

# Untersuchungen über das Synsacrum und den Schwanz von *Gallus domesticus* nebst Beobachtungen über Schwanzlosigkeit bei Kaulhühnern.

Ein Beitrag zur Frage nach der Homologie der Wirbel und Wirbelregionen.

Von

P. J. du Toit, Zürich.

Mit Tafel XII—XVI und 21 Figuren im Text.

---

## Einleitung.

Vorliegende Untersuchungen wurden zu dem Zwecke unternommen, eine genaue anatomische und embryologische Darstellung der Schwanzlosigkeit der Kaulhühner zu geben. Es stellte sich dabei heraus, daß die Schwanzlosigkeit eine Reihe morphologischer Probleme berührt, denen eine allgemeinere Bedeutung zukommt, deren Diskussion daher unerläßlich schien, so daß sich die ursprünglich als eine vorwiegend deskriptive Arbeit geplante Untersuchung bald zu einer Studie über wichtige vergleichend-anatomische Streitfragen auswuchs.

Ehe ich zur Untersuchung der Kaulhühner schreiten konnte, war es notwendig, das normale Huhn mit Bezug auf die zu vergleichenden Teile genau kennen zu lernen. Dies führte zu einer detaillierten anatomischen Untersuchung des Schwanzes, sowie der angrenzenden Teile beim normalen Huhn, da entsprechende Untersuchungen in diesem Umfange noch nicht ausgeführt worden sind. Des weiteren führte der Vergleich der Wirbelsäule des normalen mit derjenigen des Kaulhuhns zur Erörterung der Frage nach der Homologie der Wirbel, die ihrerseits ein ziemlich eingehendes Literaturstudium erforderte und einige, wie ich hoffe, auch weitere Kreise interessierende Ergebnisse zutage gefördert hat.

Die Hühner, die mir zur Untersuchung überwiesen wurden, erhielt ich vom hiesigen zoologischen Institut. Die Tiere wurden zu Kreuzungsversuchen verwendet, die bald eingestellt wurden.

Die Kaulhühner wurden von Herrn ANDR. WIRTH, ROHRBACH, Kant. Bern bezogen, die übrigen Hühner aus verschiedenen Quellen.

Über die Injektionsmethode, die ich zur Untersuchung der Blutgefäße anwandte, möge einiges mitgeteilt werden. Als Injektionsmasse habe ich eine rote Wachsmasse verwendet. Dieselbe wird folgendermaßen hergestellt: Zwei Teile Wachs werden in einem Porzellantiegel eingeschmolzen. In diese Schmelze bringt man eine Mischung von einem Teil Mennige und einem Teil Zinnober, die vorher gut miteinander verrieben worden sind. Unter fortwährendem Umrühren gießt man dann Terpentin dazu, bis die Masse eine einheitliche Färbung, Konsistenz und den gewünschten Schmelzpunkt zeigt. Nach Gebrauch kann man die Masse erstarren lassen und beliebig oft unter Hinzufügung von Terpentin wieder einschmelzen.

Diese Masse hat sich für meine Zwecke ausgezeichnet bewährt. Erstens ist sie sehr leicht, rasch und in größeren Quantitäten herstellbar. Zweitens erstarrt sie leicht und läßt die Gefäße deutlich hervortreten. Weiter ist der Umstand nicht zu unterschätzen, daß sich die bei der Injektion benutzten Instrumente leicht reinigen lassen.

Zur Injektion habe ich die sog. Rekordspritze nach BARTELS<sup>1)</sup> benutzt und sie sehr praktisch gefunden. Die Injektion erfolgte immer von der Aorta aus, und zwar so, daß ich die Bauchwand nahe dem Rande des Sternum durchschnitt, die Eingeweide, unter möglichster Schonung aller Gefäße, auf die Seite schob, die Aorta etwas kranialwärts von der Abzweigungsstelle der Art. ischiadicae freilegte und die Kanüle hier einführte. Die ganze hintere Rumpfpartie, sowie die Hinterextremitäten können auf diese Weise leicht mit Injektionsmasse gefüllt werden. Es empfiehlt sich, das zu injizierende Tier vorher verbluten zu lassen, und zwar geschieht dies am besten so, daß man dem chloroformierten Tier mittelst Durchschneidung der Halsarterien möglichst viel Blut entzieht.

Bevor ich mich der Darstellung der Ergebnisse meiner Untersuchungen zuwende, sei es mir gestattet, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern Herrn Prof. Dr. A. LANG und Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER meinen aufrichtigsten Dank aus-

---

1) Herr Dr. P. BARTELS, Berlin, hatte die große Freundlichkeit, eine solche Spritze unter seiner persönlichen Kontrolle für mich herstellen zu lassen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

zusprechen für das liebenswürdige Entgegenkommen und das dauernde Interesse, das sie meiner Arbeit schenkten.

---

I. Teil.

**Morphologie.**

**A) Normales Huhn.**

**a) Synsacrum (s. Tafel XII, Fig. 1—5).**

**α) Allgemeines.**

**1. Einteilung des Synsacrum.**

An einem noch mit Muskeln, Haut und Federn versehenen Vogel gelingt es unschwer mit mehr oder weniger Exaktheit, die Grenze zwischen Rumpf und Schwanz festzustellen. Sucht man jedoch die Grenze am Skelette auf, so stößt man alsbald auf nicht unerhebliche Schwierigkeiten. Die älteren Anatomen faßten einfach alle mit dem Becken verwachsenen Wirbel als Sakralwirbel und die darauf folgenden als Kaudalwirbel auf. Wir wissen aber jetzt, daß noch ein großer Teil der unter sich und mit dem Becken verwachsenen Wirbel aus vergleichend-osteologischen und phylogenetischen Gründen zum Schwanz zu rechnen ist.

Bei den lebenden Vertretern der Vorfahren der Vögel, bei den Reptilien, besteht das Sacrum in der Regel aus zwei Wirbeln, die mit dem Ilium in Verbindung stehen. Alle kaudalwärts darauf folgenden Wirbel sind echte Kaudalwirbel. Bei den Vögeln hat sich das Becken, infolge einer stärkeren Inanspruchnahme, beträchtlich vergrößert und sich sowohl kranial wie auch kaudalwärts ausgedehnt. Um dem Becken den erforderlichen Halt zu gewähren, sind viele von den früheren Lumbal- und Kaudalwirbeln mit dem Ilium in Verbindung getreten und sind untereinander und mit den Sakralwirbeln verschmolzen. Diesen Wirbelkomplex, der gewöhnlich den Namen Sacrum führt, werde ich im folgenden Synsacrum nennen, eine Bezeichnung, die sich wiederholt in der Literatur findet, deren Anwendung aber noch nie in konsequenter Weise durchgeführt worden ist. Es scheint mir dieses Vorgehen ein sehr erwünschtes und berechtigtes zu sein, da dadurch jede Zweideutigkeit ausgeschlossen ist. Mit „Sacrum“ ist von den einen Autoren das Verschmelzungsprodukt der „primären Sakralwirbel“ (s. u.), von anderen die gesamte verschmolzene Becken-

wirbelsäule, von noch anderen ein Teil der letzteren bezeichnet worden; unter *Synsacrum* dagegen kann einzig und allein die Gesamtheit aller im Becken verschmolzenen Wirbel verstanden werden.

Über die Zerlegung dieses Wirbelkomplexes in seine einzelnen Abschnitte gehen die Meinungen sehr auseinander. Daß die Sakralwirbel der Reptilien darin vertreten sind, geht aus obiger Überlegung klar hervor, so daß der Schwerpunkt in dieser vielumstrittenen Frage in der Feststellung der Homologa der Sakralwirbel der Reptilien im *Synsacrum* der Vögel liegt. Bei der Besprechung des betreffenden Abschnittes werde ich auf diese Frage näher einzugehen haben.

Wahrscheinlich sind an keinem anderen Knochen des Hühnerskelettes die individuellen Variationen so häufig und auffallend wie gerade am *Synsacrum*. Dies wird allerdings verständlich, wenn wir berücksichtigen, welche durchgreifenden Veränderungen das Becken im Laufe der Phylogenese bei den Vögeln durchgemacht hat. Wir werden der gleichen Variabilität bei der Betrachtung der Nervengeflechte des Beckens nochmals begegnen. Durch diese Variabilität wird die Abgrenzung der Wirbelregionen oft sehr erschwert, und die große Verwirrung, die auf diesem Gebiete in der Literatur herrscht, ist sicher zum Teil auf diesen Umstand zurückzuführen. Ich werde mich in der folgenden Beschreibung an ein normales Becken halten (wie es allerdings nur selten in Wirklichkeit angetroffen wird, da fast immer dieser oder jener Teil von der Norm abweicht) und werde dann auf die vorkommenden Variationen hinweisen.

Ich unterscheide am *Synsacrum* die gleichen Abschnitte wie MIVART, GEGENBAUR, FÜRBRINGER u. a., jedoch glaube ich die sehr auseinandergelassenen Nomenklaturen einer Revision unterziehen zu müssen, und schlage vor, jeder der zum *Synsacrum* verwachsenen Wirbelregionen das Präfix „*synsakro*“ voranzustellen. Dadurch vermeiden wir Ausdrücke wie „*dorso-lumbal*“ oder „*lumbal*“ (Ausdrücke, die übrigens von verschiedenen Autoren für verschiedene Regionen verwendet werden), die nichts über die Zugehörigkeit und Lage der betreffenden Regionen zum *Synsacrum* aussagen. Jeder Zweifel wird durch die hier angeführte Nomenklatur beseitigt, und sie kann ohne weiteres auf alle Vogelbecken angewandt werden.

Es wären demnach folgende Regionen zu unterscheiden (vgl. Taf. XII, Fig. 1):

1. Synsakro-thorakale Wirbel, solche, die mit freien Rippen versehen sind; beim Haushuhn Anzahl: 1.

2. Synsakro-thorako-lumbale Wirbel<sup>1)</sup>, solche, die in der Regel keine freien Rippen tragen, die aber verbreiterte Querfortsätze oder eine Spaltung solcher in Di- und Parapophysen aufweisen; 4.

3. Synsakro-lumbale Wirbel, solche ohne jede Spur von Parapophysen; 4.

4. Synsakro-sakrale Wirbel, kürzer primäre Sakralwirbel oder Acetabularwirbel (GEGENBAUR) genannt, solche mit doppelten Querfortsätzen und rudimentären Rippen, die Homologa der Sakralwirbel der Reptilien; 2.

5. Synsakro-kaudale Wirbel, solche, die auf den primären Sakralwirbeln folgen und den letzten Abschnitt des Synsacrum bilden; 5.

Darauf folgen die kaudalen Wirbel, solche, die frei beweglich, nicht mit dem Becken verbunden sind; 5. Zuletzt kommt das Pygostyl, das aus einer Anzahl verschmolzener Wirbel besteht.

Bei der Zergliederung des Synsacrum verzichte ich auf eine weitere Einteilung in präsakrale, sakrale im engeren Sinne und postsakrale Wirbel. Unter präsakralen Wirbeln des Vogelskelettes verstehen die meisten Autoren<sup>2)</sup> diejenigen Wirbel, die sich vor den primären Sakralwirbeln befinden und noch zum Synsacrum gehören, bei den Säugetieren jedoch versteht man darunter alle vor dem Sacrum gelegenen Wirbel, also bis zum Atlas. Es wäre übrigens noch eine dritte Anwendung des Ausdruckes Präsakralwirbel denkbar, nämlich für alle diejenigen Wirbel, die im Vogelskelett vor dem Synsacrum liegen. Es scheint mir also zweckmäßiger, die Ausdrücke präsakrale, sakrale im engeren Sinne und postsakrale Wirbel zu vermeiden, dagegen in jedem Falle den gemeinten Wirbelabschnitt durch die oben erwähnte Einteilung zu charakterisieren. Daß die Merkmale, wodurch sich die Wirbel der einzelnen Abschnitte unterscheiden, in einigen Fällen deutlich den Stempel funktioneller Anpassung tragen und infolgedessen

---

1) Die Begründung für diesen vielleicht etwas schwerfälligen Ausdruck findet sich bei der Beschreibung des betreffenden Abschnittes.

