elastischen Verschiebung und das Praedominiren einer bestimmten Verschiebungsrichtung, — andererseits auch ein gewisses Zeitmaass zur nützlichen Umwandlung

der molecularen Verschiebung in lebendige Kraft nothwendig. Wer je mit langen und angemessen biegsamen Rudern einen Kahn durchs Wasser geschnellt hat, wird den Gewinn an lebendiger Kraft zu schätzen wissen, der sich aus der Länge des Ruders und dem langsamen Tempo der Action ergibt.

2) Bei den grossen Fliegern kommt meistens noch die Möglichkeit der ausgedehntern Muskel- und Knochenpneumatisation hinzu, wodurch das Maass, in welchem der Bewegungshebel, der Flügel mit seinem Knochengerüst im Verhältniss zur Muskulatur zunehmen kann, noch erhöht wird[1].

3) Noch mehr als diejenige des Pectoralmuskels steigert sich die Action der Flügelheber mit der Zunahme der Flügelschläge, meist ohne entsprechenden Vortheil für die Hebung des Vogelkörpers. Die auffallende Mächtigkeit der Muskeln, welche die Umrollung, Hebung und Entfaltung des Flügels bewirken (Biceps, Subclavius, Deltoidei, Triceps etc.), bei den kleinern Vögeln hat ein gutes Theil an der geringern Entwicklung der Muskelinterstitien an der Schulter. Es liesse sich nun weiter ausführen, dass die kleinern Flieger für verschiedene aussergewöhnliche Bewegungen, für ihre schnellen Wendungen u. s. w., meist im Anschluss an die Art ihres Nahrungserwerbes zu viel erheblicheren, vorübergehenden Arbeitsleistungen genöthigt sind und dass dem entsprechend auch die Muskulatur sich verhält.

Ferner ist überall da, wo der Flügel im Verhältniss zum Körpergewicht relativ verkürzt ist, eine vermehrte Kraftentwicklung beim Niederschlage und eine grössere Geschwindigkeit desselben mit schnellerer Wiederholung zum Fluge nothwendig, als anatomische Grundlage aber eine stärkere Entwicklung der Flugmuskeln (Gallinacei, Tetrao Urogallus, Anser, Anas). Wo der Niederschlag mit grösserer Kraft geschieht, damit der nöthige Widerstand erhalten werde, ist eine festere Beschaffenheit des Flügels und der Federn nothwendig. Ersteres ist auch, wie angedeutet, bei den kleinern Fliegern meist in grösserem oder geringerem Maasse der Fall.

---

[1]) Wenn aber die Grösse der Last, mit welcher Vögel auffliegen können, mit der Grösse der letztern relativ zunimmt, so dass z. B. der Adler nach den Berechnungen von Prechtl das Doppelte seines Gewichtes, die Krähe die Hälfte des ihrigen, die Taube noch weniger zu tragen vermag, der Sperling aber an einer grossen Brodkrume genug zu thun hat, so beruht dies gewiss nicht auf dem Unterschied in der Pneumaticität vorzugsweise, sondern auf dem Vortheil der grössern Flügelfläche.

Prechtl hat ganz richtig darauf aufmerksam gemacht, dass man zwei Flügelformen unterscheiden kann:

1) die Ruderflügel, bei den guten grossen Fliegern, im Verhältniss zum Körpergewicht etwas länger, zu langsamem Flügelschlage geeignet; die äussern Federn der Schwinge spreizen sich beim entfalteten Flügel auseinander etc. (Adler, Krähe);

2) die Schnellflügel, für heftigern und schnellern Flügelschlag berechnet, aber mehr Muskelkraft erfordernd; die Schwungfedern sind hart und stark gebaut, mit schmälerer Fahne ohne Ausschnitte, so dass sie bei der Flügelstreckung nicht auseinanderspreizen etc. Die Anwendung der Schnellflügel findet nach ihm bei einer gewissen Grösse von selbst ihre Grenze und sie müssen bei einer gewissen Verminderung der Geschwindigkeit der Flügelschläge mehr oder weniger in Ruderflügel übergehen, um dem Zwecke der Vorwärtsbewegung zu genügen. Unter den guten Fliegern mittlerer Grösse besitzen nur wenige Schnellflügel (einige Falken, dann die Seeschwalben, Tauben), sonst aber mehr oder weniger alle kleinen Vögel bis herab zu den Kolibris.

