Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier.

Eine morphologische Studie.

Von

Georg Baur
aus München.

Mit Tafel XIX und XX.

»La position que les membres ont dans l'embryon est, de toutes celles que l'on peut donner à ces organes pour établir la comparaison des pièces qui les composent, celle qui permet d'arriver aux résultats les plus certains.«
GERVAIS.

Seit DARWIN mit seinem epochemachenden Werk über die Entstehung der Arten vor die Welt getreten ist, wurden vielfache Versuche gemacht, Arten mit Arten, Familien mit Familien, Ordnungen mit Ordnungen, Klassen mit Klassen durch Übergangsformen zu verbinden. Speciell für die Wirbelthiere nenne ich Namen wie: COPE, GAUDRY, GEGENBAUR, HUXLEY, KOWALEVSKY, LEIDY, MARSH, RÜTIMEYER. Die paläontologischen Funde, das genaue Studium derselben auf der sicheren Basis der vergleichenden Osteologie lieferten zum Theil erstaunenerregende Resultate. Die Morphogenese des Skeletsystems ist leider, einige Forscher wie: GEGENBAUR, GÖTTE, HUXLEY, PARKER, RATHKE, WIEDERSHEIM ausgenommen, bisher verhältnismäßig nur wenig gewürdigt worden und gerade auf diesem Wege können für die richtige Deutung der paläontologischen Reste die schönsten Resultate erhalten werden. DARWIN sagt einmal in seiner Entstehung der Arten[1]: »Da der Bau des Embryo uns im Allgemeinen mehr oder weniger deutlich den Bau seiner alten noch

---

[1] CH. DARWIN, Über die Entstehung der Arten. Deutsch nach der sechsten englischen Auflage von J. V. CARUS. 1876. pag. 534.

wenig modificirten Stammform überliefert, so sehen wir auch ein, warum alte und erloschene Lebensformen so oft den Embryonen der heutigen Arten derselben Klasse gleichen.« Dieser Satz muss auf jedes Organsystem anwendbar sein, mit sicherem Erfolg auf das Skeletsystem der Wirbelthiere: dies war der Gedanke, der diese Arbeit entstehen ließ. Die Dinosaurier und Vögel wählte ich, weil zwischen diesen beiden Gruppen verwandte Charaktere existiren, wie namentlich Huxley, Cope und neuerdings Marsh gezeigt haben. Speciell den Tarsus wählte ich, weil dieser bei den Dinosauriern verhältnismäßig gut bekannt, über seine Formverhältnisse bei den Vögeln aber die Meinungen aus einander gehen. Die bestehenden Verhältnisse klar zu legen war mein Ziel, ob mir gelungen ist, es zu erreichen, muss der Verlauf meiner Untersuchungen zeigen.

Die Arbeit zerfällt in drei Theile:

I. Der Tarsus der Vögel.
II. Der Tarsus der Dinosaurier.
III. Vergleichender Theil.

Ich begann meine Untersuchungen im Mai 1881 im zoologischen Institut des Herrn Geheimrath Prof. Dr. Leuckart in Leipzig, setzte sie im Wintersemester 1881/82 im histiologischen Institut des Herrn Prof. Dr. Kupffer und im paläontologischen Institut des Herrn Prof. Dr. Zittel in München fort, und beendete sie im Mai 1882. Den genannten Herren gebührt mein Dank.

I. Der Tarsus der Vögel.

Historischer Überblick.

Ich halte es für überflüssig, die älteren Ansichten über den Tarsus der Vögel hier anzugeben. Dieselben sind ausführlich besprochen in Meckel's System der vergleichenden Anatomie[2]. Der erste wohl, welcher den Gedanken aussprach, dass das distale Ende der Tibia der Vögel einem Theile des Tarsus entsprechen dürfte, war W. Kitchen Parker, jener für die Morphologie des Skeletes der Wirbelthiere so verdienstvolle Forscher. In seiner Osteologie von Balaeniceps rex[3] sagt er: »The inferior, or distal end of the tibia

[2] J. F. Meckel, System der vergleichenden Anatomie. 2. Theil. 2. Abth. pag. 134—145. Halle 1825.

[3] W. Kitchen Parker, On the Osteology of Balaeniceps rex (Gould). Transact. Zool. Soc. London. Vol. IV. 1862. pag. 343.

is developed from a distinct osseous centre in young birds, which piece forms all the articular part, and send supwards a wedge-shaped process in front — the seat of the ossification which makes the large, wide, oblique tendon — bridge. Below this bridge the bone is deeply scooped, and the concavity between the condyloid margins of the trochlea is very considerable. Query — Is this lower articular portion of the tibia an epiphysis of the tibia itself, or is it the homologue of the mammalian astragalus?« Dies wurde am 26. Juni 1860 von Parker in der zoologischen Gesellschaft in London ausgesprochen.

Gegenbaur's großes Verdienst ist es, die Verhältnisse am Vogeltarsus richtig erwiesen zu haben. Gegenbaur hat zwei diesbezügliche Arbeiten geliefert: 1) Vergleichend- anatomische Bemerkungen über das Fußskelet der Vögel[4]; 2) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. I. Heft. Carpus und Tarsus[5]. In diesen beiden Arbeiten kommt er zu den Resultaten, welche ich nun kurz angeben will. Er findet, »dass der Tarso-Metatarsalknochen der Vögel nicht aus den verschmolzenen drei Metatarsalknochen und dem gesammten Tarsus besteht, sondern dass nur ein Theil des Tarsus in den »Laufknochen« eingeht, indess ein anderer, der dem Calcaneus und Astragalus entspricht, sich mit der Tibia verbindet«. (4 pag. 463.) Diese Deutung ist die allein richtige und auch allgemein angenommene, wenn wir Richard Owen ausnehmen, welcher sich noch im Jahre 1875[6] nicht entschließen kann, seine alte Anschauung, das mit dem distalen Ende der Tibia verwachsende Stück sei eine Epiphyse, aufzugeben. Ob Owen diese Anschauung auch heute noch festhält, konnte ich nicht ermitteln. Die nun folgenden Arbeiten bestätigen im Wesentlichen Gegenbaur's Untersuchungsresultate, ergänzen Verschiedenes, liefern zum Theil Neues.

Die erste den klassischen Untersuchungen Gegenbaur's folgende Arbeit stammt von E. S. Morse[7]: On the Tarsus and Carpus of Birds. Morse hat folgende Embryonen untersucht:

---

[4] C. Gegenbaur, Vergleichend-anatomische Bemerkungen über das Fußskelet der Vögel. Arch. f. Anat., Phys. u. wissensch. Med. Jahrg. 1863. pag. 450—472.

[5] C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. I. Heft. Carpus und Tarsus. 1864. pag. 93—111.

[6] R. Owen, Monographs on the Brit. Foss. Rept. of the Mesoz. Form. Part II. London 1875. pag. 80 ff.

[7] E. S. Morse, On the Tarsus and Carpus of Birds. Annals Lyc. Nat. Hist. of New York. Vol. X. 1874. pag. 141—157. Read 29. I. 1872.

Cotyle riparia,	Sialia sialis,
Hirundo lunifrons,	Spizella socialis,
Tyrannus Carolinensis,	Dendraera aestiva,
Quiscalus versicolor,	Turdus fuscescens,
Molothrus pecoris,	Tringoides macularius.

In allen untersuchten Embryonen findet Morse drei Stücke, welche den Tarsus bilden; diese Stücke sind von einander getrennt. Zwei der Stücke gehören der proximalen Tarsusreihe an, das eine entspricht der Tibia (Astragalus), das andere der Fibula (Calcaneus). Das dritte Stück gehört der distalen Reihe an. Das Stück, welches der Tibia entspricht, nennt Morse nach Gegenbaur's Bezeichnungsweise Tibiale, das der Fibula entsprechende Fibulare. Das dritte Stück bezeichnet Morse mit »Centrale«. Im Allgemeinen ist das Tibiale am stärksten, das Fibulare vereinigt sich sehr früh mit dem Tibiale. In allen untersuchten Embryonen verschmelzen beide, ehe sie sich mit der Tibia verbinden, mit Ausnahme von Tyrannus Carolinensis, wo Tibiale und Fibulare einzeln mit der Tibia verwachsen. Am Reiher findet Morse, dass ein vom Astragalus ausgehender und aufsteigender Fortsatz mit Gegenbaur's Intermedium homolog ist. Dies sind in kurzen Worten die Resultate von Morse.

Nun ist eine Arbeit von Alexander Rosenberg zu nennen: »Über die Entwicklung des Extremitätenskeletes bei einigen durch Reduktion ihrer Gliedmaßen charakterisirten Wirbelthieren«[8]. Rosenberg bestätigt im Allgemeinen die Angaben Gegenbaur's. Er findet, dass die Metatarsalien sich eher mit der zweiten Tarsusreihe, dem Homologon von Tars.$_{1-5}$ der Reptilien, vereinigt, wie die erste Tarsusreihe mit der Tibia. Gegenbaur hatte das umgekehrte Verhältnis angegeben. Das Metat.$_1$ ist in frühen Stadien proximal nicht vollständig ausgebildet und nicht in Kontinuität mit dem Abschnitt des Tars.$_{1-5}$, welcher Tars.$_1$ repräsentirt. Rosenberg findet ein Metat.$_5$, welches transitorisch zur Entwicklung kommt, und sich topographisch, wie morphologisch wie das Metat.$_5$ bei manchen Reptilien verhält. Es verschwindet im Laufe der Entwicklung wieder.

Die neueste, den Tarsus der Vögel betreffende Arbeit stammt von Morse: On the Identity of the Ascending Process of the Astra-

---

[8] Al. Rosenberg, Über die Entwicklung des Extremitäten-Skeletes bei einigen durch die Reduktion ihrer Gliedmaßen charakterisirten Wirbelthieren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 23. 1873. pag. 116—169.

galus in Birds with the Intermedium[9]. Morse hat frühe Stadien folgender Embryonen untersucht:

Sterna hirundo,	Lomvia troile,
Procella pelagica,	Larus argentatus,
Somateria molissima,	Utamania torda,
Uria grylle,	Larus dominicanus,

Aptenodytes Pennati.

Morse theilt folgende Resultate mit: Das »Intermedium« ist bei den Vögeln im embryonalen Zustand als gesondertes Stück vorhanden. Anfangs liegt es zwischen Tibiale und Fibulare und in einer Linie mit diesen. Wenn Tibiale und Fibulare verschmelzen, ist das Intermedium nach außen und oben gekrümmt. Zugleich verbreitert sich die Tibia an ihrem distalen Ende, so dass sie an dieser Stelle denselben Durchmesser erreicht, wie die erste Tarsusreihe. Das Intermedium füllt nun eine Grube an der vorderen Seite der Tibia aus. Das Intermedium verbindet sich mit dem verschmolzenen Tibiale und Fibulare zuletzt. Es ist bei Embryonen verschiedener Vögel in seiner Form verschieden. Bei jungen Vögeln gewisser Arten liegt es als aufsteigender Sporn in der Grube an dem unteren und vorderen Theil der Tibia. Bei erwachsenen Vögeln verschwindet es. Die knöcherne Brücke, welche über die genannte Grube geht, hat keine Beziehungen zum Intermedium.

Eigene Untersuchungen.

Untersuchtes Material.

Meine Untersuchungen wurden hauptsächlich an Embryonen vom Huhn gemacht. Mit Hilfe der Brutmaschine war es leicht möglich, eine fortlaufende Reihe von Stadien zu erhalten. Stadien vom 5. bis 10. Bruttag wurden untersucht. Die sich folgenden Stadien liegen vom 5. bis 8. Tag 12 Stunden, von da an 24 Stunden in der Entwicklung aus einander. Ferner konnte ich Embryonen sehr früher Stadien von Ente, Amsel, Sperling untersuchen. Auch Taubenembryonen standen mir zur Verfügung.

Untersuchungsmethode.

Die Embryonen wurden, nachdem sie mit einer verdünnten Koch-

[9] E. S. Morse, On the Identity of the Ascending Process of the Astragalus in Birds with the Intermedium. Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1880.

salzlösung abgespült waren, in $^1/_3$%iger Chromsäure, welche später durch $^1/_2$%ige ersetzt wurde, je nach ihrem Alter 3—8 Tage gehärtet, hierauf in Wasser, das öfters gewechselt wurde, ausgewaschen. Die Auswaschung dauerte 2—5 Tage. Nun wurden die Embryonen zuerst in 36°, dann in 90°, zuletzt in absoluten Alkohol gebracht und längere Zeit in letzterem gelassen. Embryonen bis zum siebenten Bruttag wurden in Karmin in toto gefärbt. Die Extremitäten wurden in Seife eingebettet und dann in feine Schnitte zerlegt. Das Recept der Seife, welches ich im zoologischen Institut in Leipzig kennen lernte, ist: 55 g möglichst reine Kernseife, 245 g 90° Alkohol, 10 g Wasser. Dieses Gemenge wird einige Mal stärker erwärmt, bis eine kompakte Masse entsteht. Die Seife ist schön durchsichtig, so dass es leicht ist, die Objekte in jeder gewünschten Lage einzubetten. Es wurden Längs-, Sagittal- und Querschnitte hergestellt, und zwar nur Schnittserien. Schnitt für Schnitt wurde mit dem Zeichenprisma aufgenommen. Die besten Dienste leistete das Mikrotom von Jung in Heidelberg. Vom 8. Bruttage an wurden die einzelnen Schnitte entweder mit Karmin oder Hämatoxylin gefärbt. Namentlich das Hämatoxylin lieferte schöne Bilder.