2) Vgl. MARTIN (1904), p. 94.

stark variieren, wollen wir nicht in Abrede stellen. Wenn aber GARBOWSKI (1896) in neuerer Zeit dafür eintritt, einfach alle mit dem Becken verbundenen Wirbel ohne weitere Unterscheidung als sakrale zu bezeichnen (wie es OWEN [1866] seinerzeit tat), müssen wir, angesichts der vielen vergleichend-anatomischen und embryologischen Befunde, die für die Notwendigkeit einer Einteilung sprechen, den Vorschlag als einen entschiedenen Rückschritt zurückweisen.

## 2. Numerisches über die Gesamtzahl der Synsakralwirbel.

Die Gesamtzahl der zum Synsacrum verschmolzenen Wirbel beträgt normalerweise 16. Vom Atlas aus gezählt sind es die Wirbel 21—36, die diese Verwachsung eingehen. Nicht allzu selten aber besteht das Synsacrum nur aus 15 Wirbeln, und zwar ist es dann gewöhnlich der letzte (fünfte) Synsakrokaudalwirbel, der frei bleibt. GEGENBAUR (1871) gibt die Zahl 16 an für die zum Synsacrum gehörenden Wirbel, dagegen will PARKER<sup>1)</sup> (1891) und neuerdings SHUFELDT (1908) die Zahl 15 festgestellt haben. SHUFELDT gibt als die Zahl der „urosakralen“, d. h. primär-sakralen + synsakrokaudalen Wirbel 6 an, zählt also den letzten synsakrokaudalen Wirbel (Nr. 36) nicht mit. Da er seine Beobachtungen hauptsächlich an Skeletten von *Gallus bankiva* gemacht hat, will ich annehmen, daß bei jener Art dieser Wirbel in der Regel freibleibt. Dazu muß ich aber bemerken, daß an dem einzigen mir zur Verfügung stehenden Skelett von *G. bankiva* der 36. Wirbel eng mit dem vorangehenden verschmolzen ist; bei *G. domesticus* finde ich ihn nur bei zwei von 18 mir vorliegenden Becken frei. Ein anderes Becken weist ein Zwischenstadium auf. Dagegen finde ich bei zwei<sup>2)</sup> von einer großen Anzahl daraufhin untersuchten Skeletten 17 Wirbel eng miteinander verwachsen. Wir müssen also annehmen, daß bei den domestizierten Hühnerrassen sich eine Verlängerung des Beckens nach hinten vollzieht und daß daher eine immer größer werdende Anzahl von Schwanzwirbeln in das Synsacrum aufgenommen wird.

---

1) PARKER gibt für die synsakro-kaudale Region die richtige Zahl 5 an, zählt aber in der synsakro-thorako-lumbalen Region nur 3 Wirbel.

2) Beide Skelette von sog. Houdanhühnern.

## 3. Verlängerung des Synsacrum.

Zuerst seien einige Bemerkungen gemacht über einen anderen Vorgang im Becken, der sich unabhängig von dieser kaudalwärts gerichteten Verlängerung abspielt, der sogar als Gegenstück dazu aufgefaßt werden kann, nämlich eine Wanderung des ganzen Beckens kranialwärts im Sinne ROSENBERGS. Um diese Wanderung nachweisen zu können, legt man eine Querachse durch die Mitte der beiden Acetabula, die als *puncta fixa* für das Becken gelten können. Bei normalen Becken, wie z. B. bei *G. bankiva*, fällt diese „Acetabularachse“ zwischen die proximalen Enden der Parapophysen der zwei primären Sakralwirbel. Diese Lage der Achse darf jedenfalls als ein ursprüngliches Verhalten angesehen werden, und wenn wir eine Verlagerung derselben nachweisen können, dürfen wir auf eine Wanderung des ganzen Beckens in der gleichen Richtung schließen. Nach der Schilderung der Nervengeflechte des Beckens wird es meine Aufgabe sein, auf diese Frage eingehend zurückzukommen. Ich habe diese Bemerkungen nur vorausgeschickt, um dem Einwand zu begegnen, es handle sich in den Fällen einer Vergrößerung der Synsakralwirbelzahl um eine Wanderung des Beckens nach hinten; bei beiden Becken mit 17 Synsakralwirbeln liegt die Acetabularachse vollkommen normal.

Um die Verlängerung des Beckens nachweisen zu können, darf man sich selbstverständlich nicht auf Gesamtlängenmaße des Beckens verlassen, da wir es mit sehr verschiedenen großen Individuen zu tun haben. Ich habe also von der vorderen Gelenkfläche des 1. verwachsenen Wirbels (Nr. 21) bis zur hinteren Fläche des letzten verwachsenen Wirbels, d. h. die Gesamtlänge des Synsacrum gemessen. Ferner habe ich von dem gleichen vorderen Punkt die Entfernung bis zur Spina iliaca posterior, dem hintersten Punkt des Ilium, gemessen. Die Differenz zwischen den beiden Maßen gibt uns den Betrag an, um den das Ilium das Hinterende des Synsacrum nach hinten überragt. Hätte keine Verlängerung stattgefunden, so müßte diese Differenz bei den Becken mit einer größeren Synsakralwirbelzahl (17) viel kleiner sein als bei denen mit einer kleineren Zahl (15), und zwar müßte der Unterschied zwischen beiden Fällen etwa 12—13 mm betragen, denn die betreffenden Wirbel haben durchschnittlich eine Länge von über 6 mm.

Folgende Tabelle gibt die tatsächlichen Maßen einiger Becken wieder:

Zahl der verwachsenen Wirbel	1. Länge des Symsacrum	2. Länge bis zur Sp. il. post.	3. Differenz zwischen 2. u. 1.	Verhältnis 1:3
15	79,3 mm	92,0 mm	12,7 mm	6,2:1
15	79,4 „	91,4 „	12,0 „	6,6:1
16	71,2 „	80,0 „	8,8 „	8,1:1
16	78,3 „	89,0 „	10,7 „	7,3:1
16	70,0 „	81,7 „	11,7 „	6,0:1
16	70,6 „	82,0 „	11,4 „	6,2:1
16	79,7 „	93,2 „	13,5 „	5,9:1
16 <sup>1)</sup>	68,6 „	77,1 „	8,5 „	8,0:1
17	78,4 „	88,0 „	9,6 „	8,2:1
17 <sup>2)</sup>	58,5 „	66,7 „	8,2 „	7,1:1

Bei den beiden Becken mit 15 Symsakralwirbeln überragt die hintere Spitze des Ilium den letzten Symsakralwirbel im Durchschnitt um 12,35 mm. Wenn nun zwei weitere Wirbel hinzugekommen wären, ohne daß eine Verlängerung des Ilium stattgefunden hätte, so würde das hintere Ende des Symsacrum ungefähr in eine Linie mit den hinteren Spitzen des Ilium zu liegen gekommen sein, denn die beiden Wirbel würden zusammen eine Länge von ca. 12,5 mm repräsentieren. In Wirklichkeit aber überragt das Ilium den letzten Symsakralwirbel bei den beiden Becken mit 17 Symsakralwirbeln sogar um 9,6 bzw. 8,2 mm. Diese Maße fallen durchaus nicht außerhalb der Variationsbreite der entsprechenden Masse der Becken mit 16 Symsakralwirbeln, was sich aus der Betrachtung des Verhältnisses der Gesamtlänge des Symsacrum zum Betrag, um den die Spina iliaca posterior den hinteren Symsakralwirbel überragt, ergibt. Dieses Verhältnis schwankt bei den Becken mit der normalen Symsakralwirbelzahl (16) zwischen 5,9:1 und 8,1:1. Die beiden Becken mit 15 Symsakralwirbeln liegen innerhalb dieser Grenzen, ebenso das eine Becken mit 17 Symsakralwirbeln; der Betrag, um den das andere die obere Grenze übersteigt, ist ein minimaler. Wir sehen also, daß die Aufnahme von Wirbeln an der hinteren Grenze des Symsacrum erst nach einer entsprechenden Verlängerung des Ilium stattfindet.

Während der Phylogenese der Vögel hat sich das Becken stark nach hinten verlängert. Dieser Prozeß setzt sich in der Gegenwart bei den Hühnern fort, was übrigens schon aus der Tatsache folgt, daß die beiden Becken mit der größten Symsakral-

1) *Gallus bankiva*.

2) Ein junges Exemplar, daher die niedrigen Zahlen.

wirbelzahl (17) sich auf Grund anderer Merkmale als hoch spezialisiert erweisen. Es liegt die Vermutung nahe, daß auch bei Wildvögeln derselbe Vorgang statthat, womit schon gesagt wäre, daß er nicht auf Kosten der Domestikation zu setzen ist.

Und nun zu den einzelnen Regionen.

β) Spezielles.

1. Synsakro-thorakaler Wirbel (Taf. XII, Fig. 1—4, 2r).

Der 1. synsakrale Wirbel (Nr. 21) besitzt immer ein Paar freier Rippen, wodurch er sich von den folgenden Wirbeln unterscheidet. Dieses Rippenpaar unterscheidet sich nicht von denen des letzten Brustwirbels. Entschieden zu verurteilen ist der Gebrauch des Ausdruckes „Sakralrippen“ („sacral ribs“) für die Rippen dieses Wirbels, wie dies SHUFELDT (1908) tut, da dieser Ausdruck seit GEGENBAUR (1871) von allen Forschern ausschließlich für die Rippenrudimente der primären Sakralwirbel gebraucht wird.

Am erwachsenen Skelette ist die Verwachsung dieses Wirbels mit dem nächsten gewöhnlich eine innige, doch kommt es auch vor, daß zwischen beiden eine scharfe Trennungsnah vorhanden ist, oder endlich, daß er frei bleibt und mit dem nächsten Wirbel artikuliert. An jungen Skeletten trifft man ihn gewöhnlich frei an, oft verwächst er dann später oder er bleibt frei. Bei der Besprechung der Gesamtzahl der synsakralen Wirbel habe ich letzteren Fall unberücksichtigt gelassen, da er mir unwesentlich zu sein scheint. Der vordere Teil des Ilium überragt diesen Wirbel um ungefähr den gleichen Betrag, ob er nun verwachsen ist oder frei bleibt. Ich betrachte ihn also auf jeden Fall als zum Synsacrum gehörend.

Der Wirbelkörper ist in dorsoventraler Richtung abgeflacht, und zwar ist das Verhältnis von Breite zu Höhe ungefähr 2:1. In seiner Mitte ist er etwas eingengt, besonders von den beiden Seiten her. Wenn die hintere Grenze deutlich ausgeprägt ist, oder wenn der Wirbel mit dem nächsten artikuliert, ist die hintere Fläche ebenso wie die vordere etwas verbreitert. Die vordere Gelenkfläche ist annähernd nierenförmig. Von vorn betrachtet ist sie im Frontalschnitt konvex, im Sagittalschnitt konkav, mit anderen Worten, es ist hier ein für die Vögel typisches Sattelgelenk vorhanden. Wenn die hintere Fläche frei bleibt, zeigt sie ebenfalls die Sattelgelenkform, doch ist sie abgeflachter als

die vordere. Die Länge des Wirbelkörpers übertrifft seine Breite um ungefähr das Doppelte; wenn er frei bleibt, ist die Länge beträchtlicher, auch ist die Wirbelkörperhöhe im Verhältnis zur Breite dann größer, d. h. der ganze Wirbelkörper nähert sich dann mehr der Gestalt eines ihm vorangehenden Thorakalwirbels. Am unteren Rande der vorderen Sattelfläche ist der Wirbelkörper in seiner Mitte in einen kleinen Zipfel ausgezogen, der als Muskelansatzstelle dient. Er ist infolgedessen nur bei erwachsenen Skeletten zu beobachten.