Wenn nun wirklich die Flugarbeit der kleinern Vögel eine relativ grössere ist, so ist nicht abzusehen, warum gerade bei ihnen eine Verminderung des Körpergewichtes durch Pneumatisation an und für sich nicht von Vortheil sein sollte. Wir verstehen aber jetzt den Grund, warum sie es nicht ist.

1) Eine Vergrösserung der Flügelfläche ist bei kleinen Fliegern nicht von demselben Vortheil, wie bei den grossen, weil sie eine bedeutende Mehrarbeit für die Heber und Niederzieher des Flügels mit sich bringt. Eine Vermehrung der Muskelmenge und der Schnelligkeit und Energie des Flügelschlages ist hier von grösserem Vortheil. Die Flugmuskulatur ist im Verhältniss zu Sternum, Schultergürtel und Flügel mächtiger; das Skelet erleidet im Verhältniss viel mehr Bewegungseinflüsse; deshalb sind in Muskulatur und Knochen die Interstitien kleiner.

2) Auch abgesehen von der grössern Muskelmenge erfordert die relativ heftigere Flugaction eine grössere Festigkeit des Flügels, wegen der häufigeren Hemmung und Wiedereinleitung der Bewegung: es geht mehr Kraft in innerer Arbeit verloren; dem entsprechend muss der Bau der Knochen compakter bleiben.

3) Das Vordringen des Luftsackes wird durch die Massenzunahme der Schultermuskulatur erschwert.

Immerhin ist auch bei kleinern Fliegern die Pneumatisation nach Möglichkeit vorhanden, z. B. am Sternum. Man hat aber zu bedenken, dass die Markraumbildung an und für sich bei kleinerer Grösse desselben Knochens beschränkter ist. Der Unterschied in der mechanischen Leistungsfähigkeit zwischen soliden Knochen und gleich grossen hohlen nach dem Gesetze der hohlen Säulen ist viel grösser, sobald es sich um absolut kleine Knochen handelt. Die Isolirung von Balken und Plättchenzügen schädigt die Leistungsfähigkeit und ist nur in geringerem Grade möglich; dagegen findet man oft eine Ersparniss an Masse durch partielles Einsinken der Oberfläche und Zurückbleiben von Leisten, oder durch gleichmässige Verminderung des ganzen Volums bei solidem Bau.

Wie die Dickenzunahme des Humeruskopfes, das Vortreten seiner Leisten, die Zunahme der S förmigen Krümmung die Weite der Muskelinterstitien begünstigt, so ein expansives Wachsthum des Knochens im Querschnitt die Pneumatisation des Knochens.

Dass wir nun bei den grossen Fliegern das Maximum der Pneumaticität eher bei Palamedea, Chauna, Buceros und nicht beim Albatros finden, dass auch gleich gut fliegende und gleich grosse Arten sehr verschieden pneumatisch sein können, kann nicht verwundern und es sind die Bedingungen nicht ins Detail zu verfolgen.

Wenn ein Ausfall kleiner Seitenkräfte durch das Herantreten des Luftsackes erfolgt, so handelt es sich, wie wir einsehen gelernt haben, nicht blos um den Ersatz von Zellgewebe oder Fett durch Luft, — sondern um den Ausfall ganz erheblicher mechanischer Einflüsse, ein Abrücken von ganzen Muskeln von der Knochenoberfläche, der M. M. intertransversarii etc. von der Seitenfläche der Wirbel, des Herzens vom Sternum, um ein Auseinanderweichen der Ligament- und Muskelansätze etc.: alles ererbte Wachsthumsverhältnisse, die bei den verschiedenen Arten verschieden ausgeprägt sind.

Eine relative Vermehrung der Flügelfläche kann nun auch wesentlich nur von Längenausdehnung der Skeletabschnitte und Muskelleisten begleitet sein, während die Dicke derselben weniger zunimmt (Sula, Diomedea exulans, Larus verhalten sich hierdurch hinsichtlich der Pneumatisation ihrer Flügelknochen gegenüber den grossen Grallatores, Raptatores, Cygnus, Pelecanus verschieden).