Es handelte sich vor Allem darum, möglichst frühe embryonale Stadien zu untersuchen, wo die erste Verknorpelung auftritt, um sehen zu können, ob Tibiale und Fibulare wirklich getrennt auftreten, und wie es sich mit dem aufsteigenden Fortsatz verhält. Wenn wir Stadien untersuchen, welche etwa solchen vom Huhn am fünften Bruttage entsprechen, so sehen wir Folgendes: Der ganze Fuß besteht noch aus einer gleichförmigen Blastemmasse, nur ein etwas stärker gefärbter Streif durchzieht in der Längsrichtung den Fuß, er reicht jedoch nicht bis zum distalen Ende des Stummels; dies ist die erste Andeutung der Skeletanlage. Die Zellen dieses Streifes lassen sich von den umliegenden nicht unterscheiden. Bei Embryonen, welche einem Hühnchen vom sechsten Bruttage entsprechen, sind die Hauptabschnitte des Fußes in Differenzirung begriffen. Femur, Tibia und Fibula sind schon deutlich knorpelig angelegt, und zwar jedes für sich, nicht in gegenseitigem Zusammenhang. Auf Tibia und Fibula folgt eine Gewebsmasse, welche vom umgebenden Gewebe durch etwas stärkere Färbung abgegrenzt erscheint. In dem der Fibula entsprechenden Theil finden wir eine stark tingirte, deutlich abgegrenzte Knorpelmasse von längsovaler Gestalt; dieses Stück stellt das Fibulare vor: es fällt genau in die Verlängerung der Fibula. Hierauf folgt eine undeutlich abgegrenzte querovale Masse von Zellen, von

derselben Beschaffenheit wie die des Fibulare. Diese Zellmasse stellt die zweite Tarsusreihe dar. Von den Metatarsalien sind entwickelt Met.$_2$, Met.$_3$, Met.$_4$, Met.$_5$. Von Met.$_1$ ist noch nichts wahrzunehmen. Die Metatarsalien divergiren bedeutend, und gehen distal in das umgebende Blastem über. Die Formverhältnisse der einzelnen Theile sind aus den Fig. 1—6 der Schnittserie ersichtlich. Von einem Intermedium konnte ich nichts finden. Wenn wir mit diesen Ergebnissen die Angaben Gegenbaur's vergleichen, stoßen wir auf einige Unterschiede. Nach Gegenbaur (5 pag. 95) geht schon am fünften Tage die Sonderung der Extremitätentheile vor sich; ich habe am fünften Bruttage immer nur gleichartiges Gewebe vorgefunden. Dieser Unterschied ist jedoch von sekundärer Bedeutung, da Embryonen derselben Brutdauer oft sehr verschieden in ihrer Entwicklung fortgeschritten sind. Schon Gegenbaur hat im Tarsus eine scharf abgegrenzte aus Knorpelzellen bestehende Stelle gefunden, welche nach außen zu liegt; ich halte dieses Knorpelstück für das Fibulare; hierin würden also Gegenbaur's Angaben mit meinen Ergebnissen stimmen. Gegenbaur konnte in diesem Stadium noch keine Trennung der ersten und zweiten Tarsusreihe finden: ich fand diese immer angedeutet, wenn auch öfters sehr undeutlich: am klarsten war noch die Trennung am fibularen Abschnitt bemerkbar. Die Gewebsmasse, aus welcher die erste und zweite Tarsusreihe hervorgeht, zeigt folgende Verhältnisse. Sie ist von Tibia und Fibula ziemlich deutlich, von den Metatarsalien weniger deutlich abgegrenzt; sie ist, wie schon bemerkt, dunkler gefärbt, wie das umgebende Blastem. In dieser Masse selbst ist das Fibulare und die zweite Tarsusreihe wieder dunkler gefärbt, wie der dem Tibiale entsprechende Theil. In diesem Theile können wir jedoch eine Zunahme der Färbung gegen die Peripherie hin bemerken. Man kann daher wohl sagen, dass Fibulare, Tibiale und die zweite Tarsusreihe aus getrennten Centren verknorpeln. Die Verknorpelung des Fibulare beginnt zuerst, hierauf folgt die zweite Tarsusreihe, zuletzt das Tibiale. In Betreff der Metatarsalien kann ich Gegebaur's Angaben bestätigen. Met.$_5$ ist Gegenbaur entgangen; meine Untersuchungen bestätigen die Angaben Rosenberg's über dasselbe. Ich komme nun zur Besprechung des Intermedium, welches nach Morse isolirt zwischen Tibiale und Fibulare entstehen soll. Ich habe etwa 20 Embryonen von Huhn, Ente, Sperling, Amsel in den Stadien, wo die erste Differenzirung der Skelettheile beginnt, in Schnitte zerlegt, ich konnte nichts Derartiges entdecken. Leider war es mir nicht

vergönnt, dieselben Objekte, welche Morse zur Verfügung standen, zu erhalten und einer Untersuchung zu unterwerfen. Einen direkten Beweis für die falsche Beobachtung von Morse besitze ich demnach nicht. Trotzdem ist es mir vielleicht gestattet, einige Worte über diesen Punkt zu reden. Zuerst muss ich die Frage aufwerfen, wie hat Morse untersucht? Hat er Schnitte gemacht oder nicht? Morse selbst giebt seine Untersuchungsmethode nicht an. Aus seinen Angaben scheint mir jedoch hervorzugehen, und auch Rosenberg[8] hat hierauf schon aufmerksam gemacht, dass Morse nicht mit Hilfe der Schnittmethode, sondern das betreffende ganze Objekt unter Druck untersucht hat. Es macht mir den Eindruck, als hätte Morse, nachdem er den Embryo aus dem Ei genommen und die Extremitäten abgeschnitten hatte, die Extremität direkt unter das Mikroskop gebracht. Er schreibt: »As all these studies were made from living specimens, more dependence can be placed upon the results obtained, than if they had been drawn from alcoholic specimens, in which the tissues are opaque.« Wenn die Gewebe von in Alkohol gehärteten Embryonen auch »opaque« sind, kann man dennoch die Formverhältnisse der Skelettheile mit Hilfe der Schnittmethode aufs genaueste erkennen; dass Morse unter Druck untersucht hat, dürfte aus pag. 157 derselben Arbeit mit Recht geschlossen werden[7]; er schreibt dort bei Erklärung von Fig. 48 Tyrannus Carolinensis: »An other specimen under pressure« und zu derselben Figur bemerkt er pag. 147: »As I found it (nämlich ein drittes Carpale) in no other specimen, it may have been the result of accidental pressure in examination.« Einen weiteren Beweis für die Druckmethode von Morse liefern mir die Fig. 2 auf Taf. IV seiner ersten Arbeit, und die Fig. 8 auf Taf. I seiner zweiten Arbeit[9]. Dort kreuzen sich Tibia und Fibula in der Mitte etwa unter einem Winkel von 20°; kann diese unnatürliche Lage durch etwas Anderes, als durch Druck hervorgebracht sein? Mit Hilfe dieser Methode war allerdings ein Getrenntsein von Tibiale und Fibulare leicht zu konstatiren. Sehr wunderbar ist es, dass Morse, welcher diese detaillirten Verhältnisse konstatiren konnte, das Met. 5 übersehen hat, welches wohl allgemein bei Vogelembryonen vorhanden sein wird, wenigstens fand ich

---

8 Al. Rosenberg, Über die Entwicklung des Extremitäten-Skeletes. pag. 168.

7 E. S. Morse, On the Tarsus and Carpus of Birds. pag. 144.

9 E. S. Morse, On the Identity of the Ascending Process of the Astragalus.

es bei allen von mir untersuchten Embryonen, auch beim Sperling, welchem es nach ROSENBERG[8] nicht zukommen soll; und MORSE hat doch Embryonen untersucht von Vögeln, bei welchen dieses Met.$_5$ höchst wahrscheinlich in ziemlicher Ausdehnung vorhanden sein wird, wie ROSENBERG pag. 155 erwähnt. Wie MORSE dazu kam, die zweite Tarsusreihe als »Centrale« zu betrachten, ist mir unverständlich geblieben, eine Motivirung dieser Bezeichnung hätte man erwarten können. Ich verstehe nicht, wie bei den Vögeln auf einmal wieder ein Centrale auftreten soll, welches schon bei den Crocodilinen, deren Tarsus dem der Vögel nicht gar zu fern steht, nicht mehr isolirt vorhanden ist. Dasselbe gilt auch für das Intermedium. Ich halte es darum von vorn herein verfehlt, im embryonalen Tarsus der Vögel nach einem Intermedium zu suchen. Für was dieser aufsteigende Fortsatz zu halten ist, werde ich aus einander setzen, wenn ich seine Entstehung und sein Wachsthum bei den Vögeln und sein Verhalten bei den Dinosauriern beschrieben habe.

Fassen wir nun die Formverhältnisse des Vogelfußes am sechsten Bruttag zusammen. Die Tibia ist verhältnismäßig sehr kurz, von gedrungener Gestalt, die Fibula schwächer wie die Tibia, und von gleicher Länge, ihr distales Ende ist eben so breit wie ihr proximales. Zwischen beiden liegt ein Raum, welcher beinahe eben so breit ist wie die Tibia. Das Fibulare wird selbständig angelegt, von gleicher Breite wie die Fibula, zuweilen sogar etwas breiter, von längsovaler Form. Das Tibiale differenzirt sich später, wie das Fibulare und zwar beginnt die Verknorpelung an seinen äußeren Abschnitten. Die zweite Tarsusreihe bildet eine gesonderte querovale Masse und stellt Tars.$_{1-5}$ vor. An sie schließt sich namentlich Met.$_3$ an; Met.$_4$ und Met.$_5$ sind deutlicher als Met.$_3$, Met.$_2$ undeutlich, Met.$_1$ noch gar nicht entwickelt.

Während des siebenten Bruttages (Fig. 7—11) verändern sich die Verhältnisse wenig. Die knorpelige Struktur der einzelnen Theile tritt deutlicher hervor. Das Tibiale entwickelt sich mehr und mehr und wächst gegen das Fibulare hin. Die ersten Spuren des aufsteigenden Fortsatzes fand ich in diesen Stadien. Diese Verhältnisse sind ziemlich schwer zu erkennen, am deutlichsten lassen sie sich an sehr feinen Quer- und Sagittalschnitten studiren, während an Längsschnitten wenig zu sehen ist. Betrachten wir einen Quer-

---

[8] AL. ROSENBERG, Über die Entwicklung des Extremitäten-Skeletes. pag. 155—156.

schnitt durch den unteren Theil des Tibiale und Fibulare. Wir haben eine dunkler gefärbte ziemlich deutlich abgegrenzte ovale Zellmasse vor uns. In der einen Hälfte liegt etwas excentrisch eine Gruppe von Zellen, welche durch Karmin stark roth gefärbt sind, so dass diese Zellgruppe vollkommen isolirt erscheint. Dies ist das Verknorpelungscentrum des Fibulare: die andere Hälfte, welche dem Tibiale entspricht, ist beinahe ganz gleichmäßig tingirt, nur nach außen zu finden wir dunkler gefärbte Zellen. Von einer stärker gefärbten Stelle zwischen Fibulare und Tibiale ist nichts zu sehen. Beim nächsten höher gelegenen Schnitt, welcher Tibiale und Fibulare etwa in der Mitte durchschneidet, sind dieselben Verhältnisse zu sehen. Bei dem nun folgenden Schnitt sieht man, wie sich die etwas stärker tingirten Zellen des Tibiale gegen das Fibulare vorschieben, die letzten Zellen dieser Art liegen vorn zwischen dem eigentlichen Körper des Tibiale und dem Fibulare; diese äußersten Zellen bilden den aufsteigenden Fortsatz. Beim vierten Schnitt ist der aufsteigende Fortsatz schon zu unterscheiden, er liegt vorn zwischen Tibiale und Fibulare. Der fünfte Schnitt, welcher schon das distale Ende der Tibia und Fibula trifft, zeigt den aufsteigenden Fortsatz ziemlich isolirt zwischen Tibia und Fibula vorn gelegen: natürlich hängt er mit dem Tibiale vollkommen zusammen. Beim nächsten Schnitt ist von dem Fortsatz nichts mehr zu sehen. Sicher ist es, dass diese Zellen des aufsteigenden Fortsatzes nicht mit dem Verknorpelungscentrum des Fibulare zusammenhängen. Sie gehen von der inneren frontalen Seite des noch wenig charakterisirten Tibiale aus und entstehen nicht selbständig. Sagittalschnitte bestärken mich in dieser Anschauung. Der Vorgang der Bildung des aufsteigenden Fortsatzes war bei Huhn, Ente, Sperling, Amsel genau derselbe.

Gegen den achten Bruttag (Fig. 12—16) sind Tibia und Fibula etwas schlanker geworden. Fibulare und Tibiale sind deutlich erkennbar und jedes selbständig als Knorpel differenzirt, zeigen aber deutlich das Bestreben zu verschmelzen. Besonders deutlich knorplig differenzirt ist das Tibiale in seinen äußeren Theilen; gegen das Fibulare hin geht es allmählich in die ursprünglichen embryonalen Zellen über. Das Fibulare ist vollkommen abgegrenzt, und liegt nicht mehr ganz in einer Linie mit der Fibula, sondern ist etwas gegen das Tibiale hin verschoben. Die zweite Tarsusreihe ist deutlicher geworden. Es ist immer noch Met.$_3$, welches sich hauptsächlich daran anschließt, doch auch Met.$_2$ und Met.$_4$ legen sich zum Theil daran an. Met.$_1$ beginnt sich zu differenziren, es ist

jedoch proximal unvollständig. Met.$_5$ ist mehr kugelförmig geworden und etwas näher an Met.$_4$ und die zweite Tarsusreihe herangerückt. Der Zellenstrang des aufsteigenden Fortsatzes hat sich noch etwas nach oben erstreckt und man sieht nun deutlich, dass dieser Fortsatz vorn vom Tibiale ausgeht und zwar von dem Theil, welcher gegen das Fibulare gelegen ist.