Wenn wir vom Wirbelkörper dorsalwärts gehen, treffen wir an der Basis des Querfortsatzes auf die Gelenkfläche für das Capitulum costae. Die Fläche ist von ovaler bis birnförmiger Gestalt und liegt, oft etwas erhöht, auf einer flachen Leiste, die von dem Oberrand der vorderen Sattelfläche zur unteren Kante des Wirbelquerfortsatzes verläuft. Von der hinteren Gelenkfläche (oder ihrer Verwachsungsnaht) geht eine ähnliche Leiste zur unteren Kante des Querfortsatzes oder Diapophyse. Die zwei erwähnten Leisten vereinigen sich zu der stark vorspringenden ventralen Leiste der Diapophyse, die dorsalwärts abgeflacht ist. Diese dorsale Platte setzt sich nach vorn in eine Leiste fort, die bis zur Basis der Präzygapophyse verläuft, nach hinten in eine dünnere, noch stärker vorspringende Leiste, die zur Postzygapophyse oder deren Verwachsungsstelle zieht. Der proximale Teil der Diapophyse erhält dadurch einen T-förmigen Querschnitt. Distalwärts wird sie dicker und massiver, so daß die T-Form in ein Dreieck übergeht. Diese Dreiecksgestalt stellt gewissermaßen die untere Fläche eines Keiles dar, die als Artikulationsfläche des Tuberculum costae fungiert. Die obere Fläche des Keiles wird gebildet von der Verwachsungsfläche der Diapophyse mit dem Ilium. Sie ist mehr oder minder groß, je nach der Innigkeit der Verwachsung, und erstreckt sich auf die dorsale Fläche der Diapophyse.

Hinter der Diapophyse, an deren Basis, liegt in der Vertiefung zwischen den beiden nach hinten verlaufenden Leisten stets ein Foramen pneumaticum. Seine Größe ist sehr variabel, bald füllt es die ganze Vertiefung aus, bald ist es nur als eine kleine Öffnung zu sehen. Vor der Diapophyse an der entsprechenden Stelle findet sich häufig ein ähnliches Foramen, das viel kleiner als das hintere ist.

Die Präzygapophysen sitzen auf dem dorso-lateralen Vorderende des Neuralbogens in der Höhe der oberen Ansatzstelle der

Diapophyse. Sie sind nicht scharf gegen den Neuralbogen abgegrenzt, sondern scheinen aus ihm herauszuwachsen. Ihre Artikulationsflächen bilden mit der Sagittalebene einen Winkel von ca.  $45^{\circ}$ . Die Gelenkflächen schauen also nach oben, innen und etwas nach vorwärts und haben eine mehr oder weniger ovale Gestalt.

Die Postzygapophysen sind in der Regel mit den Präzygapophysen des nächstfolgenden Wirbels verwachsen. In diesem Falle sieht man nur eine seichte schräg verlaufende Erhebung am Vorderrande des Neuralbogens des nächsten Wirbels. Bleibt der synsakro-thorakale Wirbel jedoch frei, so sind auch die Postzygapophysen gut ausgebildet. Sie entspringen auf dem Hinterrande des Neuralbogens, liegen der Medianebene näher als die Präzygapophysen und schauen mit ihren Gelenkflächen nach abwärts, außen und hinten.

Die Spina dorsalis ist sehr verschieden ausgebildet, je nachdem der Wirbel verwachsen oder frei ist. In ersterem Falle verwächst die Spina vollständig mit den folgenden zu der Crista sacralis, dessen Form wir besser bei der Betrachtung des gesamten Synsacrum studieren können. Bleibt der Wirbel frei, so erhebt sich die Spina, etwas nach hinten geneigt, als rechtwinklige Platte, von etwa gleicher Höhe wie der übrige Teil des Wirbels. Ihre Breite von vorn nach hinten beträgt etwa die Hälfte ihrer Höhe. Das obere Ende ist etwas verdickt und nach vorn gebogen. Hier findet man oft an Skeletten von älteren Tieren verknöcherte Sehnenenden der sich hier ansetzenden Muskeln. Die Spina dorsalis umschließt dann mit der Crista sacralis ein schlitzförmiges Fenster.

Der Wirbelkanal ist annähernd kreisrund, selten dorsoventral etwas abgeflacht.

Am hinteren lateralen Rande des Neuralbogens befindet sich ein großer beinahe kreisrunder Ausschnitt für den Durchtritt der Spinalnerven. Die hintere Begrenzung dieses Ausschnittes bildet natürlich der Neuralbogen des nächsten Wirbels.

## 2. Synsakro-thorako-lumbale Wirbel.

Dieser Abschnitt besteht normalerweise aus vier Wirbeln, die eng miteinander verschmolzen sind, so daß am Skelett des erwachsenen Tieres keine Spur der Verwachsungsnähte mehr zu erkennen ist. Allesamt sind sie dadurch gekennzeichnet, daß sie starke Querfortsätze besitzen. Über die Deutung dieser Quer-

fortsätze wird gestritten. Der Querfortsatz des 1. Wirbels zeigt im wesentlichen die gleiche Gestalt wie der des vorangehenden Wirbels. Er ist kürzer als jener, und, da sich keine Rippe an ihm ansetzt, fehlt ihm die Gelenkfläche für Capitulum und Tuberculum costae. Sein Ende, das mit dem Ilium verwächst, breitet sich, besonders bei alten Individuen, stark aus und kann dann sogar mit den Querfortsatzenden des vorangehenden und des folgenden Wirbels zu einer dünnen Platte verschmelzen. Der Querfortsatz des 2. Wirbels ist noch kürzer und schwächer als der des ersten. Während der Querfortsatz des 1. Wirbels ziemlich genau quer zur Längsachse verläuft, nimmt der des 2. Wirbels eine etwas mehr kraniale Verlaufsrichtung. Er ist von vorn nach hinten zusammengedrückt und hat die Gestalt einer vertikal stehenden Platte. Die Abflachung ist in seiner mittleren Partie am stärksten, wodurch er in eine ventrale und eine dorsale Spange gesondert wird. Die Verbindungsplatte dieser zwei Spangen scheint bei diesem Wirbel niemals durchbrochen zu sein. Bei dem 3. synsakro-lumbalen Wirbel ist diese vertikale Ausbreitung noch weiter vorgeschritten. Die ventrale Spange ist mächtig stark und im Querschnitt beinahe rund. An ihrem unteren Rand setzt sich die verbindende Platte an, die eine Verbindung mit dem dorsalen Schenkel vermittelt. Diese Platte ist sehr dünn und ist in vielen Fällen durchbrochen, so daß der Querfortsatz sich dann in einen ventralen und einen dorsalen Schenkel spaltet. Bei dem 4. Wirbel dieses Abschnittes hat sich die Spaltung endgültig vollzogen. Der ventrale Schenkel ist von ovaler Gestalt auf dem Querschnitt und stößt mit ausgebreitetem Ende gegen das Ilium. Er ist vollständig gesondert von dem dorsalen Schenkel, nur eine schwache Crista, die am Neuralbogen entlang läuft, deutet noch auf einen Zusammenhang hin. Ausnahmsweise kann die Crista noch als Platte ausgebildet sein, die dann die beiden Schenkel miteinander verbindet, wie bei den vorangehenden Wirbeln.

Der ventrale Schenkel schiebt sich allmählich ventralwärts vor gegen den Wirbelkörper. Bei dem 2. Wirbel entspringt er schon an der Basis des Neuralbogens. Die ventralen Schenkel des 3. und 4. Wirbels entspringen direkt vom Wirbelkörper. Die beiden letzteren nehmen einen ziemlich parallelen Verlauf quer zur Längsachse des Körpers. Die dorsalen Schenkel aller dieser Wirbel dagegen verlaufen etwas nach vorn, die vorderen mehr, die hinteren weniger. Ihre Enden sind sämtlich ausgebreitet

und sind oft untereinander und mit den Enden der folgenden Querfortsätze zu einer dünnen Platte, die dem Ilium anliegt, verschmolzen.

Nun drängt sich uns die Frage auf: Was sind die ventralen Schenkel der Querfortsätze dieser Wirbel? Gerade am Hühnerskelett können wir sehr schön beobachten, wie der Querfortsatz sich allmählich in dorsoventraler Richtung verbreitert, um zu einer dünnen Platte zu werden, die sich schließlich in zwei Teile sondert. Schon am 1. synsakro-dorso-lumbalen Wirbel (Nr. 22) macht sich die Tendenz bemerkbar, eine ventrale Spange abzuspalten. Bei dem 2. ist der Prozeß weiter vorgeschritten, um bei dem 3. und 4. bzw. bei letzterem allein sich endgültig zu vollziehen. Die allmähliche Entstehungsweise dieser ventralen Schenkel hat GEGENBAUR (1871) veranlaßt, sie als einfache „Parapophysen“ aufzufassen, ohne ihnen den Besitz eines Rippenrudimentes zuzuschreiben. GADOW (1891) folgt GEGENBAUR in dieser Auffassung. SABATIER (1877), FÜRBRINGER (1888) und in neuester Zeit MARTIN (1904) dagegen fassen die „Parapophysen“ sämtlicher Synsakralwirbel, wo solche sich finden, als rudimentäre Rippen auf. Ich glaube ebenfalls in dem ventralen Teil eines jeden dieser Querfortsätze ein Rippenrudiment erkennen zu müssen. Die gleichen Gründe, die von HOLL und anderen für das Vorhandensein von Rippenrudimenten in den Lendenwirbelquerfortsätzen der Säugetiere geltend gemacht worden sind, gelten in dem gleichen Maße auch für das Vogelskelett. Weder hier noch dort lassen sich diese Rudimente für gewöhnlich durch die Art ihrer Verknöcherung als solche erkennen, doch scheinen andere Befunde und Überlegungen in beiden Fällen für diese Auffassung zu sprechen.

Wenn wir uns nach der Herkunft dieser synsakro-thorakolumbalen Wirbel umsehen, können wir mit großer Sicherheit sagen, sie seien aus früheren echten thorakalen Wirbeln hervorgegangen. Der jetzige synsakro-thorakale Wirbel des Huhnes führt uns diesen Übergang von echten thorakalen in synsakrale Wirbel vor Augen. Wir hätten es also hier mit Wirbeln zu tun, die früher gut ausgebildete Rippen besaßen. Diese Wirbel wären dann mit dem Synsacrum verschmolzen, und die Rippen gingen, weil sie hier im Becken viel an Bedeutung einbüßten und überflüssig wurden, verloren. Dieser Prozeß, wie auch die Aufnahme dieser Wirbel ins Becken vollzog sich natürlich von hinten nach vorn. Beim Huhn besitzt normalerweise nur der 1.

synsakrale Wirbel Rippen; bei anderen Vögeln sind es deren mehrere. Als Reminiszenz dieses früheren Stadiums treten noch sehr häufig an dem 1. synsakro-thorako-lumbalen Wirbel (Nr. 22) Rippen auf. Diese Rippen können stark ausgebildet sein wie das vorangehende Rippenpaar, oder sie können nur eine rudimentäre Ausbildung zeigen, so daß sie nur mittelst eines Tuberculum costae mit dem Querfortsatz artikulieren und eines Collum costae entbehren, oder diese Gelenkverbindung kann überhaupt fehlen und das Rippchen nur als kürzere oder längere Fortsetzung des Querfortsatzes erscheinen. Endlich sei bemerkt, daß diese „überzählige Rippe“ oft nur an der einen Seite des Körpers auftreten kann.

Es ist dies die gleiche Erscheinung, die wir bei den Säugetieren antreffen, bei denen häufig der 1. Lendenwirbel ein Rippenpaar trägt. Bei den Säugetieren ist diese Erscheinung in dem Sinne gedeutet worden, daß die Rippenanlagen, die in jedem Lendenwirbelquerfortsatz vorhanden sind, an dem 1. Lendenwirbel zur Ausbildung gelangen können. Bei den übrigen Lendenwirbeln lassen sich die Rippenrudimente nicht direkt nachweisen, doch darf man auf ihr Vorhandensein schließen, schon aus dem Grunde, weil am letzten Lumbalwirbel ebenfalls ein Rippenrudiment unter Umständen entstehen kann.

Das gelegentliche Auftreten des Rippenpaares am 22. Wirbel des Hühnerskelettes scheint mir in ebenso unzweideutiger Weise auf das Vorhandensein von Rippenrudimenten in allen den Querfortsätzen dieser Region hinzudeuten. Es wäre widersinnig, anzunehmen, daß der 1. synsakro-thorako-lumbale Wirbel, dessen Querfortsatz schwächer als die der übrigen Wirbel dieser Region ist, ein Rippenrudiment in sich enthalten sollte, während die anderen eines solchen entbehrten. Daß nur an dem 1. Wirbel Rippen auftreten, ist nicht zu verwundern, da er direkt an den Thorax angrenzt. Das stimmt auch vollkommen mit den Erfahrungen in anderen Wirbeltierklassen überein.