Ich will die Hauptresultate der gemachten Erwägungen über die Knochenpneumatisation kurz zusammenfassen.

1) Die Oeffnungen in der Corticalis finden sich nur an statisch unwichtigen Localitäten.

2) Der Pneumatisation liegt ein grösseres Auseinanderweichen der statischen Elemente der Corticalis — bei den Vögeln gegenüber den Säugethieren. — also eine weitergehende functionelle Differenzirung, sodann der Schwund des fetthaltigen Knochenmarkes und oft eine Vergrösserung der innern Markräume zu Grunde.

3) Diese Vorgänge am Knochen gehen wahrscheinlich unter den gewöhnlich das Knochenwachsthum modificirenden, regulatorischen Einflüssen vor sich und sind durch das Gesetz der Ersparniss unnöthigen Materiales am lamellösen Knochen bedingt.

4) Wo im Vogelorganismus expansives Wachsthum des Knochens ohne geometrisch ähnliche Vermehrung der mechanischen Elemente von Vortheil und möglich ist (Oberflächenvergrösserung), erfolgt Pneumatisation, wenn der Luftsack Zutritt hat, ebensogut als bei den Säugethieren, nach diesem allgemeinen Gesetz des Knochenwachsthums. Daher ist die Pneumatisation nicht nothwendiger Weise der Flugbewegung halber vererbt, sondern kann durch dieses Gesetz allein oder durch ganz andre Vortheile existenzberechtigt sein.

5) Die Pneumaticität eines Skeletabschnittes kann local für die Locomotion von Vortheil und deshalb mit einer relativen Verminderung der localen Muskulatur oder einer ausdauernden Action oder einer Vergrösserung der momentanen Bewegungsleistung als günstiger Variation begleitet sein (Schnabel).

6) Bei den fliegenden Vögeln gibt jede Verminderung des Körpergewichtes neben dem localen Vortheil noch einen solchen für den Flug: derselbe darf nicht überschätzt werden in seiner Bedeutung für das Individuum.

7) Wo ein überwiegendes Wachsthum des Skelets von Vortheil ist für die Locomotion, kann der Vortheil der Verminderung des Gesammtgewichtes und des Eigengewichtes des Locomotionshebels in Erhöhung des Maasses überwiegenden Knochenwachsthums am besten ausgenutzt werden. Ebenso verhält es sich mit der Verwerthung des aus der Muskulaturpneumaticität resultirenden Vortheils.

8) Daher findet sich das grösste expansive Wachsthum zugleich mit Pneumatisirung bei grossen guten Fliegern. Als Ausdruck des erstern sind nicht nur die Lufträume in den Knochen, sondern auch diejenigen zwischen den Weichtheilen (zwischen den Muskeln, unter der Haut) aufzufassen. — Bei kleinen Fliegern ist wegen der erhöhten Flugarbeit und der nothwendigen Vermehrung der

Flügelschläge und ihrer Heftigkeit ein überwiegendes Wachsthum des Skeletes nicht in dem Maasse möglich; es ist mehr Muskulatur und grössere Festigkeit der Knochen nothwendig. Die Pneumatisation als Ausdruck des voluminöseren Knochenwachsthums ist daher im Knochen und zwischen den Muskeln namentlich des Flugorganes sehr beschränkt oder gleich Null.

Accessorische Verwendung des Luftsackapparates.

Ich kann dieses interessante Capitel nur kurz berühren. Die Beziehung der Luftsäcke zu der willkürlichen Körpermuskulatur hat dieselben in vielen Fällen zu ganz eigenartigen Leistungen nutzbar gemacht, so zur Stimmbildung, für die Aufblähung des Körpers im Affect etc.

Die Bedeutung für die Stimme ist schon frühe von vielen Autoren, namentlich auch von Sappey hervorgehoben worden.