Zwischen dem achten und neunten Bruttage beginnt die Verschmelzung von Tibiale und Fibulare, beide bilden nun eine zusammenhängende Knorpelmasse. Die Gestalt des Fibulare ist übrigens noch ziemlich lange nachher erkennbar. Die Tibia verlängert sich und wird schlanker, die Fibula bleibt in ihrem Wachsthum hinter der Tibia zurück und ist distal verkürzt, sie hängt jedoch mit dem das Fibulare repräsentirenden Theil der ersten Tarsusreihe durch einen Bindegewebsstrang zusammen. Die Tibia verbreitert sich distal, indem sie einen Vorsprung gegen das Fibulare hin schickt, so dass das Fibulare nun etwa zur Hälfte unter die Tibia zu liegen kommt. Allmählich kommt das Fibulare ganz unter die Tibia zu liegen; aber auch dann noch hängt die Fibula mit demselben durch den genannten Bindegewebsstrang in Zusammenhang. Dieser Zusammenhang existirt auch noch beim erwachsenen Huhn, wo die Fibula ganz rudimentär geworden ist, wie schon Bruch gezeigt hat. Der aufsteigende Fortsatz (Fig. 17—23) beginnt, nachdem Tibiale und Fibulare verschmolzen sind, stark zu wachsen. Anfangs liegt er vorn an der äußeren Seite der Tibia, welche der Fibula zugekehrt ist, später aber, wenn sich die Tibia distal verbreitert und das Fibulare unter sie zu liegen kommt, wird er mehr nach der inneren Seite der Tibia gerückt, zuletzt kommt er in die Vertiefung zu liegen, welche sich vorn am distalen Ende der Tibia befindet. Er nimmt dabei sehr an Länge zu und ist nach oben spitz auslaufend. Die Figuren 30—33, 49 zeigen die Lage des aufsteigenden Fortsatzes in den verschiedenen Stadien. Zuletzt verwächst der Fortsatz mit der Tibia und zwar schon ehe der Vogel das Ei verlässt. Mit der knöchernen Brücke, welche sich später über die Grube am distalen Ende der Tibia legt und unter welcher die Sehnen des Extensor communis weggehen, steht der Fortsatz, wie Morse richtig angegeben hat, in keiner Beziehung. Die zweite Tarsusreihe breitet sich lateral mehr und mehr aus, so dass nun auch Met.$_2$ und Met.$_4$ meistens mit ihr in Verbindung treten. Bei verschiedenen Vogelarten ist die zweite Tarsusplatte verschieden gestaltet. Die Figuren 25, 26, 24, 27—29 zeigen die Verhältnisse bei Huhn, Ente, Taube,

Amsel. Beim Huhn und bei der Ente verschmälert sich die Platte lateral, in der Mitte ist sie am stärksten. Bei der Taube ist die Platte mächtig entwickelt, Met.$_2$ und Met.$_4$ sind vollständig mit ihr in Verbindung, die Platte ist in ihrer ganzen Ausdehnung ziemlich gleich hoch. Bei der Amsel ist die Platte sehr breit, auch an den Stellen, wo sich Met.$_2$ und Met.$_4$ anschließen, in der Mitte jedoch am breitesten. In Betreff des Verschmelzens der ersten und zweiten Tarsusreihe mit Tibia und den Metatarsalien muss ich Rosenberg beistimmen; ich fand, dass sich die Tibia später mit der ersten Tarsusreihe verband, wie die Metatarsalien mit der zweiten. Es sind wenigstens zwischen Tibia und der ersten Tarsusreihe noch sehr spät im Innern Trennungsräume vorhanden. Was das Verhalten der Metatarsalien im weiteren Verlauf der Entwicklung betrifft, so kann ich Gegenbaur's ausführliche Angaben hierüber bestätigen. Ich habe nur die weitere Entwicklung des Met.$_5$ noch zu besprechen. Am deutlichsten entwickelt fand ich es bei der Amsel. Hier bestand es noch, nachdem die Metatarsalien mit der zweiten Tarsusreihe schon zu verwachsen begannen. Es war mit der zweiten Tarsusreihe verbunden. Es bildete einen ziemlich stark und lang entwickelten Griffel (Fig. 29). Wie Rosenberg beobachtet hat, schwindet das Met.$_5$ in späteren Stadien. Auch über das erste Metatarsale möchte ich noch Einiges bemerken. Es hing nie mit der zweiten Tarsusreihe zusammen. Am vollständigsten sah ich es beim Sperling, wo es ziemlich nahe, in den ersten Stadien, an die zweite Tarsusreihe herantritt. Die weiteren äußeren Veränderungen am Vogeltarsus sind morphologisch von ganz sekundärer Bedeutung und ich vernachlässige sie hier.

Zusammenfassung.

Fig. 1—33.

Der Tarsus der Vögel besteht ursprünglich aus drei Stücken. Zwei, welche sich zeitlich verschieden entwickeln, Fibulare vor dem Tibiale, liegen in der ersten Reihe. Ein Stück, welches Tars.$_{1-5}$ repräsentirt, liegt in der zweiten Reihe. Vom Tibiale geht ein Fortsatz nach oben, welcher, nachdem Tibiale und Fibulare verschmolzen sind, rasch zu wachsen beginnt. Zuerst liegt er vorn und gegen die Fibula zu, an der Tibia, später wird er in die Vertiefung am distalen Ende der Tibia verschoben; endlich verwächst er mit der Tibia. Das Fibulare liegt zuerst in einer Linie mit der Fibula, rückt aber allmählich ganz unter die Tibia, oder vielmehr die Tibia wächst über

das Fibulare. Nachdem sich Tibiale und Fibulare vereinigt, verwachsen sie mit der Tibia. Die aus einem Knorpelstück bestehende zweite Tarsusreihe verschmilzt mit Met.$_{2-4}$. Ursprünglich sind fünf Metatarsalien entwickelt; Met.$_1$ ist proximal unvollständig; Met.$_5$ ist rudimentär und geht im Laufe der Entwicklung verloren. Met.$_{2-4}$ verschmelzen später mit einander. Tibia und Fibula zuerst sehr kurz und gedrungen erscheinend, sind Anfangs gleich lang. Später wird die Tibia schlanker, die Fibula bleibt im Wachsthum hinter der Tibia zurück und wird zu einem Griffel.

II. Der Tarsus der Dinosaurier.

Ich halte es für zweckmäßiger die einzelnen Angaben über den Tarsus der Dinosaurier nicht nach chronologischer Folge der Arbeiten zu geben, sondern systematisch vorzugehen. Mir sind drei Systeme der Dinosaurier bekannt. Zwei ältere von Cope[10] und Huxley[11] und ein ganz neues von Marsh[12].

Ich führe diese drei Systeme kurz an.

1) System von Cope.

Cope theilt die Dinosaurier in die folgenden Gruppen; die Dinosaurier der Trias zieht er außer Betracht.

I. Orthopoda Cope. Therosauria Haeckel.

Proximale Tarsusstücke unter einander und von der Tibia getrennt, mit Tibia und der terminalen Fläche der wohl entwickelten Fibula artikulirend. Ilium mit einer massiven verschmälerten, vorderen Verlängerung.

1) Hadrosauridae.

Zähne in einzelnen Reihen, eine vertikale Pflasterung (pavement) bildend, drei? Metatarsalien.

Hadrosaurus Leidy.

---

[10] E. D. Cope, Synopsis of the extinct Batrachia, Rept. and Aves of North America. Transact. Americ. Philosoph. Soc. Read Sept. 18, 1868 and April 2, 1869. pag. 86—122. J.

[11] T. H. Huxley, On the Classification of the Dinosauria, with observations on the Dinosauria of the Trias. Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. XXVI. 1870. pag. 32—51.

[12] O. C. Marsh, Classification of the Dinosauria. Americ. Journal of Science. Vol. XXIII. January 1882. pag. 81—86.

2) Iguanodontidae.

Zähne in einer einzigen Reihe, scharf; drei zehentragende Metatarsalien.

Iguanodon Buckl. Hylaeosaurus Mant.? Palaeoscincus Leidy.

3) Scelidosauridae.

Zähne in einer einzigen Reihe, scharf; vier zehentragende Metatarsalien.

Scelidosaurus Owen. Stenopelix v. Meyer (? Zähne).

II. Goniopoda Cope, Harpagmosauria Haeckel.

Proximale Tarsusstücke von der Tibia getrennt; letztere eng umschlossen von dem sehr vergrößerten Astragalus, an ihren unteren und vorderen Flächen eine unbewegliche Artikulation bildend. Astragalus unten mit einem deutlichen vorderen artikulirenden Condylus, oben mit der Fibula in Kontakt, welche namentlich distal sehr reducirt ist. Vorderer Theil des Ilium verbreitert und glatt.

Laelaps Cope;
Poikilopleuron Deslongchamps;
Megalosaurus Buckland*;
Coelosaurus Leidy;
vielleicht, Bathygnathus Leidy;
Aublysodon Leidy.

Cope vergleicht diese Gruppe in Bezug auf die hintere Extremität mit einem Hühnerembryo vom etwa neunten Bruttag.

III. Symphypoda Cope.

Die Stücke der ersten Tarsusreihe unter einander und mit der Tibia verschmolzen. Fibula distal sehr reducirt. Vorderer Theil des Ilium verbreitert und glatt.

Ornithotarsus Cope.
Compsognathus Wagner.

2) System von Huxley.

Huxley theilt die Dinosaurier in folgende Gruppen ein:

I. Megalosauridae.

Teratosaurus, Palaeosaurus, Megalosaurus, Poikilopleuron, Laelaps vielleicht Euskelosaurus.

---

* Nach J. W. Hulke ist Poikilopleuron und Megalosaurus identisch. Cf. Note on Poikilopleuron Buckl. of Eudes Deslongchamps (père), identifying it with Megalosaurus Bucklandi. Quart. Journ. Geol. Soc. London. Vol. XXXV. 1879. pag. 233—238.

II. Scelidosauridae.

Thecodontosaurus, Hylaeosaurus, Polacanthus?, Acanthopholis, Scelidosaurus.

III. Iguanodontidae.

Cetiosaurus, Iguanodon, Hypsilophodon, Hadrosaurus, Stenopelyx wahrscheinlich.

Compsognathus bringt HUXLEY in eine besondere den drei genannten Gruppen gegenüber stehende Abtheilung: die Compsognatha. Er stellt hierauf die Ordnung der Ornithosceliden auf, welche aus den zwei Gruppen der Dinosaurier und Compsognathen besteht. Die Dinosaurier umfassen die Megalosauridae, Scelidosauridae und Iguanodontidae. Bei ihnen sind die Halswirbel verhältnismäßig kurz, der Femur eben so lang oder länger als die Tibia. Bei den Compsognatha sind die Halswirbel verhältnismäßig kurz und der Femur kürzer als die Tibia.

3) System von MARSH.

MARSH, welcher augenblicklich wohl der beste Kenner der Dinosaurier ist, und welcher nicht nur mit den amerikanischen, sondern auch mit den europäischen Dinosauriern vertraut ist, betrachtet die Dinosaurier als eine Unterklasse der Reptilien, und charakterisirt sie folgendermaßen (12 pag. 83):

»Praemaxillaria getrennt; obere und untere Schläfenbogen; die Äste des Unterkiefers vorn nur durch Knorpel verbunden; Palatinum ohne Zähne; die Neuralbogen der Wirbel durch Nähte mit den Wirbelcentren verbunden; Halswirbel zahlreich; Sacralwirbel verschmolzen. Halsrippen mit den Wirbeln durch Nähte verbunden oder verwachsen; Rippen des Thorax mit doppeltem Kopf. Beckenknochen von einander getrennt, eben so vom Sacrum; Ilium vorn am Acetabulum verlängert; Acetabulum zum Theil vom Schambein gebildet; die Sitzbeine treffen distal in der Mittellinie zusammen. Vordere und hintere Extremitäten vorhanden, die letzteren zum Gehen eingerichtet und stärker als die vorderen; Femurkopf mit zwei Condylen unter rechtem Winkel; Tibia mit procnemialem Kamm; Fibula vollständig. Die erste Tarsusreihe nur aus Astragalus und Calcaneus bestehend, welche zusammen den oberen Theil des Fußgelenks bilden.«

Ich führe die mir bekannten Angaben über den Tarsus der Dinosaurier nach dem System von MARSH an, da es das vollständigste ist, obgleich COPE's System auch sehr geeignet wäre, da es besonders auf die Verhältnisse der hinteren Extremität begründet ist. MARSH theilt die Dinosaurier in folgende Ordnungen:

I. Sauropoda (Fuß eidechsenartig).

Pflanzenfresser.

»Fuß plantigrad, hufförmig? (ungulate); fünf Finger in Hand und Fuß; zweite Carpus- und Tarsusreihe unverknöchert. Schambeine nach vorn ragend und distal durch Knorpel verbunden; kein »Postpubis«. Vordere Schwanzwirbel hohl. Vordere und hintere Extremitäten nahezu gleich; Extremitätenknochen solid. Brustbein paarig. Praemaxillaria mit Zähnen.«

1. Familie. Atlantosauridae.

Vordere Wirbel opistocoel. Sitzbeine nach unten gerichtet, die Enden berühren sich median.

Genera Atlantosaurus, Apatosaurus, Brontosaurus, Diplodorus, ? Camarasaurus (Amphicoelias), ? Dystrophaeus.

Diese Dinosaurier, mit welchen uns Marsh[13] [14] [15] bekannt gemacht hat, gehören zu den größten bis jetzt bekannten Reptilien. So erreichte Apastosaurus[13] nach Marsh eine Länge von etwa 50 Fuß, dieselbe Länge soll Diplodous[14] besitzen. Atlantosaurus[13] hält Marsh für das größte bis jetzt bekannte Landthier. Von eben solcher enormen Größe soll Brontosaurus[15] [15a] gewesen sein. Der Fuß war nach Marsh ganz ähnlich gestaltet wie bei Morosaurus, welchen ich gleich schildern werde. Wir hätten demnach in der ersten Tarsusreihe Astragalus und Calcaneus getrennt von Tibia und Fibula und in der zweiten Reihe wahrscheinlich auch zwei Knochenstücke, welche die robusten Metatarsalien trügen.

2. Familie Morosauridae.

Vordere Wirbel opistocoel, Sitzbeine nach hinten gerichtet, ihre Seiten begegnen sich in der Medianlinie.

Genus Morosaurus.

Europäische Formen dieser ganzen Ordnung: Bothryospondylus, Cetiosaurus, Chondrosteosaurus, Eucamerotus, Ornithopsis, Pelorosaurus.

---

[13] O. C. Marsh, Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. Part II. Amer. Journ. of Sc. and Arts. Vol. XVII. Jan. 1879. pag. 86—92.

[14] O. C. Marsh, Part I. ibid. Vol. XVI. Nov. 1878. pag. 411—416.

[15] O. C. Marsh, Notice of New Jurassic Reptiles. American Journ. of Sc. and Arts. Vol. XVIII. Dec. 1879. pag. 503—504.

[15a] O. C. Marsh, Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. Part V. Amer. Journ. of Science, Vol. XXI. May, 1881. pag. 417—421.