Nach dem Gesagten und nach dem, was noch später über die Phylogenie der Vögel zu sagen sein wird, scheint es mir notwendig, das Vorhandensein von Rippenrudimenten in den ventralen Schenkeln der Querfortsätze der synsakro-thorako-lumbalen Wirbel anzunehmen. Dadurch hat die vielleicht etwas langatmige Bezeichnung „synsakro-thorako-lumbal“ für diese Region ihre Begründung erfahren. Zur Unterscheidung von den an-

grenzenden Regionen wäre eine kürzere Bezeichnung unzuweckmäßig gewesen.

Die Vergrößerung und eventuelle Spaltung der Querfortsätze dieser Wirbel betrachte ich, als hervorgerufen durch Anpassung an die eigenartige Ausgestaltung des präacetabularen Teiles des Ilium, als sekundär.

Eine der allerhäufigsten Variationen am ganzen Synsacrum ist das Fehlen der Parapophysen des 4. synsakro-thorakolumbalen Wirbels (Nr. 25). Diese Variation ist sogar häufiger als das normale Vorhandensein derselben. Wenn dieses Parapophysenpaar fehlt, ist das vorangehende Paar gewöhnlich um so stärker ausgebildet, um den vorderen Teil des Ilium, der gerade hier seine Hauptstütze sucht, zu festigen. Übergänge sind nicht selten. So finden sich Fälle, bei denen entweder an der einen Seite oder beiderseits ein dünner Fortsatz mit dem Ilium in Verbindung tritt. Dieser Fortsatz kann auch als kleiner Stummel ausgebildet sein, ohne das Ilium zu erreichen. Wenn SHUFELDT (1908) für die Zahl der Wirbel des synsakro-lumbalen Abschnittes 5 angibt, so hat er offenbar diesen Wirbel diesem Abschnitt zugezählt, weil er wahrscheinlich lauter Becken mit dieser Variation vor sich hatte. Nun ist allerdings zu bemerken, daß an dem mir vorliegenden Skelett von Gallus bankiva dieser Querfortsatz ebenfalls fehlt, und SHUFELDT hat diesen Befund anscheinend bei einer größeren Anzahl Skelette dieser Art gemacht; es scheint also auf den ersten Blick, als ob SHUFELDT berechtigt wäre, das Fehlen dieses Querfortsatzes als Norm anzunehmen und den 25. zum nächsten Abschnitt zu rechnen. Ich halte es aber für sehr unwahrscheinlich, daß das Auftreten dieser Parapophysen als sekundär zu betrachten ist, denn sie sind gerade an den Skeletten vorhanden, die, bezüglich der Lage der Acetabularachse, des Verhaltens der Nervengeflechte, sowie auf Grund später zu erörternden Überlegungen, als primitiv aufgefaßt werden müssen. Es scheint außerdem die Tendenz zu bestehen, den Raum für die Nieren im Becken zu vergrößern, und dies mag vielleicht dazu beigetragen haben, diese Parapophysen zum Schwinden zu bringen. MARTIN (1904) kommt auf Grund seiner Untersuchungen an Taubenskeletten zu der Überzeugung, daß diese Parapophysen dort ebenfalls sekundär fehlen. Bei Gallus bankiva sind sie wahrscheinlich verloren gegangen, nachdem das Haushuhn schon entstanden war. Wollen wir dieses Fehlen nicht als etwas Sekundäres betrachten, so sind wir genötigt anzunehmen, daß ein

früher vorhandener Querfortsatz in der Synsakrolumbalregion verloren gegangen ist, um später ohne ersichtlichen Grund wieder aufzutauchen, was schwerlich mit der Erscheinung der Irreversibilität in der tierischen Genese zu vereinbaren wäre. Auf diesen Punkt kommen wir zurück.

Der Wirbelkörper des ersten dieser Wirbel ist nur wenig mehr abgeflacht als der des vorangehenden, dagegen stellt sich im Bereiche des 2. Wirbels eine plötzliche Abflachung des Wirbelkörpers ein, die besonders seinen mittleren Teil betrifft. Der Wirbelkörper des 3. Wirbels ist schon viel niedriger, und der des letzten ist beinahe papierdünn geworden. Diese extreme Abflachung des Wirbelkörpers kennzeichnet besonders den nächsten Abschnitt und ist selbstverständlich mit der starken Erweiterung des Wirbelkanales in Zusammenhang zu bringen. Die seitlichen Partien der Wirbelkörper werden nicht in so hohem Maße von dieser Abflachung betroffen, da sich dort, jedenfalls an den zwei letzten Wirbeln, bei denen ja die Abflachung am ausgeprägtesten ist, die Parapophysen ansetzen. Die Wirbelkörper dieser ganzen Region werden allmählich breiter. Die größte Wirbelkörperbreite im ganzen Synsacrum findet sich oft am letzten Wirbel dieses oder dann am 1. oder 2. des nächsten Abschnittes.

Im Bereiche des 1. Wirbels dieses Abschnittes entsteht in der Medianlinie eine Einsenkung, die sich allmählich vertieft, um am Anfang des synsakrokaudalen Abschnittes zu verschwinden. Durch dieses Tal, in dem die Aorta descendens verläuft, wird die dünne Partie der Wirbelkörper in den Wirbelkanal hineingetrieben. Es hängt dies damit zusammen, daß das Rückenmark beim Embryo, verglichen mit demjenigen des erwachsenen Tieres, stärker angelegt wird, um nachher wieder an Umfang abzunehmen. Dadurch konnte die Aorta den dünnen Boden leicht in den Kanal einstülpen. Beim eben ausgeschlüpften Hühnchen ist dieses Tal erst in seinen Anfängen zu beobachten.

Bezüglich der Foramina intervertebralia sei hier bemerkt, daß sie in dieser Region am Skelette des erwachsenen Tieres in zwei übereinanderliegende Löcher gesondert sind. Am Skelette eines jungen, bis etwa 6 Monate alten Tieres ist ein einziges Foramen als länglicher Spalt vorhanden. Später wächst eine Scheidewand hinein.

Da diese Wirbel spurlos miteinander verwachsen sind, ist von Prä- und Postzygapophysen sowie anderen Gelenkverbindungen nichts zu sehen.

## 3. Synsakro-lumbale Wirbel.

Diese Region, die normalerweise aus vier Wirbeln besteht, ist dadurch gekennzeichnet, daß ihren Wirbeln jede Spur von Parapophysen fehlt. Wie schon oben erwähnt, teilt oft der letzte Wirbel des vorhergehenden Abschnittes dieses Merkmal mit diesen Wirbeln. Gewöhnlich wird als Grund für das Fehlen der Parapophysen das Austreten der großen Nervenwurzeln des Plexus ischiadicus zwischen diesen Wirbeln angegeben. Dieser Grund scheint mir ungenügend, erstens weil das bloße Vorhandensein einer großen Nervenwurzel nicht genügt, einen Wirbelquerfortsatz zum Schwinden zu bringen, und zweitens, weil er uns nicht das häufige Fehlen der Parapophysen des vorangehenden Wirbels erklärt, da hier das Fehlen nicht durch die Stärke der Nervenwurzeln bedingt wird (s. unten). Meiner Ansicht nach fehlen die Parapophysen einfach, um den Nieren, die diesen Raum ausfüllen, mehr Platz zu verschaffen. Wenn nun durch ein zu enges Becken oder aus irgend einem anderen Grunde noch mehr Raum beansprucht wird, muß entweder der diesem Abschnitt vorangehende Wirbel (der letzte synsakro-thorako-lumbale Wirbel), oder der erste auf diesen Abschnitt folgende Wirbel (der 1. Acetabularwirbel) oder endlich beide zusammen ihre Parapophysen einbüßen.

Die Wirbelkörper dieses Abschnittes sind zu einem einheitlichen Gebilde verschmolzen, das allmählich nach hinten an Breite abnimmt. Die Grenzen zwischen den einzelnen Wirbeln würden gar nicht mehr zu erkennen sein, wenn nicht die kleinen Intervertebralarterien ihre Spuren im Knochen hinterlassen hätten. Diese sind als undeutliche schräg nach vorn verlaufende Rinnen zu erkennen. Oft genügt auch dieses Merkmal nicht, die Zahl der in diesem Abschnitt verschmolzenen Wirbel festzustellen, was dann am besten mit Hilfe der intervertebralen Foramina geschieht.

Der Wirbelkanal erreicht in dieser Zone seine größte Ausdehnung. Sein Boden wird von den beinahe papierdünnen Wirbelkörpern gebildet, die hier, infolge der oben erwähnten Talbildung, in den Kanal eingestülpt sind. Die seitlichen Partien der Wirbelkörper sind etwas mächtiger. Der Kanal zeigt besonders nach oben eine sehr starke Ausdehnung. An der Innenseite eines jeden Wirbelbogens ist außerdem eine tiefe Rinne zu sehen, die dem Kanal einen noch größeren Raum gibt. Diese Rinne entspringt am unteren Teile des Wirbelbogens hinter dem Nervenloch, verläuft dann an der Wirbelkanaldecke entlang und steigt

auf der anderen Seite nach abwärts. Da das Foramen intervertebrale nicht mitten zwischen zwei Wirbeln liegt, sondern durch einen Ausschnitt am Hinterrande eines Neuralbogens gebildet wird, so folgt daraus, daß diese Rinne im vorderen Abschnitt eines jeden Wirbelbogens verläuft. Die Rinnen sind von außen nicht wahrzunehmen, sie sind also keine Ausbuchtungen, sondern Aushöhlungen im Neuralbogen. Die erste Rinne ist am vorletzten synsakro-thorakolumbalen Wirbel zu erkennen, die letzte am 2. Acetabularwirbel.

Die Diapophyse des 1. Wirbels ist kurz, ziemlich stark und an ihrem Ende ausgebreitet. Sie entspringt von der oberen seitlichen Umbiegungsstelle des Neuralbogens, aus dem Abschnitt derselben, der nicht durch die oben erwähnte Rinne eine Aushöhlung erfahren hat. Sie verläuft dann dorso-lateralwärts, ungefähr senkrecht zur Körperlängsachse. Ihr distales Ende verschmilzt dann gewöhnlich mit den distalen Enden der angrenzenden Wirbel und tritt in Verbindung mit der Innenfläche des Ilium. Bezüglich der Verlaufsrichtung bildet diese Diapophyse einen Übergang in der Reihe. Die ihr vorangehenden Diapophysen verlaufen sämtlich mehr oder weniger kranialwärts, die ihr folgenden kaudalwärts, ihre eigene Richtung folgt gewöhnlich der lateralen. Die Diapophysen der folgenden Wirbel entspringen ähnlich, nehmen an Länge zu und verlaufen mehr oder weniger nach hinten geneigt zum Iliumrande. Die Diapophyse des 1. Wirbels umschließt mit der des letzten synsakro-dorso-lumbalen Wirbels ein rundes Fenster; ein ebensolches, jedoch kleineres Fenster bleibt zwischen den Querfortsätzen des 1. und 2. synsakro-lumbalen Wirbels frei. Eine dünne Knochenplatte (Diapophysialplatte), die nur hier und da zwischen den Fortsätzen durchlöchert ist, verbindet die darauffolgenden Diapophysen. Je weiter wir nach hinten schreiten, um so stärker wird diese Platte. Auf ihrer Unterseite erheben sich die Querfortsätze wie Leisten.

Die Intervertebralforamina sind hier, wie im vorhergehenden Abschnitt, als doppelte Löcher vorhanden; in beiden Fällen tritt die Scheidewand erst spät auf.

#### 4. Synsakro-sakrale Wirbel.

Wir kommen jetzt zu den beiden Acetabular- oder primären Sakralwirbeln. Acetabularwirbel hat GEGENBAUR (1871) sie genannt, weil sie bei den meisten Vögeln zwischen den beiden Acetabula liegen, und eine besonders starke Verbindung zwischen diesen Wirbeln und den Acetabula im Becken hergestellt wird.