Bezüglich der Fähigkeit, das Volum des Körpers durch stärkere Füllung der Luftsäcke mit Luft zu vermehren, fehlen genauere Untersuchungen. Campana[1] erwähnt eine Beobachtung von J. Verreaux, nach welchem ein Pelican, jedesmal wenn er in Zorn gerieth, wunderbar sich aufblähte. Die Pelicane haben nun bekanntlich sehr stark entwickelte subcutane Luftsäcke und es ist sehr wahrscheinlich, das ihr Aufblähen durch Füllung dieser Räume mit Luft unter vermehrtem Druck zu Stande kömmt. Unter den Gallinacei sind viele Arten, wie bekannt, nicht nur durch das Sträuben ihrer Federn sondern durch wirkliche Volumszunahme des von der Haut umschlossenen Körpers in der Leidenschaft ausgezeichnet. Bis jetzt hatte ich nicht Gelegenheit, die anatomische Grundlage dieser Erscheinung zu untersuchen. — Bei Chauna (Palamedea chavaria [Chaja] Giebel) scheint dasselbe der Fall zu sein wie beim Pelican. »Die Indianer von Chartagena sollen,« wie Cuvier berichtet[2], »solche Thiere unter ihren Hühnern und Gänsen gezähmt halten, da sie sehr kühn und im Stande seien, sogar Raubvögel abzutreiben.« Durch die Fähigkeit, die subcutanen Luftsäcke aufzublähen, würde die Wirkung des Sträubens der Federn zur Vergrösserung der Körperoberfläche vor dem Kampf, in Zorn und Leidenschaft bedeutend unterstützt.

Breslau, im November 1876.

---

[1] Campana. l. c. pag. 344.

[2] Cuvier. Règne animal. Uebersetzung von Schinz. pag. 796.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

P = Pectoralmuskel. *Scl* = M. subcl.; *C.br.lg* = M. coraco-brachialis long. (SELENKA). *T* = Teres. *L.d* = Lat. dorsi. *B* = Biceps. *Tr.lg* = langer, *Tr.br* = kurzer Kopf des Triceps. *C.st* = M. coraco-sternalis. *M.f.c* = Membrana coracoideo-furcularis.

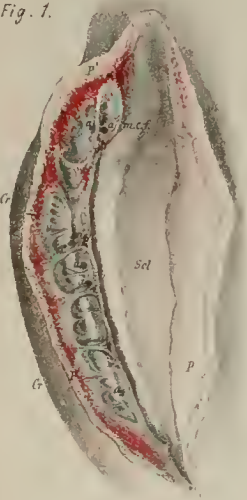
Fig. 1. Mycteria senegalensis. Pneumatisation des Pectoralis-Ursprunges. *a,a,a* = Oeffnungen in der centralen Faserlage. Die Räume sind durch Spaltung des Pectoralis bis an wenige Theile der Wand eröffnet.

Fig. 2. Buteo vulgaris. *P* Ursprungsfläche des Pectoralmuskels. *P'* Schnittfläche senkrecht zur mittleren Zugrichtung. *P''* Profil des Muskels. *P'''* Linie in der er sich von der Unterlage abhebt. *L* Rest der Luftsackwand.

Fig. 3. Mycteria senegalensis. Pectoraltasche wie in Fig. 2 eröffnet. *S* = Septum in derselben, bis nahe an den freien Rand abgetragen. Die punctirte Linie liegt in der Fortsetzung der Schnittfläche *q* des M. Pectoralis. *p* = pneumatisirte Stellen des Pectoralisursprunges.

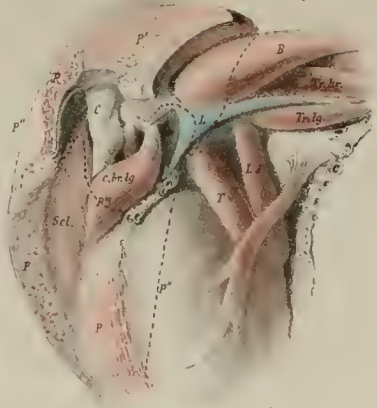
(Fig. 1 u. 3 sind bei andrer Beleuchtung gezeichnet als Fig. 2.)

Fig. 1.



Mycteria senegalensis.

Fig. 2



Buteo vulgaris

Fig 3.

Mycteria senegalensis

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte

Jahr/Year: 1877

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Strasser H.

Artikel/Article: Ueber die Luftsäcke der Vögel. 179-224