Mit Morosaurus hat uns MARSH[14] bekannt gemacht. Das Thier war etwa 40 Fuß lang. Die Tibia ist kürzer als der Femur, das distale Ende der Tibia zeigt, dass der Astragalus von der Tibia getrennt war. Die Fibula ist stark, ihre beiden Enden beinahe gleich, und ihr distales Ende trägt den Calcaneus. In der zweiten Tarsusreihe liegen zwei kurze Knochenstücke. Met. $_1$ ist bei Weitem das größte. Fig. 34, eine Kopie nach MARSH, zeigt die Formverhältnisse des Fußes. Morosaurus stammt aus dem Jura. Von den europäischen Formen ist mir nur Cetiosaurus[16] (Ceteosaurus) und Bothriospondylus bekannt geworden. Leider ist vom Tarsus gar nichts bekannt. Der Femur ist viel länger als die Tibia, Verhältnis 51 : 38,5. PHILLIPS ist pag. 283 der Meinung, dass vielleicht wie bei Megalosaurus ein aufsteigender Fortsatz des Astragalus vorhanden war. Einige Metatarsalien sind erhalten geblieben; ob der Fuß nur drei, oder mehr Metatarsalien besessen hat, lässt PHILLIPS unentschieden. R. OWEN[6] theilt uns noch Einiges über Cetiosaurus mit. Pag. 39 sagt er zu der Ansicht PHILLIPS, dass vielleicht nur drei Metatarsalien vorhanden waren: »That these bones are homologous with those determined as the second, third, and fourth of the pentadactyle foot in Scelidosaurus and Iguanodon I deem more probable than that they answered to the metatarsals of the first, second, and third digits in Crocodilus. If a first or a fifth digit existed in the hind foot of Cetiosaurus, their shortness or rudimental condition may have prevented their recognition.« Wir werden es, wie auch MARSH meint, wohl mit einem fünfzehigen Fuß zu thun haben; der Tarsus war vielleicht ähnlich oder eben so wie der Tarsus von Morosaurus. Von der hinteren Extremität von Bothriospondylus[6] ist nichts bekannt. Cetiosaurus stammt aus dem »Great Oolite«. Bothriospondylus ist bekannt aus dem Kimmeridge und dem Wealden.

---

[14] O. C. MARSH, Principal Characters of Americ. Jurassic Dinosaurs. Part I. American Journ. of Science and Arts. Vol. XVI. Nov. 1878. pag. 412—414.

[16] J. PHILLIPS, Geology of Oxford and the valley of the Thames 1871. pag. 245—294.

[6] R. OWEN, Monographs of the British Fossil Reptilia of the Mesoz. Form. Part II. pag. 27—43. Palaeontograph. Soc. London. Vol. for 1875.

[6] R. OWEN, Ibid. Monograph of the Genus Bothriospondylus. pag. 15 bis 26.

II. Stegosauria.

Pflanzenfresser.

»Fuß plantigrad, hufförmig? (ungulate); fünf Finger in Hand und Fuß; zweite Carpusreihe unverknöchert. Schambeine frei nach vorn ragend; »Post-pubis« vorhanden. Vordere Extremitäten sehr klein; Bewegung hauptsächlich auf den hinteren Extremitäten. Wirbel und Extremitätenknochen solid; verknöcherte Hautstacheln.«

1. Familie: Stegosauridae.

Wirbel bikonkav. Neuralkanal im Sacrum zu einer Kammer sich erweiternd; Sitzbeine nach hinten gerichtet, ihre Seiten begegnen sich in der Mittellinie. Astragalus mit der Tibia verwachsen; Mittelfußknochen sehr kurz.

Genera Stegosaurus (Hypsirhophus), Diracodon; in Europa Omosaurus Owen.

»Bei Stegosaurus[17] ist die Tibia viel kürzer als der Femur. Der Schaft der Tibia ist median zusammengeschnürt, so dass ein weiterer Raum zwischen Tibia und Fibula besteht. Das distale Ende der Tibia ist vollständig mit dem konvexen Astragalus verschmolzen, so dass es äußerst ähnlich ist dem entsprechenden Theil bei den Vögeln. Die Fibula ist schlank und hat ihr schmaleres Ende oben. Das distale Ende der Fibula ist verbreitert und fest mit dem Calcaneus verbunden. Beide verschmelzen mit der Tibia und dem Astragalus und bilden eine sanft konvexe Artikulationsfläche für die distale Tarsusreihe (Fig. 35). Diese Reihe besteht aus drei Stücken. Das erste an der inneren Seite ist massiv und halbkreisförmig; es trägt nach Marsh's Figur, welche Fig. 36 kopirt ist, das erste und zweite Metatarsale, würde also Tars. $_{1+2}$ repräsentiren. Das mittlere Tarsusstück ist das größte und steht mit Met. $_3$ und Met. $_4$ in Verbindung, entspricht also dem Tars. $_{3+4}$. Das dritte Tarsusstück ist sehr klein und trägt Met. $_5$, es stellt also Tars. $_5$ vor. Über die Metatarsalien und Zehen sagt Marsh: »Die äußere Zehe trägt nur einen »Tubercle« an ihrem Ende. Die erste Zehe ist von einem starken, breiten Zehenglied begrenzt, welches von allen das stärkste ist«. Die Anzahl der Zehenglieder der vierten und fünften Zehe konnte Marsh nicht genau ermitteln, er ist jedoch der Ansicht, dass ihre Zahl geringer war wie gewöhnlich. Stegosaurus stammt aus dem Jura. Mit Omo-

---

[17] O. C. Marsh, Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. Part III. Vol. XIX. March 1880. pag. 257. Part IV. Vol. XXI. Febr. 1881. pag. 169.

saurus macht uns Owen bekannt. Leider sind von den hinteren Extremitäten nur wenige unsichere Stücke erhalten. Von der Tibia ist das distale Ende nicht erhalten. Owen[6] schreibt drei von Phillips in seiner »Geology of Oxford« beschriebene Metatarsalien, welche Phillips von Megalosaurus herrührend betrachtet, Omosaurus zu und bemerkt hierzu pag. 66: »These bones exemplify the »leptopodal« character of the Dinosaurian foot, due to the reduction of thickness or breadth by suppression of two of the toes, and a consequent departure from the short, thick, or broad »pachypodal« character of the pentadactyle hind foot of the existing and exstinct terrestrial Chelonia.« Ob der Fuß von Omosaurus wirklich nur dreizehig gewesen, oder ob eine rudimentäre erste oder fünfte Zehe, oder beides? vorhanden war, lässt sich bislang nicht entscheiden. Omosaurus stammt aus dem Kimmeridge. In der weiteren Beschreibung von Omosaurus berichtet Owen nichts über den Tarsus.

2. Familie: Scelidosauridae.

»Astragalus nicht mit der Tibia verschmolzen; Metatarsalien verlängert; vier funktionirende Zehen im Fuß. Alle bekannten Formen europäisch.«

Genera Scelidosaurus, Acanthopholis, Crataeomus, Hylaeosaurus, Polacanthus.

Scelidosaurus ist von R. Owen[18] beschrieben worden; das Thier war etwa 12 Fuß lang. Die Tibia ist kleiner als der Femur, die Fibula ist wenig kürzer wie die Tibia. Der Astragalus artikulirt mit beinahe zwei Dritttheilen des distalen Endes der Tibia (Fig. 37). Der Calcaneus artikulirt mit dem distalen Ende der Fibula und mit dem äußeren Dritttheil des distalen Endes der Tibia. In der distalen Tarsusreihe sind zwei Stücke erhalten; eines artikulirt mit dem Calcaneus und den zwei äußeren Metatarsalien, es entspricht dem Tars.$_{4+5}$; das andere Stück artikulirt mit dem Astragalus, dem Met.$_3$ (zum Theil auch noch mit Met.$_4$?). Dieses Stück, welches dem Tars.$_{(1-3\ [4])}$ homolog sein dürfte, verschmälert sich gegen das Met.$_3$ zu und artikulirt mit diesem nur noch theilweise. Vielleicht war der dem Tars.$_{1-2}$ entsprechende Theil knorpligan gelegt, für die Erhaltung also unfähig. Es sind fünf Metatarsalien vorhanden.

---

[6] R. Owen, Monographs on the Brit. Foss. Rept. of the Mesoz. Form. Part II. Monograph of a Foss. Dinos. (Omos. armatus) of the Kimmeridge Clay. pag. 45—93. London 1875. Palaeontographical Soc.

[18] R. Owen, Monographs on the British Fossil Rept. of the Liassic Formations. Part I, II. London 1861. 1863.

Das erste trägt zwei, das zweite drei, das dritte vier, das vierte fünf Phalangen mit Einschluss der Zehen-Klauen. Das Met.$_5$ ist rudimentär; topographisch wie morphologisch gleicht es dem Met.$_5$ des embryonalen Vogels. Es liegt mit seinem proximalen Theile etwas höher, wie die übrigen Metatarsalien und legt sich an das Tars.$_{4+5}$ und das Met.$_4$ an. Scelidosaurus stammt aus dem unteren Lias. Über den Tarsus der übrigen hierher gehörigen Formen ist mir nichts bekannt geworden.

III. Ornithopoda (Fuß vogelartig).

Pflanzenfresser.

»Fuß digitigrad, fünf funktionirende Finger in der Hand und drei im Fuß. Schambeine frei nach vorn ragend; »Post-pubis« vorhanden. Wirbel solid. Vordere Extremitäten klein; Extremitätenknochen hohl. Praemaxillaria vorn zahnlos.«

1. Familie. Camptonotidae. Die Claviceln fehlen: »Post-pubis« vollständig.

Genera Camptonotus, Loasaurus, Nanosaurus, in Europa Hypsilophodon.

Camptonotus amplus war nach Marsh[15] etwa 30 Fuß lang. Die Tibia ist kräftig und etwas kleiner als der Femur. Die Fibula ist schlank und kürzer als die Tibia. Astragalus und Calcaneus sind getrennt. Die zweite Tarsusreihe enthält nur zwei Stücke; die erste Zehe ist rudimentär und die fünfte fehlt vollkommen. Von der ersten Zehe sagt Marsh: »The metatarsal of the first digit is a splint much curved, and with the apex above. The terminal phalanx of this digit is much compressed, not round as in the smaller species (C. dispar).« Met.$_2$ ist viel größer wie Met.$_1$. Die dritte und vierte Zehe ist groß und mächtig. Von einem höheren Horizont stammt Camptonotus dispar (Fig. 38). Dieses Thier war etwa 8 bis 10 Fuß lang. Ein Unterschied liegt nur in dem schon erwähnten Met.$_1$ und der dazu gehörenden Phalange. Die Zahl der Phalangen mit Einschluss des Klauengliedes betrug von der ersten bis vierten Zehe: 2, 3, 4, 5. Camptonotus gehört dem Jura an.

Bei Loasaurus[14] ist die Tibia um ein weniges länger, wie der

---

[15] O. C. Marsh, Notice of New Jurassic Dinosaurs. Am. Journ. of Sc. and Arts. Vol. XVIII. Dec. 1879. pag. 501—503.

[14] O. C. Marsh, Principal Characters of Amer. Jur. Dinos. Part I. March 1878. Am. Journ. of Science and Arts. Vol. XVI. Nov. 1878. pag. 415—416.

Femur. Die Fibula ist schlank und ihr distales Ende ist schmäler, als ihr proximales. Der Astragalus ist von der Tibia gesondert; der Calcaneus trägt die Fibula. In der zweiten Tarsusreihe sind nur zwei Stücke. Aus der von MARSH gegebenen Figur, die ich hier kopirt habe, ist zu sehen, dass das eine Stück nur mit Met.$_4$ in Verbindung steht, das andere, in die Länge gezogene, mit Met.$_3$ und Met.$_2$. Auch Met.$_1$ scheint sich zum Theil noch daran anzuschließen. Es sind vier getrennte Metatarsalien vorhanden. Met.$_1$ ist rudimentär, nur in seinem proximalen Theile erhalten. Met.$_{2-4}$ sind wohl entwickelt und schlank angelegt. Met.$_2$ trägt drei, Met.$_3$ vier, Met.$_4$ fünf Zehenglieder. Met.$_5$ ist nicht vorhanden (Fig. 39). Vom Tarsus von Nanosaurus ist mir nichts bekannt.

Hypsilophodon haben wir durch HUXLEY[19] kennen gelernt. Die proximale Tarsusreihe besteht aus Astragalus und Calcaneus, die distale Reihe besitzt ebenfalls zwei Stücke, welche sich wohl ähnlich wie bei Loasaurus verhalten haben werden. HUXLEY kommt zum Schluss, dass der Fuß von Hypsilophodon entweder vier- oder fünfzehig gewesen ist. Auf dieses hin erwiedert jedoch HULKE in der Diskussion pag. 31, dass er bei Mr. Fox zwei Platten mit Resten von Hypsilophodon gesehen habe; die Tibia wäre dort länger wie der Femur, und vier lange Metatarsalien seien vorhanden.

2. Familie. Iguanodontidae.

»Claviculae vorhanden; »Post-pubis« unvollständig. Praemaxillaria zahnlos. Alle bekannten Formen europäisch.«

Genera Iguanodon, Vectisaurus.

Im Jahre 1849 berichtet uns MANTELL[20], dass man vom Tarsus von Iguanodon noch nichts kenne. Die ersten Angaben über seine Zusammensetzung giebt R. OWEN[21]. 1858 beschreibt OWEN Metatarsus und Phalangen des rechten hinteren Fußes von Iguanodon. Es sind nach ihm drei vollständig entwickelte Metatarsalien und ein viertes rudimentäres vorhanden. Das rudimentäre ist Met.$_1$; Met.$_2$ trägt drei, Met.$_3$ vier, Met.$_4$ fünf Phalangen, Met.$_5$ fehlt vollkommen. J. W. HULKE[22] lehrt uns Astragalus und Calcaneus von Iguanodon

[19] T. H. HUXLEY, On Hypsilophodon Foxii, a new Dinos. from the Wealden. Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. Vol. XXVI. 1870. Part I. pag. 11, 12.

[20] G. A. MANTELL, Additional Observations on the Osteology of the Iguanodon and Hylaeosaurus. Phylos. Transact. London 1849. Part I pag. 282.

[21] R. OWEN, Note on the bones of the Hind-foot of the Iguanodon. Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. XIV. 1858. pag. 174—175.