Primäre Sakralwirbel nennt man sie — der Ausdruck stammt ebenfalls von GEGENBAUR — weil diese die Vertreter der beiden Sakralwirbel der Reptilien im Synsacrum des Vogels sind. Sie zeichnen sich durch den Besitz von starken ventralen Querfortsatzschenkeln aus, die, wie wir sehen werden, rudimentäre Rippen in sich enthaltende Parapophysen sind.

Sie sind mit dem vorhergehenden und dem folgenden Abschnitt innig verschmolzen. Ihre Wirbelkörper sind abgeflacht, jedoch weniger stark als bei den synsakro-lumbalen Wirbeln. Die Parapophyse des 1. Wirbels stellt gewöhnlich eine schlanke Knochenstange dar, die mit verdicktem Ende am Seitenrand des vorderen Abschnittes des Wirbelkörpers entspringt, sich gegen ihr distales Ende wieder verdickt, mit der ihr zugehörigen Diapophyse verschmilzt und mit dem Ilium in Verbindung tritt. Ihre Verlaufsrichtung erfährt von der lateralen Richtung eine Ablenkung nach hinten. Eine Knochenleiste, die von der Parapophyse am Neuralbogen entlang zur Diapophyse, ähnlich wie bei dem letzten synsakro-thorako-lumbalen Wirbel, verläuft, deutet auch hier auf einen Abspaltungsprozeß der beiden Querfortsatzschenkel voneinander hin. Am Querfortsatz des 2. Acetabularwirbels ist diese Leiste deutlicher ausgeprägt und kann hier sogar zu einer völligen Verbindung der beiden Schenkel führen. Vielfach ist die Verbindungsplatte nur von einem kleinen Fenster durchbrochen. Dieser Vorgang ist bei dem 1. synsakro-kaudalen Wirbel weitergeführt, bei denen die Parapophyse regelmäßig vermittels einer starken Knochenplatte mit der Diapophyse verbunden ist. Ausnahmsweise läßt sich aber auch der Fall beobachten, daß diese Platte durchbrochen ist, und Para- und Diapophysen getrennt daliegen. Wir haben es also hier in umgekehrter Reihenfolge mit dem gleichen Vorgang wie bei den synsakro-thorako-lumbalen Wirbeln zu tun.

Die verdickten Enden der Parapophysen der Acetabularwirbel verschmelzen miteinander und mit ihren Diapophysen. Zu diesem Komplex kommt außerdem die Diapophyse des letzten Synsakrolumbalwirbels, die einen sehr schrägen Verlauf nimmt, um mit den anderen Fortsätzen in diesem Punkt zusammenzutreffen. Diese Stelle ist also besonders geeignet, dem Acetabulum bzw. der Hinterextremität eine starke Stütze zu bieten. Wenn man das Becken gegen das Licht betrachtet, kann man auch eine verdickte Stelle im Ilium, die vom Acetabulum zu diesen Querfortsatzenden verläuft, beobachten.

Die Diapophysen dieser Wirbel bieten nichts Auffallendes. Sie verlaufen als Knochenleisten in der Diapophysialplatte, in der gleichen Richtung wie die Parapophysen, um an ihren Enden mit einander zu verschmelzen. Der Wirbelkanal ist abgeflacht, besonders durch das Vordringen des erwähnten Tales in sein Lumen.

Es erübrigt noch, einer Variation zu gedenken, deren häufiges Vorkommen dem Ungeübten das Auffinden der primären Sakralwirbel sehr erschweren kann. Es ist dies das Fehlen der Parapophysen am 1. Acetabularwirbel. Alle Übergänge von stark ausgebildeten Fortsätzen bis zu deren völliges Schwinden lassen sich beobachten. So können die Parapophysen sehr dünn sein, oder die Parapophyse der rechten oder linken Seite fehlt, oder endlich verschwinden beide vollständig. Nun muß ich entgegen der Behauptung GEGENBAURS betonen, daß diese Variation bei Embryonen nach dem 8. Brüttag und ausgeschlüpften Hühnchen eben so häufig ist wie bei ausgewachsenen Tieren. GEGENBAUR behauptet nämlich, daß die Parapophysen dieser Wirbel bei Embryonen immer „sehr ausgebildete Querfortsätze besitzen, die im Vergleiche zu denen der folgenden Wirbel auch beträchtlich länger sind“ (1871, S. 195). Dies trifft zu für die Fälle, bei denen beide Parapophysenpaare ausgebildet werden, wenn jedoch bei dem ausgewachsenen Tier das erste Paar fehlt, so fehlt es schon bei dem älteren Embryo. Die Anlage wird jedenfalls schon in frühen Embryonalstadien unterdrückt. Auf diese Frage wird nochmals im entwicklungsgeschichtlichen Teil dieser Abhandlung zurückzukommen sein.

### 5. Sinsakro-kaudale Wirbel.

Wie schon bei der Erörterung der Gesamtzahl der zum Sinsacrum verwachsenen Wirbel bemerkt, kann sich dieser Abschnitt beim Huhn aus 4, 5 oder 6 Wirbeln zusammensetzen. Ich wähle zur Beschreibung den Fall mit der Normalzahl 5.

Der 1. Wirbel unterscheidet sich von den 2 vorangehenden Acetabularwirbeln durch die schwächere Ausbildung seines Querfortsatzes. Dieser besteht aus einer senkrecht stehenden Platte, die an ihrer dorsalen Kante eine Verdickung aufweist, die eigentliche Diapophyse, und an ihrer ventralen Kante eine wohlausgebildete Spange trägt, den Anfang der Parapophyse. Diese Platte ist oft durchbrochen, wodurch eine Trennung in Di- und Parapophyse zustande kommt. In diesem Falle nähert sich der 1. sinsakro-kaudale Wirbel seinem Aussehen nach den Acetabularwirbeln, er

bildet dann gewissermaßen einen Übergang von den letzteren zu den auf ihn folgenden Synsakrokaudalwirbeln. Für gewöhnlich setzt sich seine Parapophyse nicht so tief am Wirbelkörper an wie bei den Acetabularwirbeln, sondern mehr der Basis des Neuralbogens genähert. Sie nimmt einen etwas mehr kaudalen Verlauf als die des 2. Acetabularwirbels und verschmilzt in ihrem distalen Teil mit der ihr zugehörigen Diapophyse. Zusammen verbreitern sie sich dann, um mit dem Iliumrande in Verbindung zu treten. Die Diapophyse ist mit der oben erwähnten Diapophysialplatte in Verbindung, die in dieser Gegend keine Durchlöcherung aufweist.

Der Wirbelkörper ist innig mit den benachbarten verwachsen. Trennungsnähte lassen sich am erwachsenen Skelett nicht nachweisen. Der Wirbelkörper ist nicht mehr so stark abgeflacht wie im synsakro-sakralen Abschnitt und hat auch keine Einsenkung in seiner Mitte.

Der Wirbelkanal ist beinahe kreisrund. Von einer Spina dorsalis ist keine Spur wahrzunehmen. Die Diapophysialplatten der beiden Seiten treffen sich auf der Rückseite und bilden hier eine Vertiefung.

Die nächsten Wirbel verhalten sich im wesentlichen ähnlich wie der erste. Der Querfortsatz des 2. ist etwas stärker ausgebildet, besonders in seinem ventralen, parapophysialen Teil. Dieser verbreitert sich in horizontaler Richtung etwas mehr, wodurch er von der Verbindungsplatte stärker abgehoben wird. Dies ist in noch ausgesprochenerer Weise der Fall beim 3. synsakrokaudalen Wirbel. Seine Parapophyse entspringt am Wirbelkörper selbst und verläuft weniger kaudalwärts als die vorangehende. Das distale Ende des ganzen Querfortsatzes ist stark verdickt und steht mit der Crista ischiosacralis des Ilium in Verbindung. Entsprechend der schräg nach hinten und unten stehenden Querfortsatzplatte dieses Wirbels wird hinter derselben eine Tasche gebildet, die jedoch von keinem Organ ausgefüllt wird.

Die Parapophyse des nächsten 4. Synsakrokaudalwirbels steht fast genau quer zur Körperlängsachse. Sie ist noch stärker verbreitert als die vorangehende und stellt die Hauptverbindung zwischen Wirbelsäule und dem hinteren Teil des Ilium (der Crista ischiosacralis) her. Mit der Parapophyse des vorangehenden Wirbels unschließt sie ein schief birnförmiges mit der des nächsten ein ziemlich symmetrisch birnförmiges Fenster. Die Parapophyse dieses Wirbels verläuft nicht mehr dorsalwärts, wie die ersten,

sondern in einer Ebene mit der Ventralfläche des Wirbelkörpers, oft sogar noch etwas abwärts geneigt. Zu diesem Verhalten bildet der voraufgehende Wirbel wieder den Übergang.

Die Diapophyse dieses 4. Wirbels ist nur sehr schwach ausgebildet und verläuft als dorsaler Teil der nunmehr sehr klein gewordenen Verbindungsplatte zum distalen Ende der Parapophyse. Hier verschmilzt sie mit letzterer, ohne selbst an der Verbindung mit dem Ilium teilzunehmen. Zwischen ihr und der Diapophyse des 3. Wirbels ist die Diapophysialplatte gewöhnlich durchbrochen; zwischen den Diapophysen des 4. und 5. Wirbels ist sie oft ganz verschwunden, zuweilen jedoch noch in ihrer ganzen Ausdehnung vorhanden.

Entsprechend seiner Lage bildet der letzte synsakro-kaudale Wirbel den Übergang zu den freien Kaudalwirbeln. Seine Diapophysen sind fast ganz verschwunden. Wenn die Diapophysialplatte sich bis zum 5. Wirbel ausdehnt, findet sie ihren Abschluß in seinen Diapophysen. Die Parapophyse bildet fast den ganzen Querfortsatz. Sie entspringt am Wirbelkörper, ist von breiter, flacher Gestalt und tritt in vielen Fällen nur unvollkommen, in anderen überhaupt nicht, mit dem Ilium in Verbindung. Die Verbindungsnaht zwischen dem Wirbelkörper dieses und des vorangehenden Wirbels ist gewöhnlich noch beim erwachsenen Skelett deutlich erkennbar. Der Dornfortsatz nähert sich schon in seinem Verhalten dem bei den freien Kaudalwirbeln. Er ist auch stark verbreitert, nach vorn geneigt und an der Spitze gegabelt. Durch die Verwachsung, die er mit der Diapophysialplatte eingeht, wird die Übereinstimmung etwas verwischt.

Es ist bemerkenswert, daß der letzte synsakro-kaudale Wirbel, sei er nun der 4., 5. oder 6. (d. h. Nr. 35, 36 bzw. 37), immer ungefähr die gleichen Merkmale aufweist. Daß er bezüglich seiner Lage zum Becken auch ziemlich konstant ist, habe ich schon a. a. O. gebührend berücksichtigt und diese Erscheinung in ihrer Bedeutung zu würdigen versucht.

Betrachten wir das Synsacrum als Ganzes, so sehen wir, daß es eine rhombische Gestalt hat, die nur durch die zunehmende Breite der ersten 2 Wirbel etwas gestört wird. Am schmälsten ist es in der Gegend des 2. Synsakrothorakalwirbels, am breitesten dort, wo die Querfortsätze des Acetabularwirbel mit denen des vorangehenden Wirbels zusammentreffen, also zwischen den Acetabula. Im vorderen Teil lassen die Quer-

fortsätze Öffnungen zwischen sich, die nach hinten immer kleiner werden, bis schließlich in der Synsakrolumbalgegend die Diapophysen zu einer Platte verschmelzen.

Von unten betrachtet ist das Synsacrum schwach konkav. An drei Stellen verbindet es sich besonders innig mit dem Becken: 1. durch Vermittlung der Parapophysen der synsakro-thorakolumbalen Wirbel, 2. durch die doppelten Querfortsätze der Acetabularwirbel und 3. vermittels der breiten Parapophysen des letzten synsakro-kaudalen Wirbel.