[22] J. W. HULKE, Iguanodon Prestwighii ..... Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. 36. Part II. 1880. pag. 433—456.

kennen. Bei Iguanodon Prestwighii besteht die erste Tarsusreihe aus zwei getrennten Stücken, einem größeren inneren, dem Äquivalent des Astragalus und einem kleineren äußeren, dem Äquivalent des Calcaneus. Die obere Fläche des Astragalus artikulirt mit den inneren zwei Dritteln des distalen Endes der Tibia. Unten ist der Astragalus konvex von hinten nach vorn und schwach konkav von außen nach innen. Vorn am Astragalus geht der aufsteigende Fortsatz, welcher die Grube am frontalen distalen Ende der Tibia ausfüllt, nach oben. Gegen den Calcaneus hin verdünnt und verschmälert sich der Astragalus bedeutend. Der Calcaneus ist kleiner wie der Astragalus. Seine untere Fläche ist von vorn nach hinten stark, von links nach rechts schwach konvex. Seine innere (tibiale) Seite ist viel dünner, wie seine äußere. Die obere Fläche wird durch einen von vorn nach hinten gehenden Wulst getheilt. Der innere Theil artikulirt mit dem Rest des distalen Endes der Tibia, welcher vom Astragalus noch frei gelassen ist; der äußere Theil mit der Fibula. Hulke macht nun auf die große Ähnlichkeit der ersten Tarsusreihe von Iguanodon mit der eines embryonalen Hühnchens aufmerksam. Er sagt: »In Dinosauria the astragalus and calcaneum together are the homologue of the astragalus of the young bird.« Dies ist richtig, denn Hulke betrachtet als Astragalus des jungen Vogels das verschmolzene Tibiale und Fibulare. Die Ähnlichkeit ist aber noch viel größer, als man bisher annahm. Ich glaube, wenn man sich die erste Tarsusreihe eines Hühnerembryo vom 8. bis 9. Bruttag, wie Fig. 13, 14 es darstellt, stark vergrößert denkt, kaum ein Unterschied zwischen der ersten Tarsusreihe dieses Hühnerembryos und der von Iguanodon gefunden werden kann. Wie beim embryonalen Vogel dieses Stadiums, ist bei Iguanodon das Fibulare zur Hälfte unter die Tibia gerückt. Der aufsteigende Fortsatz liegt genau so bei beiden. Die unteren Flächen vom embryonalen Vogel-Astragalus und Calcaneus zeigen dieselben Verhältnisse wie die von Iguanodon. Die zweite Tarsusreihe von Iguanodon ist leider noch unbekannt. Hulke ist der Ansicht, dass die Tarsalien der zweiten Reihe mit den Metatarsalien verschmolzen sein könnten, und dass bei embryonalen Iguanodonten die Verhältnisse ähnlich wie bei Compsognathus, wo drei getrennte Tarsalien der zweiten Reihe vorhanden sind, sein möchten. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen, ich glaube, dass Iguanodon zwei Tarsalien in der zweiten Reihe besessen hat, von ähnlicher Form vielleicht wie Loasaurus. Sicher kann ich dies natürlich nicht behaupten, jedoch halte ich diesen Schluss der Analo-

gie wegen nicht für unmöglich. Vielleicht geben uns die neuen belgischen Exemplare von Dinosauriern darüber Aufschluss. Dieselben sind leider noch nicht beschrieben. Nach HULKE, welcher diese neuen Dinosaurier (es sind Iguanodonten) bei M. E. DUPONT, dem Direktor des naturhistorischen Museums in Bruxelles sah, sollen die Extremitäten in ihrer natürlichen Lage erhalten sein. (HULKE: Iguanodon Prestwighii. pag. 452.)

HULKE[23] beschreibt auch einen Astragalus von Iguanodon Mantelli. Die Formverhältnisse sind im Wesentlichen dieselben wie bei Iguanodon Prestwighii. Bemerkenswerth ist, dass der aufsteigende Fortsatz mehr der äußeren (fibularen) Hälfte des Astragalus angehört, als der inneren, was bei embryonalen Vögeln eben so ist. HULKE spricht die Ansicht aus, dass sich der Fuß der Dinosaurier genau so wie der der Vögel in einem Intertarsalgelenk bewegt habe. Im vergleichenden Theile werde ich hierauf zurückkommen. Iguanodon war etwa 28 Fuß lang.

Vom Tarsus von Vectisaurus kenne ich nichts.

3. Familie. Hadrosauridae.

»Zähne in verschiedenen Reihen, gewöhnlich eine mosaikartige Mahlfläche bildend. Vordere Wirbel opistocoel.«

Genera Hadrosaurus, ? Agathaumas, Cyonodon.

Hadrosaurus war nach COPE etwa 28 Fuß lang. Die Tibia war kleiner wie der Femur. Vom Tarsus ist leider bis jetzt noch nichts bekannt geworden, jedoch nach den Abbildungen, welche LEIDY[24] auf Taf. XVI seiner »Cretaceous Reptiles« giebt, zu schließen, mag die erste Tarsusreihe ähnlich wie bei Iguanodon gestaltet gewesen sein. Ein Astragalus mit? einem aufsteigenden Fortsatz, welcher sich in die Grube am distalen vorderen Ende der Tibia legte, wird vorhanden gewesen sein. An den Astragalus schloss sich wohl in ähnlicher Weise wie bei Iguanodon ein mit der Fibula artikulirender Calcaneus an. Die Fibula ist, wie schon COPE[10] bemerkt, offenbar von LEIDY verkehrt gedeutet worden. Das proximale Stück LEIDY's ist in Wirklichkeit das distale.

Vom Tarsus von Cyonodon ist mir nichts bekannt.

---

[23] J. W. HULKE, Note on an Astragalus of Iguanodon Mantelli. Quart. Journ. Geol. Soc. London. Vol. XXX. 1874. pag. 24—26.

[24] J. LEIDY, Cretaceous Reptiles of the United States 1864. pag. 76—97.

[10] E. D. COPE, Synopsis of the extinct Batrachia. . . . pag. 105.

IV. Theropoda.

Fleischfresser.

»Fuß digitigrad; Zehen mit Greifklauen. Schambein nach unten vorspringend und distal verwachsen. Wirbel mehr oder weniger kavernös. Vordere Extremitäten sehr klein; Extremitätenknochen hohl. Praemaxillaria mit Zähnen.«

1. Familie. Megalosauridae.

»Wirbel bikonkav. Schambeine schlank, und distal vereinigt. Astragalus mit aufsteigendem Fortsatz. Vier Zehen im Fuß, fünf in der Hand.«

Genera Megalosaurus (Poikilopleuron), Europa. Allosaurus, Coelosaurus, Creosaurus, Dryptosaurus (Laelaps), amerikanisch.

Uber den Tarsus von Megalosaurus kenne ich Angaben von: Cuvier[25], Deslongchamps[26], Huxley[27], Phillips[16].

Hulke glaubt, wie schon pag. 430 erwähnt, dass Poikilopleuron mit Megalosaurus identisch ist. Es ist nur der Astragalus bekannt. Die ersten Mittheilungen über Megalosaurus stammen von Buckland[28]; über den Tarsus vernehmen wir hier noch nichts. Cuvier's Abbildungen des distalen Endes der Tibia mit dem Astragalus habe ich in Fig. 40 und 41 wiedergegeben. Die beiden von Deslongchamps aufgefundenen Astragali sind dem Astragalus, welchen Cuvier abgebildet hat, äußerst ähnlich. Huxley hat auf die ähnlichen Verhältnisse der Tibia von Megalosaurus und der eines Vogels hingewiesen; vom Tarsus spricht Huxley nur, dass der Astragalus einen aufsteigenden Fortsatz besessen habe, welcher sich in die Grube am distalen vorderen Ende der Tibia legte. Phillips theilt uns mit (16, p. 214): »The lower end of the tibia is peculiar in the mode of articulation with the astragalus. For that bone instead of being as usual partly posterior, and occupying the whole breadth of the tibia, rises upward in front in a broad flat plate, which fits to a well-defined hollow on the

---

[25] G. Cuvier, Rech. sur les Ossemens Fossiles. Tome V. IIe. Partie pag. 353 Pl. XXI Fig. 34—38. Nouv. Edit. 1824.

[26] M. Eudes Deslongchamps, Mémoire sur le Poikilopleuron Bucklandi, grand Saurien fossile. Mém. de la Soc. Linn. de Normandie. Tome VI. 1838.

[27] T. H. Huxley, Further Evidence of the Affinity between the Dinosaurian Reptiles and Birds. Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. XXVI. pag. 12—31.

[16] J. Phillips, Geology of Oxford and the Valley of the Thames. 1871. pag. 214.

[28] Buckland, Megalosaurus. Transactions of the Geological Society of London. 2d ser. Vol. I. Pt. II. 1824.

flattened face. Its extension towards the fibula is cut off in that direction by a nearly vertical surface which is marked by the attachment of the calcaneum.« Vom Calcaneus wissen wir leider noch nichts. CUVIER bemerkt darüber (25, pag. 353): »mais on voit que le calcanéum a dû être tout-à-fait en arrière et fort petit«. Nach PHILLIPS besaß Megalosaurus wahrscheinlich einen Fuß mit drei Zehen. COPE ist derselben Ansicht (10, pag. 111), glaubt sogar, dass Megalosaurus auch noch eine vierte rudimentäre Zehe besessen habe. DESLONGCHAMPS hat Poikilopleuron fünf Zehen zugeschrieben; COPE hält dies für falsch und ist der Ansicht (10, pag. 111), dass die zweite Zehe gestrichen werden kann. Klarheit hierüber müssen neue Funde bringen. Megalosaurus war etwa 30 Fuß lang.

Allosaurus und Creosaurus sind nach MARSH[13] Dinosaurier von etwa 25 Fuß Länge. Von den hinteren Extremitäten theilt MARSH nur mit, dass die Knochen hohl und die Metatarsalien schlank waren.

Mit einigen Verhältnissen des Tarsus von Laelaps hat uns COPE[10] bekannt gemacht. Tibia, Fibula und Astragalus sind gut erhalten. Das distale Ende der Tibia gleicht dem distalen Ende der Tibia eines jungen Hühnchen, wo die erste Tarsusplatte abgenommen ist. Die Fibula ist nicht so lang wie die Tibia und verjüngt sich distal. Der Astragalus, welcher, so viel ich aus COPE's Beschreibung und Abbildungen ersehen konnte, nur das Tibiale repräsentirt, zeigt einen aufsteigenden Fortsatz, welcher sich in die Vertiefung am vorderen distalen Ende der Tibia und zwar an dem der Fibula zugekehrten Theile legt. COPE glaubte Anfangs, das distale Ende der Tibia wäre mit dem aufsteigenden Fortsatz in Verbindung gewesen. Später zog er jedoch diese irrige Ansicht zurück. Er kommt nach Vergleichung des Astragalus von Laelaps mit den von CUVIER und DESLONGCHAMPS beschriebenen zu folgendem Resultat (10, pag. 106): »There is however an objection to this position (Fibula mit aufsteigendem Fortsatz vereinigt). On is that the astragalus does not extend across the entire end of the tibia, and presents a smooth surface, perhaps an articular, at its outer extremity. This must have been in contact with a small astragalus (soll jedenfalls calcaneus heißen) or with a malleolar extremity of the fibula. The thin external expan-

---

[13] O. C. MARSH, Principal characters of Am. Jur. Din. Part II. pag. 89 bis 92.

[10] E. D. COPE, Synopsis. . . . pag. 104—107. Pl. IX.

sion of the tibia could support but little wight, and as the condyloid convexities of the astragaloid piece are nearly equal, there would seeme to be little need of additional condyloid face. Should however the fibula have descended to this point, its course must necessary have been along side the ascending process of the astragalus, but not in contact with it. There is no trace of such contact.« Meine diesen Punkt betreffende Ansicht ist, indem ich mich auf die Verhältnisse stütze, wie sie uns bei einem Hühnerembryo vom etwa achten Bruttag gegeben sind, dass sich an den Astragalus ein fibulares Stück angeschlossen hat, welches sich um den Vorsprung der Tibia legte und mit dem distalen Ende der Fibula durch Knorpel verbunden war. Leider ist bis jetzt von einer zweiten Tarsusreihe und den Verhältnissen der Metatarsalien zu dieser noch nichts bekannt geworden. Laelaps war etwa 24 Fuß lang. Megalosaurus ist vom Lias bis zum Wealden bekannt. Allosaurus und Creosaurus sind jurassisch. Laelaps stammt nach Cope aus dem Grünsand*.

2. Familie. Zanclodontidae.

»Wirbel bikonkav. Schambeine breite verlängerte Platten, mit den vorderen Grenzen vereinigt. Astragalus ohne aufsteigenden Fortsatz; fünf Zehen in Hand und Fuß. Die bekannten Formen europäisch.«

Genera Zanclodon, ? Teratosaurus.

Diese Dinosaurier stammen aus der Trias; über die hinteren Extremitäten ist sehr wenig bekannt geworden. Th. Plieninger[29] hat uns über Zanclodon, welches er zuerst Smilodon nannte, berichtet. Vom Tarsus weiß man nichts. Mit Teratosaurus hat uns ebenfalls Plieninger, welcher seine Stücke Belodon zurechnete, bekannt gemacht. H. v. Meyer[30] hat diesen Irrthum erkannt und berichtigt. Vom Tarsus kennt man ebenfalls nichts. Ich kann nur bemerken, dass die Tibia kleiner als der Femur war.

---

* Marsh verneint dies und sagt, die betreffenden Schichten wären jurassisch. Princ. Charact. Amer. Jur. Dinos. Part I. pag. 412.

[29] Th. Plieninger, Über ein neues Sauriergenus. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. II. Jahrgang. I. Heft. 1846. pag. 148—154. Nachträgliche Bemerkungen hierzu pag. 247—254.

[30] H. v. Meyer, Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keuper. Palaeontographica. Band VII.

3. Familie. Amphisauridae.

»Wirbel bikonkav. Schambeine speichenförmig. Fünf Zehen in der Hand, drei im Fuß.«

Genera Amphisaurus (Megadactylus), ? Bathygnathus, ? Clepsysaurus; in Europa, Palaeosaurus, Thecodontosaurus.

Amphisaurus stammt aus dem Red-sandstone und ist von Cope[10] beschrieben worden. Die Knochen sind sehr dünn, erinnern in dieser Beziehung an die der Vögel. Nach Cope ist vom Tarsus nur ein Cuboideum (Tars.$_{4+5}$)| erhalten, welches von ähnlicher Form wie das betreffende Stück beim Alligator sein soll. Auch der sich daran anschließende Metatarsusknochen soll Alligator ähnlich sein. Cope glaubt aus der Stellung des Cuboideum auf die Existenz eines fünften rudimentären Metatarsale, ähnlich wie es bei den Krokodiliern vorkommt, schließen zu können. Außerdem sind noch zwei Zehen erhalten geblieben, eine zeichnet sich besonders durch Größe aus. Cope hält aus diesem Grund den Fuß nur für dreizehig; warum dies ein Grund sein soll, weiß ich nicht. Wenn wirklich eine fünfte rudimentäre Zehe vorhanden war, so ist höchst wahrscheinlich auch die erste Zehe vorhanden gewesen, mir wenigstens ist unter den Dinosauriern kein Fall bekannt, wo die äußerste und innerste Zehe zugleich rudimentär wäre.

Der Tarsus von Clepsysaurus ist mir nicht bekannt, eben so wenig von Bathygnathus.

Die europäischen Formen, Palaeosaurus und Thecodontosaurus haben Riley und Stutchbury[31] beschrieben. Auch bei diesen Formen ist der Tarsus noch nicht bekannt. Der von Fitzinger[32] beschriebene und später von H. v. Meyer als Sphenosaurus[33,33a] bezeichnete Palaeosaurus giebt uns keine Aufschlüsse über die Zusammensetzung des Fußes. Diese europäischen Formen stammen aus der Trias.

4. Familie. Labrosauridae.

Vordere Wirbel stark opistocoel und kavernös. Metatarsalien

---

[10] E. D. Cope, Synopsis etc. pag. 122 A—122 G.

[31] Henry Riley and Stutchbury, A Description of various Fossil. Remains of three distinct Saurian Animals, recently discovered in the Magnesian Conglomerate near Bristol. Transact. Geol. Soc. London. II. Ser. Vol. V. 1840. pag. 349—357.

[32] L. J. Fitzinger, Über Palaeosaurus Sterbergeri. Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte, Bd. II. 1840. pag. 171—187.

[33] Neues Jahrbuch für Mineralogie. Jahrgang 1847. pag. 181—182.

[33a] H. v. Meyer, Die Saurier des Muschelkalks. 1847—1855.

sehr verlängert. Schambeine schlank, an den vorderen Grenzen vereinigt.

Genus Labrosaurus.

Über Labrosaurus kenne ich nur einige kleine Mittheilungen von Marsh[13]. Die hinteren Extremitäten sind viel größer wie die vorderen. Labrosaurus hat sich wahrscheinlich nur auf den hinteren Extremitäten bewegt; durch das kavernöse Skelet war Labrosaurus zu sehr schnellen Bewegungen befähigt. Vom Tarsus kenne ich nichts.

Zu den Theropoda stellt Marsh als Unterordnungen die von ihm entdeckten Coeluria und die Compsognatha.

Unterordnung Coeluria (Schwanz hohl).

5. Familie. Coeluridae.

»Knochen pneumatisch oder hohl. Vordere Halswirbel opistocoel, die übrigen bikonkav. Metatarsalien sehr lang und schlank.«

Diese Thiere sind nach Marsh[15,31] den Dinosauriern, Pterodactylen und Vögeln verwandt. Sie sind aber doch mehr Reptilien wie Vögel. Ihre Knochen sind leichter als die aller bis jetzt bekannten Thiere. Leider hören wir von den Extremitäten durch Marsh nur, dass die Mittelfußknochen sehr lang und schlank waren.

Unterordnung Compsognatha.

6. Familie Compsognathidae.

»Vordere Wirbel opistocoel. Drei funktionirende Zehen in Hand und Fuß. Sitzbeine mit langen Symphysen in der Mittellinie. Einzige bekannte Art europäisch.«

Genus Compsognathus.

Compsognathus ist der einzige Dinosaurier, dessen Tarsus ich am Original studiren konnte. Durch genaue Studien an diesem werthvollen Objekt konnte ich Verhältnisse konstatiren, welche zum Theil noch unbekannt waren. A. Wagner[35], welcher Compsognathus zuerst beschrieb, sagt: »Das Wadenbein in seiner ganzen

---

13 O. C. Marsh, Principal Characters of Amer. Jur. Dinos. Part. II. pag. 91.

15 O. C. Marsh, Notice of New Jurassic Reptiles. American Journal of Sc. and Arts. Vol. XVIII. Dec. 1879. pag. 404—405.

34 O. C. Marsh, A new Order of Extinct Jurassic Reptiles (Coeluria). American Journal of Science Vol. XXI. April 1881. pag. 339—340.

35 A. Wagner, Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers. II. Abth. Schildkröten und Saurier. Abhandl. der K. bair. Akademie d. Wissensch. II. Kl. Bd. IX. Abth. 1. München 1861. pag. 35.

Erstreckung von der Tibia getrennt, beginnt oben mit einer Erweiterung, die sich indess bald zusammenzieht und als langer, dünner Griffelknochen abwärts sich fortsetzt. Auch die Knochen, welche den Fuß zusammensetzen sind lang und kräftig. Sehr kurz ist die Fußwurzel, sehr lang und stark dagegen der Mittelfuß, der am linken* drei lange, neben einander liegende Knochen aufweist.« — »Auch die kleine Zehe ist nicht völlig fehlend, wenigstens wird sie durch einen kurzen, dünnen etwas gebogenen fünften Metatarsus angezeigt, der jedoch keine Phalangen aufzuweisen hat.« Die Zehen wurden von WAGNER richtig gedeutet; die erste Zehe mit einem Metatarsus, welcher nicht bis zur zweiten Tarsusreihe reicht, wie bei den Vögeln, besaß zwei, die zweite drei, die dritte vier, die vierte fünf Phalangen. GEGENBAUR[4] macht weitere Mittheilungen über die Fußwurzel: »Aus der (von WAGNER) beigegebenen Abbildung (Taf. III) ist viel mehr zu sehen. An der gerade an diesem Abschnitte ziemlich gut erhaltenen linken Extremität finden sich drei glatte Tarsusstücke zwischen Metatarsus und Tibia, zwei davon entsprechen je einem sehr langen Metatarsus, das dritte einem eben solchen und einem gekrümmten, mit den drei langen Metatarsen verlaufenden Knochenstücke, welches als das Metatarsusrudiment einer Außenzehe gedeutet ist.« Von der ersten Zehe sagt GEGENBAUR, dass man für sie einen den Tarsus erreichenden Metatarsus nicht mit Sicherheit nachweisen könne. Astragalus und Calcaneus hält GEGENBAUR, wie bei den Vögeln, mit der Tibia verschmolzen. GEGENBAUR scheint nur die Abbildung WAGNER's zu kennen, die Originalplatte aber nicht gesehen zu haben. AL. ROSENBERG[8], welcher das Original studirte, bestätigt, was den Tarsus betrifft, WAGNER's und GEGENBAUR's Angaben. Vom Met.$_5$ sagt er: »Compsognathus besitzt ein langes und schmales leicht gekrümmtes Met.$_5$, welches mit der lateralen Fläche des Tars.$_{4,5}$ artikulirt und mit seiner distalen Spitze bis gegen das mittlere Dritttheil des Met.$_4$ hinabreicht.«

Ich gehe nun zu meinen eigenen Untersuchungen über. Herrn Professor Dr. ZITTEL, welcher mir mit großer Bereitwilligkeit die werthvolle Originalplatte aus der Münchner paläontologischen Samm-

---

* WAGNER hat die rechte Extremität als linke, die linke als rechte betrachtet, wie GEGENBAUR aus WAGNER's Figur schon bemerkt hat.

[4] C. GEGENBAUR, Vergleichend anatomische Bemerkungen über das Fußskelet der Vögel. pag. 467.

[8] AL. ROSENBERG, Über die Entwicklung des Extremitäten-Skeletes . . . pag. 156.

lung zum Studium überließ, spreche ich an dieser Stelle meinen tiefsten Dank aus. Die genaue Betrachtung des Originals war begleitet von dem Gedanken, der Tarsus von Compsognathus wird ähnliche Verhältnisse zeigen, wie der Tarsus des embryonalen Vogels. Ich unterwarf darum das distale Ende der Tibia einer sorgfältigen Prüfung, hoffend, noch Trennungsspuren zwischen Tibia und der ersten Tarsusreihe nachweisen zu können. Meine Hoffnung täuschte mich nicht. Beim rechten Fuß war es möglich, das distale Ende der Tibia aus der Gesteinsmasse herauszulösen; es zeigten sich nun Verhältnisse, wie ich sie schöner nicht hätte erwarten können. Das losgelöste Stück ist auf Fig. 45 mit einer Klammer versehen. In den beiden Fig. 42 und 43 habe ich das Stück in etwa siebenfacher Vergrößerung mit möglichster Genauigkeit abgebildet. Fig. 44 zeigt dieses Stück von rechts außen, von der Seite demnach, an welche sich die Fibula anlegen würde. Der innere Theil der Tibia ist weggebrochen. Es ist deutlich die Artikulationsfläche, oder vielmehr die Anheftungsstelle (eine Artikulation hat wohl nicht stattgefunden) zwischen Tibia und der ersten Tarsusreihe zu erkennen. Die Poren an der distalen Fläche der Tibia, welche in großer Schönheit zu sehen sind, sind die Ausmündungsstellen der Markkanälchen; ganz genau so finden wir diese Poren am distalen Ende der Tibia eines jungen Vogels, wenn die erste Tarsusplatte noch ablösbar ist. Leider ist bei diesem losgelösten Stück der rechten Tibia nichts von den Gelenkflächen mit der zweiten Tarsusreihe erhalten. Die Tibia des linken Fußes wird uns jedoch hierüber einige Aufschlüsse geben können. Sehr schön erhalten ist der aufsteigende Fortsatz Fig. 43. Ich gebe keine weitere Beschreibung der einzelnen Theile dieses Stückes, da ihre Formverhältnisse aus den beiden beigegebenen Figuren, wie ich glaube, deutlich zu ersehen sind. Auffallend ist die große Schlankheit des aufsteigenden Fortsatzes; es hängt dies offenbar mit der ebenfalls sehr schlanken Form der Tibia zusammen, wie ich im vergleichenden Theil noch näher begründen werde. Da die Abbildung Wagner's in mancher Beziehung zu wünschen übrig lässt, habe ich den Fuß von Compsognathus nochmals abgebildet Fig. 44, 45. Die Zeichnungen sind nach dem Original in natürlicher Größe, mit möglichster Genauigkeit ausgeführt worden. Ich halte es bei Beschreibung paläontologischer Reste von höchster Wichtigkeit, recht naturgetreue Abbildungen, womöglich in verschiedenen Lagen zu geben. Sie geben ein viel deutlicheres Bild des Gegenstandes, als eine auch noch so detaillirte Beschreibung. Musterhaft in dieser

Beziehung ist MARSH's[36] herrliches Werk über die Kreidevögel Nordamerikas. Der linke Fuß von Compsognathus (Fig. 44) zeigt folgende Verhältnisse: die Fibula, *F*, reicht bis zur ersten Tarsusreihe und ist mit dem Theile derselben, welcher dem Fibulare, *f*, entspricht, in Verbindung. Das Fibulare ist eng mit dem Tibiale (Astragalus) verbunden, doch ist, wie mir scheint, eine Trennungslinie zwischen beiden am linken Fuße zu erkennen, und zwar liegt dieselbe mehr tibiawärts und es würde sich demnach das Fibulare noch mit einem Theile des distalen Endes der Tibia verbunden haben. An dieser Trennungslinie scheint die erste Tarsusplatte am schwächsten gewesen zu sein, denn sie ist konkav eingesenkt. Die Hauptmasse von Fibulare und Tibiale gehört dem vorderen Theil der Fibula und Tibia an, nach hinten hin verdünnen sich beide, und umgreifen in einer dünnen Schicht Fibula und Tibia. Letzteres gilt namentlich für die Tibia. Die Gelenkfläche der ersten Tarsusreihe ist von ähnlicher Gestalt wie die der Vögel, nur flacher: die beiden Condylen, welche bei den Vögeln so deutlich hervortreten, sind hier nur schwach angedeutet. Der eine wird durch das Fibulare, der andere durch das Tibiale gebildet. Für die zweite Tarsusreihe und die Zehen kann ich GEGENBAUR's Angaben bestätigen. Am linken Fuß ist Tars.$_4$ vollkommen, am rechten als Abdruck vorhanden; es steht mit dem Met.$_4$ in Verbindung; das proximale Stück des rudimentären fünften Metatarsale schließt sich auch noch daran an. Dieses Stück der zweiten Reihe entspricht den Tars.$_{4+5}$. Es scheint etwas niederer gewesen zu sein als Tars.$_2$ und Tars.$_3$. Tars.$_3$ schließt sich an das dritte, Tars.$_2$ an das zweite Metatarsale an, wie namentlich am rechten Fuß (Fig. 45) deutlich zu sehen ist. Tars.$_1$ ist nicht vorhanden, Met.$_1$ reicht nicht bis zur zweiten Tarsusreihe; Met.$_1$ gleicht darin demselben Stück bei den Vögeln. Werfen wir noch auf die Formverhältnisse der drei Tarsalien einen Blick. Tars.$_3$ ist minimal höher wie Tars.$_2$, ziemlich höher jedoch wie Tars.$_4$. Tars.$_3$ legte sich wahrscheinlich in die seichte Vertiefung der Gelenkfläche der ersten Tarsusreihe. Alles dies stimmt mit den Formverhältnissen der zweiten Tarsusplatte bei embryonalen Vögeln. Dort ist auch meist der mittlere, dem Met.$_3$ sich anlegende Theil, verdickt, während sich die äußeren Theile, wenn auch nicht immer

---

[36] O. C. MARSH, Odontornithes, a Monograph of the extinct Toothed Birds of North America. — Memoirs of the Peabody Museum of the Yale College. Vol. I. New Haven 1880.

(Taube), gegen Met.$_2$ und Met.$_4$ hin verdünnen. Compsognathus steht jedenfalls in den Formverhältnissen des Fußes von allen mir bekannten Dinosauriern den Vögeln am nächsten.