Die Spinae dorsales stellen eine einheitliche Platte dar; nur diejenige des synsakro-thorakalen Wirbels bleibt häufig frei. In der synsakro-thorakolumbalen Region stellt die Platte eine hohe Crista dar, gegen die sich von beiden Seiten die vorderen Teile des Ilium anlehnen. Hier kann der Oberrand der Crista häufig abgeflacht sein und mit den Iliumrändern verwachsen. In der Synsakrolumbalgegend nimmt die Platte dann plötzlich an Höhe ab, um sich, bei den Acetabularwirbeln angekommen, vollständig zu verlieren. Von hier an sieht man in der ununterbrochenen Diapophysialplatte nur noch zuweilen eine Verdickung, die die Lage der Neuralbogen andeutet.

Der Wirbelkanal hat vorne einen ziemlich großen Umfang, schwillt dann in der Synsakrolumbalzone besonders an und zeigt hier die merkwürdigen Vertiefungen, die schon beschrieben worden sind. Nach hinten nimmt er dann allmählich an Umfang ab, bis er den Durchmesser erreicht, der sich dann in der Kaudalregion erhält.

## b) Schwanz (s. Taf. XII, Fig. 1, 4 und 5).

### a) Kaudale Wirbel.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle besteht dieser Abschnitt aus 5 freien Wirbeln und dem Pygostyl. Ich habe früher schon erwähnt, daß der 1. zum Synsacrum verwachsene Wirbel der 21. ist; das gäbe als Gesamtzahl der Wirbel des Hühnerskelettes:  $21 + 4 + 4 + 2 + 5 + 5 = 41$ . Dazu kommt dann noch das Pygostyl. Nun treffen wir aber auch Skelette mit 40 oder 42 Wirbeln an — letzterer Fall ist aber selten. Zwei Skelette mit 40 Wirbeln liegen mir vor, und in beiden Fällen handelt es sich zweifellos um eine Verschmelzung des letzten Schwanzwirbels mit dem Pygostyl. Das eine Exemplar hat nur 4 freie Schwanzwirbel, das andere hat zwar 5, doch

gehört der erste eigentlich zum vorhergehenden Abschnitt, da das Becken nur 4 synsakro-kaudale Wirbel besitzt. Übrigens zeigt der vorderste Teil des Pygostyls in beiden Fällen noch Anklänge an die Verhältnisse der Kaudalwirbel und ist nicht sehr innig mit dem übrigen Teil des Pygostyls verschmolzen. Die Skelette mit 42 Wirbeln sind die beiden schon früher erwähnten mit 17 synsakralen Wirbeln. Die Schwanzwirbelsäule zeigt jedoch durchweg normale Verhältnisse. In den beiden letztgenannten Fällen müssen wir annehmen, das ein Wirbel mehr angelegt wurde als gewöhnlich. An einem anderen Skelett finde ich 6 typische Kaudalwirbel, doch hat das Synsacrum nur 15 Wirbel, wodurch wieder die normale Zahl 41 erreicht wird.

GARBOWSKI (1896) hat mit besonderem Nachdruck darauf hingewiesen, daß die Kaudalwirbel sich von den Synsakrokaudalwirbeln unterscheiden erstens durch das Vorhandensein der Menisci zwischen den Wirbelkörpern, wodurch die freie Beweglichkeit ermöglicht wird, und zweitens durch den Besitz starker Querfortsätze, die distalwärts frei bleiben, und daß diese Merkmale schon zu einer Zeit auftreten, da noch sämtliche Synsakralwirbel isoliert sind. Daraus zieht er den Schluß, daß die „postacetabularen“ Wirbel unmöglich als sakro-kaudale bezeichnet werden können, da sie doch längst durch Assimilation typische Beckenträger („Sakralwirbel“) geworden sind. Daß die betreffenden Wirbel schon in der Entwicklung Merkmale aufweisen, die ihnen eigentlich postembryonal erst zu Gute kommen, darf uns nicht wundern, da wir es offenbar mit einer konservativen Vererbung zu tun haben. Daß sich die Wirbel ihrer Funktion angepaßt haben, ist ja selbstverständlich, braucht uns aber nicht davon abzuhalten, ihre Homologa in den Kaudalwirbeln der Reptilien zu suchen.

Der 1. freie Schwanzwirbel erinnert in seiner Form noch lebhaft an den letzten Synsakrokaudalwirbel, ja in manchen Beziehungen ist er diesem Wirbel ähnlicher als dem 2. seiner eignen Region. Seine Querfortsätze sind gewöhnlich noch stark verbreitert und stehen quer zur Körperlängsachse, auch verlaufen sie weniger ventral als die folgenden. Die Querfortsätze aller Schwanzwirbel müssen meiner Ansicht nach als Parapophysen und nicht als Diapophysen, wie MARTIN (1904) angibt, aufgefaßt werden. Wir haben gesehen, wie in der synsakro-kaudalen Region der ventrale, parapophysiale Teil des Querfortsatzes nach hinten an Stärke zunimmt, der dorsale Teil dagegen immer schwächer wird. Am 5. synsakro-kaudalen Wirbel sitzt die Diapophyse nur

noch als vertikale Leiste der Parapophyse auf, um sich bei einer eventuellen Verbindung mit der Diapophysialplatte etwas zu verbreitern. Dieser Prozeß ist bei den Kaudalwirbeln weiter vorgeschritten. Nur der ventrale Teil des Querfortsatzes, der sich direkt mit dem des letzten Synsakrokaudalwirbels vergleichen läßt, ist noch vorhanden. Aus später anzuführenden Gründen glaube ich in diesen Querfortsätzen der Kaudalwirbel das Vorhandensein von Rippenrudimenten annehmen zu müssen, was weiter für ihre parapophysiale Natur sprechen würde. Daß diese Rippenrudimente sich nicht durch ihre Verknöcherungsweise kenntlich machen, darf uns nach dem oben über die Parapophysen der Synsakrodorsolumbalwirbel Gesagten nicht wundern.

Der erste Querfortsatz dehnt sich oft an seiner Basis noch etwas gegen den Neuralbogen aus, die übrigen dagegen entspringen ausschließlich am Wirbelkörper. Die Querfortsätze des 2. Wirbels sind kürzer und schmaler als die des 1. und weichen in ihrer Verlaufsrichtung kaudo-ventral von der Querachse ab. Oft sind sie die kürzesten Querfortsätze im ganzen Abschnitt, die des 3. Wirbels sind etwas länger, mehr kaudalwärts gerichtet und tragen häufig an ihren distalen Enden Verdickungen für den Ansatz des *M. depressor coccygis*. Die Querfortsätze des vorletzten Wirbels übertreffen gewöhnlich alle anderen an Länge, dagegen sind die letzten gewöhnlich die kürzesten. Die Tendenz der Querfortsätze, gegen das Ende des Schwanzes hin sich zu verlängern, tritt bei guten Fliegern in noch viel ausgesprochenerem Maße auf. Die Querfortsätze dieser Region sind nach unten gebogen und decken so den *Musculus depressor coccygis*.

Die Wirbelkörper der vorderen Wirbel dieser Region sind abgeflacht, so daß Höhe zur Breite sich ungefähr wie 1:2 verhält. Nach hinten nehmen sie eine etwas komprimierte, ovale Gestalt an. Man kann ihnen kaum den procölen Typus zuschreiben, wie dies VAN OORT (1904) für die freien Schwanzwirbel aller Vögel tut. Vielmehr nähern sich die hinteren Wirbel dem amphicölen Typus, indem sowohl die Hinter- als auch die Vorderfläche eine Aushöhlung zeigt. Die vorderen Wirbel weichen kaum von dem platycölen Typus ab. Zwischen allen Wirbelkörpern finden sich die oben erwähnten Minisci. Ein Meniscus ist auch zwischen dem letzten synsakro-kaudalen und 1. kaudalen Wirbel, sowie zwischen dem letzten Schwanzwirbel und dem Pygostyl zu beobachten.

Die Dornfortsätze aller dieser Wirbel sind stark nach vorn geneigt und an ihren Enden gegabelt. Oft erhebt sich, besonders an den hinteren Wirbeln, zwischen den Schenkeln noch eine kleine Spitze. Hingegen sind an den vorderen Schwanzwirbeln die Zygapophysen am deutlichsten ausgebildet und lassen sich in der Regel an den hinteren nur als Rudimente nachweisen. An den meisten Skeletten heben diese Gelenkhöcker sich überhaupt nicht ab, sondern sind einfach auf der Oberseite der hinteren Partie des Neuralbogens zu sehen. Hierdurch erklärt sich der Umstand, daß sie bis jetzt fast keine Beachtung gefunden haben. Zygapophysen an den freien Schwanzwirbeln sind übrigens bei Vögeln keine Seltenheit, so sind sie z. B. bei den Raubvögeln sehr stark ausgebildet (ich erinnere nur an *Aquila*, *Falco*, *Vultus* u. a.). Beim Huhn finde ich am 1. Kaudalwirbel die Präzygapophysen oft deutlich von den Dornfortsatzschenkeln abgehoben. Eine querverlaufende Rinne trennt sie von den letzteren. Sie haben die typische Orientierung, schauen also mit ihren Gelenkflächen nach vorn, innen und unten. Sie artikulieren mit zwei entsprechenden Postzygapophysen auf dem Hinterrande des Neuralbogens des letzten verwachsenen Wirbels. Vom Hinterrande des 1. Kaudalwirbels heben sich zwei kleine Höcker ab, die die Postzygapophysen darstellen. Zwischen ihnen befindet sich ein Einschnitt am Neuralbogen, wodurch sie noch stärker hervortreten.

Im wesentlichen wiederholen sich die Verhältnisse der Gelenkhöcker des ersten Wirbels an den folgenden, nur daß sie nach hinten immer weniger deutlich werden. Jedoch sind Spuren der Zygapophysen gewöhnlich bis zum letzten Wirbel wahrnehmbar, an dem sie oft nur noch als kleine Spitzen auftreten. Selbst am vorderen Teil des Pygostyls treten häufig noch Reste der Präzygapophysen auf.

Daß diese Gelenkhöcker, zum mindesten an den letzten Wirbeln, ihre Funktion nicht auszuüben imstande sind, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Schon ihre Lage schließt häufig eine gegenseitige Berührung der Flächen aus. Wir haben es hier also mit typischen rudimentären Organen zu tun, die auf Vorfahren zurückweisen, denen ein längerer und beweglicherer Schwanz zukam.

Wenden wir uns nun dem letzten Abschnitt der Wirbelsäule, dem Pygostyl, zu. Ich darf wohl davon absehen, eine historische Darstellung der Wandlungen in den Auffassungen des mor-

phologischen Wertes des Pygostyls zu geben, da dies bereits von VAN OORT (1904) in ausführlicher und klarer Weise geschehen ist.

Bekanntlich besteht das Pygostyl der Vögel aus einer Anzahl, gewöhnlich 6 Wirbeln, die eng miteinander zu dem Gebilde verschmelzen, das sich uns beim erwachsenen Vogel als das letzte Glied der Wirbelsäule präsentiert. Wie in jeder der bisher betrachteten Wirbelregionen treffen wir auch hier auf Variationen und zwar sowohl in bezug auf die Zahl als auch auf die Gestalt der das Pygostyl bildenden Bestandteile. Dies fällt schon bei einer äußerlichen Betrachtung auf. Bei einigen Skeletten ist der erste mit dem Pygostyl verwachsene Wirbel noch mit kleinen Querfortsätzen ausgestattet und zeigt an Wirbelkörper, Neuralbogen und Dornfortsatz eine deutliche Abgrenzung gegen den hinteren Teil. Oft findet sich selbst ein Foramen intervertebrale zwischen ihm und dem übrigen Teil des Pygostyls. Bei anderen Skeletten ist das Pygostyl viel einheitlicher, und weist an seinem vorderen Teile keine jener Merkmale auf. Daß es sich nicht um Altersunterschiede handelt, ist natürlich leicht nachzuweisen. Bei sehr alten Individuen zeigt oft der 1. Wirbel des Pygostyls durch die genannten Merkmale deutlich seine Zugehörigkeit zur vorhergehenden Zone, während andererseits bei sehr jungen Exemplaren, bei denen die einzelnen Elemente des Pygostyls noch scharf gesondert erscheinen, oft zu beobachten ist, daß der 1. Wirbel mit dem 2. in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt. Im embryologischen Teil komme ich hierauf zurück.