Als eine fünfte Ordnung bezeichnet MARSH endlich die Hallopoda mit Springfuß; er ist jedoch nicht sicher ob es wahre Dinosaurier sind. Er charakterisirt diese Gruppe folgendermaßen.

»Fuß digitigrad, mit Klauen; drei Zehen im Fuß; Metatarsalien bedeutend verlängert; Calcaneus weit nach hinten gerückt. Vordere Extremitäten sehr kurz. Wirbel und Extremitätenknochen hohl. Wirbel bikonkav.«

Familie Hallopodidae.

Genus Hallopus.

Hallopus war nach MARSH [15a] etwa so groß wie ein Fuchs. Die Tibia war größer wie der Femur und die Metatarsalien halb so lang wie die Tibia.

Zum Schlusse muss ich noch eines Dinosauriers erwähnen, welchen uns COPE [10] mittheilt, und der von MARSH in seiner Klassifikation der Dinosaurier nicht aufgeführt wird: Ornithotarsus. Nach COPE bildet Ornithotarsus mit Compsognathus die Gruppe der Symphypoden; cf. pag. 430. Es ist nur das distale Ende der Tibia und Fibula und der damit verschmolzene Astragalus erhalten (Fig. 46). COPE charakterisirt Ornithotarsus folgendermaßen: Astragalus mit dem Calcaneus verschmolzen: Artikulationsfläche abwärts und etwas vorwärts gerichtet. Fibula schlank, in Artikulation mit der ersten Tarsusreihe. Die Sutur zwischen Tibia und Astragalus ist deutlich sichtbar, so dass COPE annimmt, im Jugendzustand des Thieres wäre Astragalus von der Tibia getrennt. Nach COPE's Figur war ein kurzer aufsteigender Fortsatz vorhanden, welcher in einer Grube der Tibia liegt, welche mehr gegen die Fibula zu gelegen ist. Ich halte es für verfehlt Ornithotarsus, welcher nach COPE ein riesiger Dinosaurier gewesen sein soll, mit Compsognathus zusammenzustellen. Ich halte es für richtiger, Ornithotarsus zu den Ornithopoden (MARSH) zu stellen. Vielleicht zwischen Iguanodonten und Hadrosauridae. mit Bestimmtheit kann dies natürlich nicht behauptet werden.

[15a] Principal Characters of Amer. Jur. Dinos. Part V. Vol. XXI. 1881.

[10] E. D. COPE, Synopsis etc. pag. 121—123.

III. Vergleichender Theil.

Die nahe Verwandtschaft zwischen Dinosauriern und Vögeln ist zuerst von HUXLEY[37,27,11] und COPE[10] erkannt worden. R. OWEN[6] vertritt diese Ansicht nicht. Dass die Dinosaurier in Wirklichkeit die Stammeltern der Vögel sind, glaube ich nach meinen Untersuchungen als sicher hinstellen zu dürfen. Wie wir gesehen haben, gleicht der Tarsus des embryonalen Vogels dem der Dinosaurier in hohem Grade, namentlich was die erste Tarsusreihe betrifft. Ja ich möchte geradezu den Satz aussprechen, dass die Formverhältnisse des Tarsus der Vögel in den verschiedenen embryonalen Stadien die Formverhältnisse des Dinosauriertarsus in den verschiedenen Ordnungen rekapituliren. Für diesen Satz dürften folgende Punkte beweiskräftig sein: 1) das allmähliche Schlankerwerden der Tibia und Fibula während der embryonalen Entwicklung der Vögel und während der Fortentwicklung der Dinosaurier. In den ältesten bekannten Dinosauriern finden wir eine kurze stämmige Tibia, eine schwächere, aber dennoch kräftige eben so lange Fibula, beide durch einen Zwischenraum getrennt. Bei den jüngsten embryonalen Stadien der Vögel, da wo die Skeletdifferenzirung beginnt, finden wir dieselben Verhältnisse. Bei den jüngeren Dinosauriern finden wir das Bestreben die Tibia und Fibula schlanker zu gestalten, die Fibula zum Theil zu verkürzen. Dasselbe Bestreben zeigen die Vögel in ihrer embryonalen Entwicklung. 2) Das allmähliche Verschmelzen von Tibiale und Fibulare und die Rückung des Fibulare unter die Tibia. In den ältesten und älteren Dinosauriern sind Tibiale und Fibulare vollkommen getrennt und schließen sich an Tibia und Fibula an. Im Laufe der Entwicklung der Dinosaurier zeigen Tibiale und Fibulare mehr und mehr das Bestreben mit einander zu verwachsen. Während dieses Processes kommt das Fibulare immer mehr unter die Tibia zu liegen. Bei den Vögeln finden wir in frühen Stadien Tibiale und Fibulare getrennt, Tibiale an die Tibia, Fibulare an die Fibula angeschlossen. Im Laufe der

---

[37] T. H. HUXLEY, On the Animals, which are most nearly intermed. between Birds and Reptiles. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Vol. II. Ser. 4. London 1868. pag. 66—75.

[27] T. H. HUXLEY, Further Evidence of the Affinity between the Dinosaurian Reptiles and Birds, Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. XXVI. P. I. 1870. pag. 12—31.

[11] T. H. HUXLEY, On the Classific. of Dinos., ebend. pag. 32—51.

[10] E. D. COPE, Synopsis . . .

[6] R. OWEN, Monograph of the British Fossil Rept. . . .

Entwicklung verschmelzen sie immer fester, während zugleich das Fibulare unter die Tibia zu liegen kommt. 3) Das allmähliche Verschmelzen der Tibia mit der ersten Tarsusreihe. Im Anfang bei Dinosauriern und Vögeln vollständiges Getrenntsein, im Lauf der Entwicklung Verschmelzung. 4) Die morphologischen Verhältnisse des aufsteigenden Fortsatzes. Bei den ältesten Dinosauriern, so wie bei den jüngsten Embryonen* der Vögel fehlt dieser Fortsatz. Er entwickelt sich erst allmählich in den jüngeren Gruppen der Dinosaurier, bis er bei den jüngsten bekannten Formen sich zu einem schlanken griffelartigen Fortsatz ausbildet. Dasselbe gilt von seiner Entwicklung bei den Vögeln. 5) Die Verhältnisse der Metatarsalien. Dieselben sind bei den älteren Dinosauriern kurz, robust und weit von einander getrennt, zeigen jedoch in der späteren Entwicklung der Dinosaurier das Streben schlanker zu werden und sich enger an einander zu legen. Bei sehr jungen Vogelembryonen haben wir ebenfalls kurze, stämmige, stark divergirende Metatarsalien, im Laufe der Entwicklung werden sie schlank und verwachsen. 6) Die allmähliche Verringerung der Zahl der Zehen. In den ältesten Dinosauriern haben wir fünf wohl entwickelte Zehen, im Laufe der Entwicklung der Dinosaurier-Klasse wird die erste oder fünfte Zehe rudimentär. Bei den Vögeln finden wir in frühen Stadien noch eine fünfte Zehe, durch ein rudimentäres Metatarsale angedeutet, welches später vollständig schwindet. Dieser letzte Punkt scheint weniger exakt zu sein, wie die vorhergehenden. Ich glaube dennoch, dass er von Bedeutung ist. Die Verhältnisse sind hier bei der embryonalen Entwicklung der Vögel ziemlich verwischt. Das distale Ende der Extremitäten ist viel mehr veränderlich, wie das proximale; und es werden sich demnach die Verhältnisse am proximalen Abschnitte viel länger deutlich erhalten, wie am distalen. Auch Rosenberg hat hierauf schon aufmerksam gemacht[8]. Die proximalen Theile der Extremität eines Embryo werden daher viel deutlicher die einstigen Formverhältnisse derselben Theile der Stammeltern erkennen lassen, wie die distalen.

Unwillkürlich musste sich nun die Frage erheben, ob bei den älteren fossilen Vögeln im Tarsus ähnliche Verhältnisse vorhanden wären, wie bei den jüngeren Dinosauriern. Archaeopteryx aus dem Jura ist der älteste bis jetzt bekannte Vogel, bei welchem die hin-

---

* Jüngst in Beziehung auf Korpeldifferenzirung.

[8] Al. Rosenberg, Über die Entwicklung des Extremitätenskelettes. pag. 154.

teren Extremitäten erhalten sind. Nach R. Owen[38] gleicht der Fuß von Archaeopteryx vollkommen dem der heutigen Vögel. Neuerdings theilt uns jedoch Marsh[39], welcher Gelegenheit hatte die beiden Platten von Archaeopteryx einem genauen Studium zu unterwerfen, in einer werthvollen Notiz mit, dass die hintere Extremität von Archaeopteryx und Compsognathus im Wesentlichen dieselbe Struktur zeigen. Er sagt ferner pag. 339: »The metatarsal bones of Archaeopteryx show, on the outer face at last, deep grooves between the three elements, which imply that the latter are distinct, or unite late together.«

Die Odontornithes, jene bezahnten Vögel der nordamerikanischen Kreide, mit welchen uns Marsh[36] in einer herrlichen Monographie bekannt gemacht hat, zeigen schon ganz dieselben Verhältnisse in ihren hinteren Extremitäten wie die erwachsenen Vögel der Jetztzeit. Seeley[40] berichtet uns noch über die hinteren Extremitäten einiger Kreidevögel. Es scheinen mir bei diesen noch einige Anklänge an ältere Verhältnisse vorhanden zu sein. Er sagt pag. 507 von Enaliornis: »There is a deep channel in front on the fibular side, but it does not appear to have been arched over by a bridge, but was defended by a strong process directed outward from above the inner condyle. This is one of the most distinctive parts of the Sceleton of Enaliornis.« Dieser »process« ist der aufsteigende Fortsatz. Von den jetzt lebenden Vögeln scheinen die Ratitae in ihren proximalen Extremitätentheilen noch am meisten die alten Verhältnisse bewahrt zu haben.

Ich konnte die Tibia eines jungen Casuars studiren. Dort war der aufsteigende Fortsatz sehr deutlich erhalten, ähnlich wie ihn Huxley vom Strauß abgebildet hat (die Fig. 47 und 48 sind Kopien hiervon). Von einer knöchernen Brücke konnte ich hier ebenfalls nichts entdecken. Der aufsteigende Fortsatz lag eng an die Tibia angeschmiegt in der Grube an ihrem distalen Ende.

Ich komme nun auf die Beantwortung der Frage, welche Bedeutung hat wohl der aufsteigende Fortsatz? Bei den älteren Dino-

---

[38] R. Owen, On the Archeopteryx of von Meyer, with a description of the Fossil Remains of a Long-tailed Species. Philos. Transact. London 1863. Vol. 153. pag. 33—47.

[39] O. C. Marsh, Jurassic Birds and their Allies. Amer. Journ. of Science Vol. XXII. Nov. 1881. pag. 337—340.

[36] O. C. Marsh, Odontornithes. . . .

[40] H. G. Seeley, On the British Fossil Cretaceous Birds. Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. XXXII, 1876.

sauriern fehlt er. Morse[9] welcher den aufsteigenden Fortsatz der Dinosaurier und Vögel vergleicht, glaubt, er möchte bei einigen Dinosauriern als gesondertes Stück aufgetreten sein (Ornithotarsus). Dies halte ich für unrichtig, denn wir kennen weder bei den ältesten Dinosauriern, noch bei den jüngsten embryonalen Vögeln einen derartigen Fall. Ein Intermedium im Sinne Gegenbaur's ist es nicht, wie ich bei der Entwicklung des Vogelfußes nachgewiesen habe. Wie Morse zur Vergleichung die Salamandrinen herbeiziehen konnte, verstehe ich nicht, da diese mit den Dinosauriern in gar keiner genetischen Beziehung stehen. Was ist also der aufsteigende Fortsatz? Ich kann ihn nach langem Erwägen und Überlegen für nichts Anderes halten, als für einen sekundär gebildeten Fortsatz des Tibiale, der lediglich dazu dienen soll, die Befestigung zwischen Tibia und erster Tarsusreihe zu vermehren. Der Fortsatz wird um so größer und legt sich um so fester an die Tibia, je mehr die erste Tarsusreihe nach vorn gedreht wird und je mehr sich der Fuß zu einem solchen mit reinem Intertarsalgelenk umbildet.

Ich komme nun noch mit einigen Worten darauf, wie sich Marsh's neuestes System der Dinosaurier zu meinen Untersuchungen verhält. Weit entfernt, dieses System vom ersten Kenner der Dinosaurier einer Kontrolle zu unterwerfen, möchte ich nur einige kurze Bemerkungen dazu geben. Ich glaube, das System lässt sich ganz genau mit meinen Untersuchungsresultaten vereinigen, wenn wir herbivore und carnivore Dinosaurier in je eine parallel zur andern verlaufende Reihe bringen, den Familien der Theropoden den Rang von Ordnungen verleihen und zugleich die älteren Zanclodonten und Amphisauriden vor die jüngeren Megalosauriden stellen. Das System würde sich danach folgendermaßen gestalten:

Herbivore Dinosaurier	Carnivore Dinosaurier.
1) Sauropoda.	1) Zanclodontidae.
2) Stegosauria.	2) ? Amphisauridae.
3) Ornithopoda.	3) Megalosauridae.
	4) Labrosauridae.
	5) Coeluria.
	6) Compsognatha.
	7) ? Hallopoda.

Die ganze vorgeschlagene Änderung bestünde demnach nur in einer Umstellung einiger Familien und ihrer Rangerhöhung.

---

[9] On the Idendity. . . . pag. 8 und 9 Fig. 1—12.