Ich betrachte den zweiten hier erwähnten Fall als den typischeren. Das Pygostyl zeigt von der Seite eine länglichdreieckige Form mit allen denkbaren Abweichungen. Der Oberrand verläuft ziemlich gerade nach hinten, der Unterrand dagegen in einer gebogenen oder gebrochenen Linie zur hinteren oberen Spitze. Auf seiner ventralen Fläche zeigt das Pygostyl am Anfangsteil eine Verbreiterung mit kleinen Verdickungen an beiden Seiten. Letztere stellen die verknöcherten Hämaphysen dar, die beim Huhn nur in dieser Region zur Ausbildung kommen. Sie sind nur an den ersten zwei Wirbeln vorhanden und stehen gewöhnlich miteinander durch eine Leiste in Verbindung. Oft sind sie nach vorn in zwei Zipfeln ausgezogen, die als Ansatzstellen für die Sehnen des *M. depressor coccygis* dienen. Nach oben läuft das Pygostyl in eine scharfe Kante aus, so daß es auf dem Querschnitt in dem mittleren Teil hohe Pyramidenform zeigt. Vorne gabelt sich dieser Kamm, der natürlich aus den Dornfort-

sätzen der verschmolzenen Wirbel aufgebaut ist und von GIEBEL (1855) obere Dornplatte genannt wurde, genau so wie die Dornfortsätze der Schwanzwirbel.

Der hintere Teil des Pygostyls ist auffallend verdickt und hat eine rauhe Oberfläche. Die Spitze ist abgestumpft oder abgerundet.

Der Wirbelkanal erweist sich als ein länglicher Spalt und erstreckt sich bis weit in das Pygostyl hinein. Oft konnte ich das Lumen bis in unmittelbarer Nähe der Spitze feststellen, selbst noch an alten Exemplaren. Eine Beschreibung der Art und Weise, wie der Wirbelkanal sich schließt, muß dem embryologischen Teil vorbehalten bleiben.

### β) Muskeln des Schwanzes und des Anus<sup>1)</sup>.

Als ich es unternahm, die Schwanzlosigkeit der Kaulhühner anatomisch zu untersuchen, wollte ich mich selbstverständlich zuerst genau über die Anatomie des normalen Huhnes orientieren und erwartete in der einschlägigen Literatur darüber vollständige Aufklärung zu finden, die mir jedoch nicht zuteil wurde, so daß ich genötigt war, eigene Untersuchungen durchzuführen. Die älteren Angaben, die sich teilweise speziell auf das Huhn beziehen, genügen unseren heutigen Anforderungen in bezug auf eine genaue anatomische Darstellung bei weitem nicht. Die neueren Werke (vgl. besonders GADOWS vorzügliche Abhandlung über die Vögel in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches) sind größtenteils allgemeiner Natur oder betreffen dann nicht das uns hier in erster Linie interessierende „altbekannte“ Haushuhn. In den wenigen hier in Frage kommenden anatomischen Werken (z. B. in dem FÜRBRINGERS [1888]), waren es immer andere Körperteile, die einer eingehenden Untersuchung unterzogen wurden, wogegen der Schwanz stets eine stiefmütterliche Behandlung erfuhr.

Es stellte sich dann auch bald nach meinen ersten Präparationen heraus, daß die Beschreibung einiger Muskeln, z. B. bei GADOW, nicht auf die speziellen Verhältnisse des Huhnes angewandt werden konnte, andererseits fand ich bei einem ein-

1) Ich folge dem allgemeinen Sprachgebrauch (vgl. GADOW 1891), wenn ich bei den Vögeln von einem Anus spreche. Es ist aber ausdrücklich zu betonen, daß wir es hier eigentlich nicht mit einem Anus, d. h. einer Öffnung des Enddarms, sondern mit einer Kloakenöffnung zu tun haben.

gehenderem Studium einige kleine Muskeln, die GADOW überhaupt nicht erwähnt. Es dürfte also nicht überflüssig sein, eine genauere Beschreibung der Schwanz- und Anusmuskulatur des Haushuhnes folgen zu lassen.

Bezüglich der Nomenklatur möchte ich noch vorausschicken, daß ich mich, soweit tunlich, an die Namen, die von GADOW gebraucht werden, halte. Wo es sich um Muskeln handelt, die von ihm nicht beschrieben sind, die aber anderswo schon erwähnt sind, habe ich mich meistens der Namen, die von den betreffenden Autoren gebraucht werden, bedient. Einen Muskel, der meines Wissens bis jetzt unberücksichtigt geblieben ist, habe ich nach seiner Funktion benannt. Es ist dies der *Musculus adductor rectricum*.

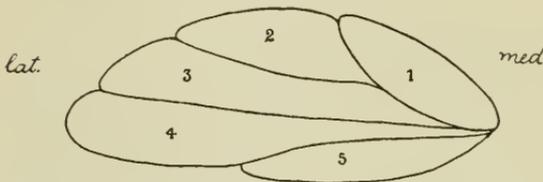
Ich habe von einer Zusammenstellung aller synonymen Bezeichnungen für die einzelnen Muskeln abgesehen, da sich eine solche in dem vortrefflichen Werke GADOWS findet.

### Dorsale Schwanzmuskulatur.

1. *M. levator coccygis* (Taf. XII, Fig. 6 u. 8, *M. lev. cocc.*). Er stellt die ganze dorsale Muskulatur des Schwanzes dar und kommt sofort nach Abtragung der Haut zum Vorschein. Seine Muskelmassen liegen zu beiden Seiten der Spitzen der gegabelten Dornfortsätze.

Der Muskel zerfällt in zwei leicht voneinander trennbare Teile, einen vorderen oberen und einen hinteren unteren Teil. Der obere Teil entspringt von der Diapophysialplatte und den benachbarten Teilen des Ilium im Bereiche des 3., 4. und 5. Synsakrokaudalwirbels. Dieser Teil zerfällt wieder in fünf Portionen entsprechend der Zahl der freien Schwanzwirbel, an denen er inseriert. Zu innerst und oberst entspringt die erste Portion auf der Diapophysialplatte und zieht als abgeflachtes Bündel zum Dornfortsatz des 1. Kaudalwirbels. Nach hinten nehmen ihre dorsalen Fasern allmählich eine sehnige Beschaffenheit an, so daß sie sich als sehniges Bündel an einer der Spitzen des genannten Dornfortsatzes ansetzt. Die zweite Portion entspringt seitlich neben der ersten und etwas weiter nach hinten auf der Dorsalfläche des Ilium. Sie verläuft ebenfalls als flaches Bündel neben des 1. zum Dornfortsatz des 2. Kaudalwirbels hin, an dem sie sehnig inseriert. In ihrem Verlaufe wird diese Portion an ihrer medialen Seite von der ersten z. T. bedeckt.

Die dritte Portion entspringt wieder seitlich von der zweiten und verläuft zum Dornfortsatz des 3. Kaudalwirbels. Sie stellt ein breites, dünnes Muskelband dar, das sich unter die beiden vorausgehenden hineinschiebt und zum größten Teil von ihnen bedeckt wird. Die vierte Portion entspringt am meisten seitlich auf dem Ilium und wird schon an ihrer Ursprungsstelle, wo sie ein breites, dünnes Band darstellt, von den vorhergehenden Portionen bedeckt. Sie kommt erst wieder in der Nähe ihrer Insertionsstelle zum Vorschein und befestigt sich hier, analog den anderen, als sehniges Bündel an dem Dornfortsatz des 4. Kaudalwirbels. Die fünfte Portion endlich entspringt wieder nahe der Mediallinie auf der Dorsalfläche der Diapophysialplatte und des Ilium, jedoch weiter hinten als die ersten Portionen. Sie wird also in ihrem ganzen Verlauf von den anderen bedeckt, bis sie kaudalwärts vom 4. Kaudalwirbeldornfortsatz unter der vierten Portion heraustritt und sehnig an dem Dornfortsatz des letzten



Textfig. 1. Schematischer Querschnitt durch den oberen Teil des Musculus levator coccygis, seine 5 Portionen zeigend.

Schwanzwirbels inseriert. Die zweite, dritte und vierte Portion liegen also wie eingeklemt zwischen der ersten und fünften.

Textfig. 1 stellt einen schematischen Querschnitt dieses Teiles

etwa in der Gegend des letzten Synsakrokaudalwirbels dar und klärt am leichtesten über die Lagebeziehungen der fünf Portionen auf.

Der ventrale Teil des Muskels entspringt von der Seitenfläche des Neuralbogens und von der Oberfläche des Querfortsatzes des letzten Synsakrokaudal- und des 1., 2., 3. und 4. Kaudalwirbels, sowie von dem Querfortsatz des 5. Kaudalwirbels. Dieser Teil gewinnt nach hinten zu immer mehr an Stärke. Er inseriert sehnig am Dornfortsatz und fleischig an den hinteren Seitenpartien des Pygostyls.

Lateral vom Dornfortsatz des letzten freien Schwanzwirbels strahlt ein ziemlich dickes Faserbündel aus dem hinteren Teil des Muskels aus. Diese Fasern vermischen sich mit denen des M. ilio-coccygeus und inserieren an den Basen der äußersten Steuerfedern. Auch weiter gegen die Spitze des Pygostyls zu entsendet der Muskel dünne, leichtüberselbbare, latero-kaudalwärts

verlaufende Fasern. Von dem Dornfortsatz selbst ziehen auch Muskelfasern, fächerförmig ausgebreitet, nach hinten, die mit den beiden inneren Steuerfedern in Verbindung treten. Alle diese Fasern liegen unmittelbar unter dem Faszienblatt, das die dorsale Fläche bedeckt und dessen Faserrichtung der der Muskelfasern folgt. Mit Abtragung des Faszienblattes werden die Muskelfasern sehr leicht mit entfernt.

Obwohl die beiden Teile des Muskels vollständig voneinander getrennt werden können, liegt doch meines Erachtens keine Veranlassung vor, sie als zwei verschiedene Muskeln zu betrachten, wie dies GERVAIS und ALIX (1877) für die Spheniscidae tun. Der ganze Muskel zeigt eine einheitliche Funktion und Innervation.

Funktion: Er hebt den Schwanz oder zieht ihn seitwärts, wenn der Muskel der einen Seite allein arbeitet; gleichzeitig hebt er die Steuerfedern.

Innervation: Von den dorsalen Ästen der Kaudalnerven.

#### Mm. interspinales.

Auf diese kleinen Muskeln, die zwischen den Dornfortsätzen verlaufen, ist zuerst von MARSHALL (1871) aufmerksam gemacht worden. Beim Huhn finde ich sie gelegentlich in Form kleiner Muskelbänder, die jedoch gewöhnlich beim erwachsenen Tier nur noch als Sehnen vorhanden sind. Daß sie einfach abgespaltene Teile des M. lev. coccygis sind, scheint mir zweifellos.

#### Ventrale Schwanzmuskulatur.

2. M. depressor coccygis (Taf. XII, Fig. 9, M. depr. cocc.). Er liegt auf der Ventralseite der Schwanzwirbel. Nach Öffnung der Bauchhöhle und Entfernung der Organe sieht man ihn von dem Querfortsatz des 1. Schwanzwirbels oder auch schon des letzten Synsakraudalwirbels entspringen. Es ist überaus charakteristisch, wie der Muskel hier hervorzuquellen scheint. In der Bauchhöhle wird er nur von Peritoneum bedeckt. Hinter der Bauchwand kommt er unter der Haut kaum noch zum Vorschein. Von beiden Seiten rückt der M. pubi-coccygeus int. nach der Mittellinie zu und bedeckt den Depressor vollständig.

Es gelingt auch hier den Muskel in zwei Teile zu sondern, in eine oberflächliche und eine tiefere Schicht. Der oberflächliche (d. h. ventrale) Teil entspringt von dem Querfortsatz des 1., 2. und 3. Kaudalwirbels. Er liegt als abgeflachtes Band dem tieferen Teil auf. Ungefähr in der Mitte seines Verlaufes fangen seine

Fasern an sehnig zu werden, um an seinem hinteren Ende nur noch als Sehnenband in Erscheinung zu treten. Die Sehnenbänder der beiden Seiten vereinigen sich mit den Endsehnen der langen Köpfe des *M. caud.-ilio-femoralis*. Dadurch entsteht ein zierliches Bild, das natürlich erst nach Wegpräparation des *M. pubi-coccygeus* int. zutage tritt. Das glänzend weiße Sehnengebilde liegt dem Muskel auf. Von vorn her kommen die Sehnenbänder des oberflächlichen Teiles des *M. depressor coccygis*, schräg von der Seite die Endsehnen des *M. caud.-ilio-fem.*; zusammen bilden sie eine dicke starke Sehnenhaut, die sich an der vorderen unteren Kante des Pygostyls, an den erwähnten Hämaphysenzipfeln befestigt. Ferner gehen von diesem Sehnenkomplex Fasern fächerförmig zu den Scheiden der Steuerfedern ab.