Ich komme zum Schluss. Wenn in dieser meiner Arbeit sicher Vieles vorhanden ist, was noch nicht ganz fest dasteht, so glaube ich dennoch verschiedenes Altes berichtigt und einiges Neues gebracht zu haben. Vor Allem aber möchte ich auf den von Gervais ausgesprochenen Satz nochmals hinweisen. Nur auf diesem Wege können wir vergleichende Osteologie der Wirbelthiere mit Erfolg studiren. Paläontologie und Entwicklungsgeschichte des Skeletsystems müssen Hand in Hand gehen. Wenn wir paläontologische Reste studiren wollen, so müssen wir die Skeletogenese des Thieres, welches ihm am nächsten verwandt ist, zuvor kennen. Die sichersten Erfolge werden wir bei solchen Thieren erzielen, welche vivipar oder ovo-vivipar sind, bei oviparen Thieren werden die Verhältnisse verwischt erscheinen. Denn ein vivipares Thier, welches sich fern von äußeren störenden Einflüssen, namentlich mechanischer Art, im Uterus entwickelt, wird, wenn es zur Welt gebracht ist, uns ein ziemlich deutliches Bild seiner Voreltern liefern können; denn was es in diesem Moment besitzt, hat es geerbt. Ein ovipares Thier dagegen, welches schon als Ei den störendsten äußeren Einflüssen ausgesetzt ist, wird uns mit viel geringerer Sicherheit ein Bild seiner Stammeseltern liefern können, denn ovipare Thiere neigen viel mehr zu Abänderung, wie ovo-vivipare und vivipare. Ich halte daher die Genese des Skeletsystems der Wirbelthiere von eben so hoher Bedeutung, wie die ersten Vorgänge am Ei und die Entstehung der Keimblätter.

München, im Juni 1882.

Litteraturverzeichnis.

(Die einzelnen Werke und Abhandlungen sind so geordnet, wie sie sich in der Arbeit folgen.)

1) Ch. Darwin, Über die Entstehung der Arten. Deutsch nach der sechsten englischen Auflage von J. V. Carus. 1876.

2) J. F. Meckel, System der vergleichenden Anatomie. 1825.

3) W. Kitchen Parker, On the Osteology of Balaeniceps rex (Gould). Transact. Zool. Soc. London Vol. IV. 1862.

4) C. Gegenbaur, Vergleichend-anatomische Bemerkungen über das Fußskelet der Vögel. Arch. für Anat., Phys. und wissenschaftl. Med. Jahrg. 1863.

5) —— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1. Heft. Carpus und Tarsus. 1864.

6) R. Owen, Monograph of the Brit. Foss. Rept. of the Mesoz. Form. Part II. Palaeontogr. Soc. London Vol. for 1875.

7) E. S. Morse, On the Tarsus and Carpus of Birds. Annals Lyc. Nat. Hist. New York. Vol. X. 1874.

8) Al. Rosenberg, Über die Entwicklung des Extremitäten-Skeletes bei einigen durch die Reduktion ihrer Gliedmaßen charakterisirten Wirbelthieren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 23. 1873.

9) E. S. Morse, On the Identity of the Ascending Process of the Astragalus in Birds with the Intermedium. Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1880.

10) E. D. Cope, Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia, and Aves of North America. Transact. Amer. Philos. Soc. 1868—1869.

11) T. H. Huxley, On the Classification of the Dinosauria, with Observ. on the Dinos. of the Trias. Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. Vol. XXVI. 1870.

12) O. C. Marsh, Classification of the Dinosauria. Americ. Journ. of Sc. Vol. XXIII. 1882.

13) —— Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. Part II. Amer. Journ. of Sc. and Arts. Vol. XVII. 1879.

14) —— —— Part I. Vol. XVI. 1878.

15) —— Notice of new Jurassic Reptiles. Am. Journ. of Sc. and Arts. Vol. XVIII. 1879.

15a) —— Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. Part V. Vol. XXI. 1881.

16) J. Phillips, Geology of Oxford and the Valley of the Thames. 1871.

17) O. C. Marsh, Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. Part III. Vol. XIX. 1880. Part IV. Vol. XXI. 1881.

18) R. Owen, A Monograph of the Fossil Reptilia of the Liassic Formations. Palaeontogr. Soc. London 1861, 1863.

19) T. H. Huxley, On Hypsilophodon Foxii, a new Dinos. from the Wealden. Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. Vol. XXVI. 1870.

20) G. A. Mantell, Additional Observations on the Osteology of the Iguanodon and Hylaeosaurus. Phylos. Transact. Lond. 1849.

21) R. Owen, Note on the bones of the Hind-foot of the Iguanodon. Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. Vol. XIV. 1858.

22) J. W. Hulke, Iguanodon Prestwighii. Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. Vol. XXXVI. 1880.

23) —— Note on an Astragalus of Iguanodon Mantelli. Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. Vol. XXX. 1874.

24) J. Leidy, Cretaceous Reptiles of the United States. 1864.

25) G. Cuvier, Recherches sur les Ossemens Fossiles. Nouv. Édit. 1824.

26) M. Eudes Deslongchamps, Mémoire sur le Poikilopleuron Bucklandi, grand Saurien fossile. Mém. de la Soc. Linn. de Normandie, Tome VI. 1838.

27) T. H. Huxley, Further Evidence of the Affinity between the Dinosaurian Reptiles and Birds. Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. Vol. XXVI. 1870.

28) Buckland, Megalosaurus. Transact. Geol. Soc. London 1854.

29) Th. Plieninger, Über ein neues Sauriergenus Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. II. Jahrgang I. Heft. 1846.

30) H. v. Meyer, Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keuper. Palaeontographica. Bd. VII.

31) H. Riley and Stutchbury, A Description of Various Fossil Remains of three distinct Saurian Animals, recently discovered in the Magnesian Conglomerate near Bristol. Transact. Geol. Soc. Lond. II. Ser. Vol. V. 1840.
32) L. J. Fitzinger, Über Palaeosaurus Sternbergeri. Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte. Bd. II. 1840.
33) H. v. Meyer, Palaeosaurus: Sphenosaurus. Neues Jahrbuch für Mineralogie. Jahrg. 1847.
33a) —— Die Saurier des Muschelkalks. 1847—1855.
34) O. C. Marsh, A New Order of Extinct Jurassic. Reptiles (Coelurla) Am. Journ. of Sc. Vol. XXI, 1881.
35) A. Wagner, Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers. Abh. der k. bair. Akad. d. Wissensch. II. Kl. Bd. IX. Abth. I. 1861.
36) O. C. Marsh, Odontornithes, a Monograph of the extinct Toothed Birds of North America. Memoirs of the Peabody Museum of the Yale College. Vol. I. New Haven 1880.
37) T. H. Huxley, On the Animals, which are most nearly intermed. between Birds and Reptiles. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Vol. II. Ser. 4. London 1868.
38) R. Owen, On the Archeopteryx of von Meyer, with a description of the Fossil Remains of a Long-tailed Species. Philos. Transact. Lond. 1863. Vol. 153.
39) O. C. Marsh, Jurassic Birds and their Allies. Am. Journ. of Sc. Vol. XXII. 1881.
40) H. G. Seeley, On the British Fossil Cretaceous Birds. Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. Vol. XXXII. 1876.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX—XX.

Allgemeine Bezeichnungen:

Fe	Femur.	*a*	aufsteigender Fortsatz.
T	Tibia.	$t(1—5)$	Tarsale$_{(1—5)}$.
F	Fibula.	m_1	Metatarsale$_1$.
t	Tibiale.	m_2	Metatarsale$_2$.
f	Fibulare.		etc.

Fig. 1—6. Längsschnitte durch den Fuß eines Hühnchens vom sechsten Bruttag. Schnittserie. Färbung mit Pikrokarmin in toto. Vergr. 13.

Fig. 7—11. Längsschnitte durch den Fuß eines Hühnchens vom 7.—8. Bruttag. Schnittserie. Färbung mit Pikrokarmin in toto. Vergr. 14.

Fig. 12—16. Längsschnitte durch den Fuß eines Hühnchens vom achten Brut. tag. Theile aus einer Schnittserie. Färbung mit Hämatoxylin in toto. Vergr. 14.

Fig. 17—23. Sagittalschnitte durch den Fuß eines neun Tage bebrüteten Hühnchens. Schnittserie. Färbung mit Pikrokarmin in toto. Vergr. 14.

Fig. 24. Längsschnitt durch den Fuß einer 10 Tage bebrüteten Ente. Die einzelnen Schnitte mit Karmin gefärbt. Vergr. 14.

Fig. 25—26. Längsschnitte durch den Fuß eines Hühnchens 10—11 Tage bebrütet. Die einzelnen Schnitte in Karmin gefärbt. Vergr. 14.

Fig. 27—28. Längsschnitte durch den Fuß einer 10 Tage bebrüteten Taube. Die einzelnen Schnitte mit Hämatoxylin gefärbt Vergr. 14.

Fig. 29. Schnitt durch den Fuß einer Amsel vom circa achten Bruttag. Färbung mit Hämatoxylin. Vergr. 14.

Fig. 30—33. Schematische Figuren um die Lage des aufsteigenden Fortsatzes zu zeigen.

a aufsteigender Fortsatz.

Fig. 34. Fuß von Morosaurus grandis. Kopie nach Marsh. $^1/_{20}$.

Fig. 35. Tibia, Fibula, Tibiale, Fibulare von Stegosaurus ungulatus nach Marsh. $^1/_{12}$.

Fig. 36. Fuß von Stegosaurus ungulatus nach Marsh. $^1/_{16}$.

Fig. 37. Fuß von Scelidosaurus nach Owen. $^1/_4$.

Fig. 38. Fuß von Camptonotus dispar nach Marsh. $^1/_{12}$.

Fig. 39. Fuß von Loasaurus altus nach Marsh. $^1/_8$.

Fig. 40. Distales Ende der Tibia mit Tibiale von Megalosaurus von hinten. Nach Cuvier. $^1/_4$.

Fig. 41. Dasselbe von vorn. $^1/_4$.

Fig. 42. Distales Ende der rechten Tibia von Compsognathus. 7mal vergrößert. Von außen.

a Seite der Tibia, an welche sich die Fibula legt.

b Theil des Tibiale, wovon der aufsteigende Fortsatz *d* ausgeht.

e Artikulationsstelle der Tibia und des Tibiale.

e Innere abgebrochene Seite der Tibia.

f Theil des Tibiale.

Fig. 43. Dasselbe von vorn. Vergr. 7.

Fig. 44. Linker Fuß von Compsognathus. Natürliche Größe.

Fig. 45. Rechter Fuß von Compsognathus. Natürliche Größe.

Fig. 46. Distales Ende der Tibia und der Fibula von Ornithotarsus nach Cope

Fig. 47. Distales Ende der Tibia eines jungen Straußes von vorn. Nach Huxley. Vergrößerung ?

Fig. 48. Dasselbe von der Seite.

Fig. 49. Schnitt durch das distale Ende der Tibia einer etwa 14 Tage bebrüteten Taube.

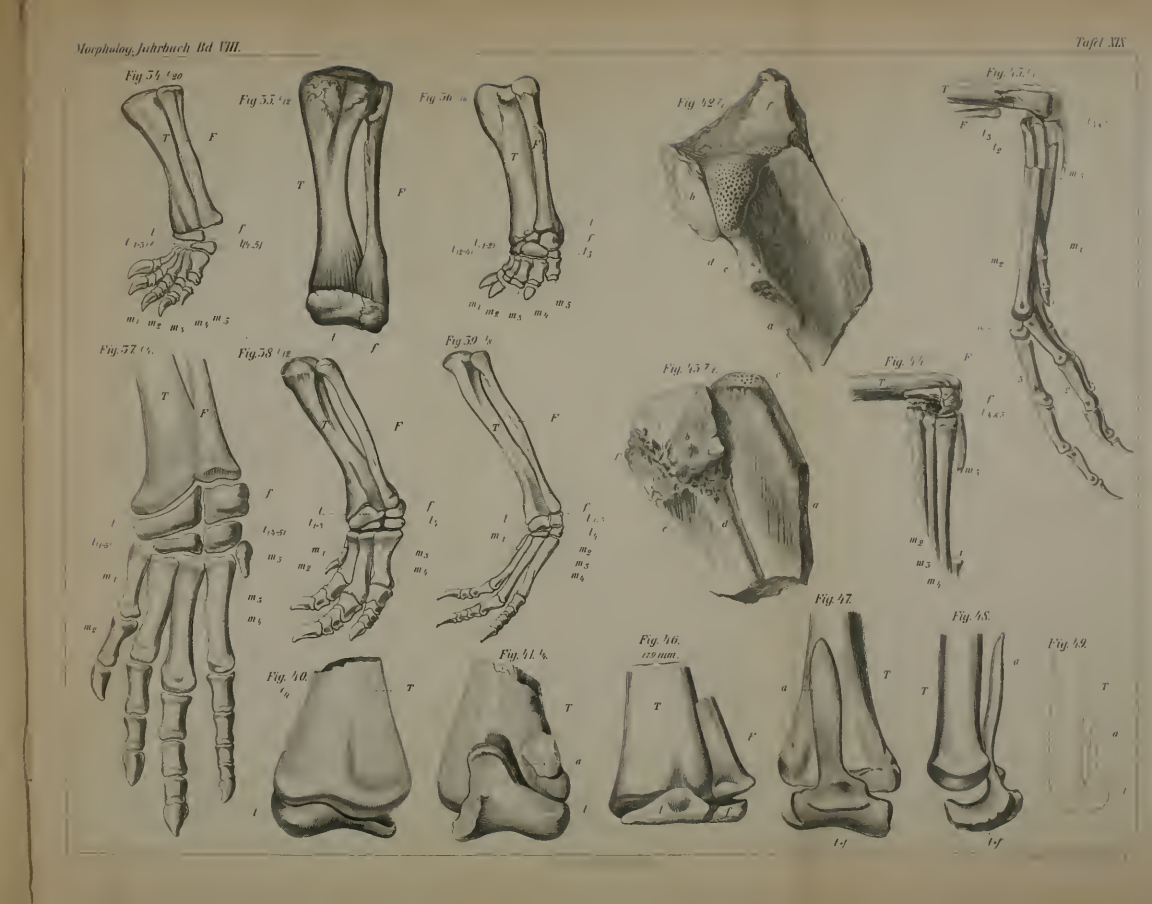
Fig. 54. 1/20
Fig. 55. 1/12
Fig. 56. 1/8
Fig. 57. 1/8
Fig. 58. 1/12
Fig. 59. 1/8
Fig. 40. 1/4
Fig. 41. 1/4
Fig. 46.
129 mm.
Fig. 47.
Fig. 48.
Fig. 49.

Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 25
Fig. 26
Fig. 27
Fig. 28
Fig. 29
Fig. 30
Fig. 31
Fig. 32
Fig. 33

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: 1883

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Baur Georg

Artikel/Article: Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier. Eine morphologische Studie. 417-456