Der dorsale Teil des Muskels entspringt mit einem dünnen Sehnenband am hinteren Rande des Querfortsatzes des 3. und fleischig von der ganzen Ventralfläche des Querfortsatzes des 4. und 5. Kaudalwirbels. Er breitet sich aus und zieht in der Hauptsache zu den Steuerfedern. Ein Teil inseriert am vorderen, unteren Rande des Pygostyls.

GURLT (1848) erwähnt einen *M. abductor rectricum exterarum*: „er geht von den Querfortsätzen der Schwanzwirbel, in dem er hinten stärker wird, an die äußeren Steuerfedern“. Gemeint kann nur sein der dorsale Teil des *M. depressor coccygis*.

Funktion: Herabziehung des Schwanzes.

Innervation: Durch die ventralen Zweige der kaudalen Spinalnerven.

#### Mm. intertransversarii.

Ebenfalls zuerst von MARSHALL (1871) beschrieben. Sie verlaufen entweder als Muskelfasern oder häufiger als Sehnenbänder zwischen den Querfortsätzen der Schwanzwirbel. Sie sind aus dem *M. depr. coccygis* durch Spaltung hervorgegangen, können also als zu ihm gehörende Faserbündel aufgefaßt werden.

Funktion: Seitwärtsziehung des Schwanzes.

Innervation: Wie beim *M. depr. coccygis*.

3. *M. ilio-coccygeus* (Taf. XII, Fig. 6 u. 8, *M. il.-cocc.*). Diese Benennung ist, jedenfalls in Anwendung auf das Huhn, sehr schlecht gewählt. Der Muskel entspringt nur mit sehr wenig Fasern vom Ilium. Er kommt fast ausschließlich von den Querfortsätzen der Schwanzwirbel. Die Bezeichnung *M. intertransversalis* (PORTA) ist also auch nicht passend. Der andere Vor-

schlag von PORTA (1908), den Muskel als *M. lateralis coccygis* zu bezeichnen, ist glücklicher. Trotzdem behalte ich die Benennung von GADOW (nach CUVIER), der Einheitlichkeit wegen, bei.

Der Muskel macht seiner Lage nach durchaus den Eindruck eines dorsalen Muskels; er erscheint nach Wegnahme der Haut neben dem *M. levator coccygis* und liegt hier dorsal von den Querfortsätzen. Sein proximaler Teil wird vom *M. levator coccygis* bedeckt, erst vom 2. Schwanzwirbel an tritt er unter diesem heraus und verläuft dann neben ihm. Erst durch Untersuchung der Innervation können wir feststellen, daß er zur ventralen Muskulatur gehört. Er entspringt fleischig von der Oberfläche des Querfortsatzes des 5. Synsakrokaudalwirbels und von der dorso-medialen Fläche des Ilium im Bereiche dieses Wirbels, ebenfalls fleischig von der Dorsalfläche des Querfortsatzes des 1. und 2. und sehnig von der des 3.—5. Kaudalwirbels. Die sehnigen Ursprünge vereinigen sich zu einer Platte, die unweit der Querfortsatzenden fleischig wird. Der gesamte Muskel inseriert an allen Steuerfedern mit Ausnahme der innersten.

Beim Truthuhn finde ich, daß der Muskel nur an den Querfortsätzen der vier letzten Schwanzwirbel entspringt; hier wäre also die Bezeichnung *ilio-coccygeus* vollkommen unzulässig, weswegen PORTA sie auch vermeidet.

Funktion: Hebung der Steuerfedern.

Innervation: Vom Kaudalnervenstamm aus, weshalb der Muskel zu den ventralen gerechnet werden muß. Der Zweig, der diesen Muskel versorgt, ist sehr dünn und entspringt aus dem *N. caudalis* etwa im Bereiche des 1. Kaudalwirbels. Er zieht dann schräg nach hinten und verläuft gewöhnlich über die Spitze des 2. Kaudalwirbels. Zunächst liegt er zwischen dem *M. lev. coccygis* und dem *M. ilio-coccygeus*, dann tritt er mit einem kleinen Ast der die Bürzeldrüse versorgenden Arterie in den Muskel ein.

4. *M. pubi-coccygeus externus* (Taf. XII, Fig. 7 u. 8, *M. pubi-cocc. ext.*). Von unten betrachtet ist er der am meisten seitlich gelegene Muskel des Schwanzes. Der *M. transverso-analis* läuft zwar quer über ihn hinweg, findet dagegen seine Befestigungen weiter median. Der *M. pubi-coccygeus ext.* entspringt vom Oberrande jenes distalen Teiles des Pubis, der am Ischium nach hinten vorbeiragt. Das flache Band sammelt sich bald zu einem rundlichen, schlanken Muskel, der sich eng an den *M. pubi-coccygeus int.* anlegt und nach oben und hinten verläuft. Un-

mittelbar an der Ursprungsstelle zieht der *M. transverso-analis* quer über ihn hinweg, dann zieht er über den *M. caud.-ilio-femoralis*, der schräg unter ihn durchläuft, um in den Schwanzballen einzutreten. In seinem Verlauf beschreibt er einen leichten Bogen. Er inseriert an der äußersten oder den beiden äußersten Steuerfedern.

Funktion: Spreizung und Abwärtsziehung der Steuerfedern.

Innervation: Vom Plexus pudendus und zwar vom *M. pudendus externus*.

5. *M. pubi-coccygeus internus* (Taf. XII, Fig. 7 u. 8, *M. pubi-cocc. int.*). Er entspringt an den unteren Zweidritteln des Hinterrandes des Ischium, sowie vom Pubisende. Wie der letztgenannte Muskel ist auch er an seinem Ursprung fächerförmig ausgebreitet. Während seines Verlaufes sammeln sich seine Fasern zu einem dicken Bündel. Derjenige Teil, der am Pubis entspringt, wird vom *M. pubi-coccygeus ext.* bedeckt. Nach der Bauchhöhle zu liegt ihm nur das Peritoneum auf. Er zieht in einem leichten Bogen dorso-medio-kaudalwärts. Gleich nach seinem Ursprung wird er vom *M. pubi-coccygeus ext.* gekreuzt, dann in der gleichen Richtung verlaufend, vom *M. suspensor ani*. Er selbst bedeckt sodann den *M. depressor coccygis*. Neben ihm läuft der lange Kopf des *M. caud.-ilio-fem.*, der dann bald zwischen ihn und den *M. depr. coccygis* tritt. Ungefähr zwischen dem letzten und vorletzten Schwanzwirbel treffen seine medialen Fasern mit denen der anderen Seite zusammen und verschmelzen. Die Vereinigung der beiden Hälften erstreckt sich bis auf das letzte Drittel des Pygostyls. Er inseriert hauptsächlich am vorderen Teil der unteren Fläche des Pygostyls. Fasern treten fächerförmig aus ihm in den Schwanzballen heraus.

Funktion: Herabziehung des Schwanzes.

Innervation: Wie der *M. pubi-coccygeus ext.*

6. *M. adductor rectricum* (Taf. XII, Fig. 7, *M. add. rectr.*). So weit mir die Literatur bekannt, ist dieser Muskel noch bei keinem Vogel beschrieben worden. Es war mir leider unmöglich, meine Untersuchungen auf andere Vögel auszudehnen, jedoch habe ich bei der Taube und beim Bussard vergebens nach diesem Muskel gesucht. Hingegen fand ich ihn, in schwächerer Ausbildung, beim Truthuhn, dessen Schwanzmuskulatur in neuerer Zeit von PORTA (1908) untersucht worden ist. PORTA ist anscheinend nicht auf das Vorhandensein dieses Muskels aufmerksam geworden.

Der *M. adductor rectricum* ist der am meisten peripher gelegene Muskel des Schwanzes. Er entspringt von dem hinteren Drittel der ventralen Platte des Pygostyls, von wo er parallel zum Hinterrande des Schwanzes schräg nach außen über die Steuerfederscheiden hinweg verläuft. Nach Wegnahme der Haut wird er nicht sofort sichtbar, es sei denn bei sehr mageren Individuen, da er sonst immer in Fett und Bindegewebe eingebettet liegt. Er inseriert an den Scheiden der Steuerfedern und zwar in folgender Weise: vom Pygostyl zieht er direkt zur letzten, am meisten seitlich gelegenen Steuerfeder und gibt an jede Feder, die er überquert, an seiner lateralen Seite ein Faserbündel ab, das an der Federscheide inseriert. Das Bündel zu der zweitinnersten Steuerfeder kommt direkt vom Pygostyl und ist das breiteste. Die innerste Feder scheint nirgends mit ihm in Verbindung zu sein. Der *M. adductor rectricum* stellt also einen typischen unipennaten Muskel dar.

Funktion: Zusammenziehung der Steuerfedern<sup>1)</sup>.

Innervation: Von den ventralen Ästen der kaudalen Spinalnerven.

Zwei weitere Muskeln, die zum Schwanz in Beziehung treten, müssen erwähnt werden.

7. *M. caud-ilio-femoralis* (Taf. XII, Fig. 7, 8 und 9, *M. caud-il-fem*). Wie schon der Name andeutet, entspringt er zweiköpfig. Für uns kommt hauptsächlich der lange hintere Kopf, die *Pars caudi-femoralis*, in Betracht. Er entspringt als wenig mehr als stecknadeldicker, glänzender Sehnenfaden an der Sehnenplatte, die zwischen *M. pubi-coccygeus int.* und *M. depr. coccygis* liegt, eigentlich entspringt er also am Pygostyl. Seine Endsehne verdickt sich bald und wird fleischig, so daß er schon, wenn er neben dem *M. pubi-coccygeus int.* zum Vorschein kommt, ein schlankes etwas abgeflachtes Muskelbündel darstellt. Er verläuft nach vorn, außen und unten zur Mitte des Hinterrandes des Ischium, um dann in unmittelbarer Aufeinanderfolge vom *M. suspensor ani*, *M. pubi-coccygeus int.* und *M. transverso-analis*

1) Es ist mir übrigens nicht klar geworden weshalb dieser Muskel bei den Hühnern gut ausgebildet ist, während er bei anderen Vögeln, die bessere Flieger sind, nicht zur Ausbildung kommt. Eine mögliche Erklärung wäre vielleicht in dem Hinweis darauf gegeben, daß das Huhn seine Steuerfedern gewöhnlich so hält, daß sie nach oben dachförmig zusammenstoßen, ein bei Vögeln jedenfalls nicht sehr verbreitetes Verhalten.

gekreuzt zu werden. Am Ischiumrande verläuft er häufig über einem Teil der Ursprungsstelle des *M. pubi-coccygeus* int. Er zieht dann weiter an der Außenseite des Ischium, auf dem *M. ischio-femoralis*, wo er vom *M. caud-ilio-flexorius* und *M. ilio-tibialis* bedeckt wird. Unweit seiner Ansatzstelle verschmilzt er mit der *Pars ilio-femoralis*, die als breites, flaches Band in dem hinteren Bezirk des Ilium unterhalb der Ursprungsquelle des *M. ilio-tibialis* ihren Ursprung nimmt. Das so durch Verschmelzung entstandene flache Muskelband inseriert dann am Hinterrande des oberen Teiles des Femur etwa 1 cm von dem Acetabulum entfernt.

Funktion: Die *Pars ilio-femoralis* bewirkt ein Nachhinter- und Innenziehen des Oberschenkels. Vermittels der *Pars caudi-femoralis* wird eine direkte Verbindung zwischen Oberschenkel und Schwanz hergestellt. Beim Schreiten übt das Vorstrecken des Beines einen Zug auf den Schwanz aus und zieht ihn abwärts. Dadurch entsteht die wippende Bewegung des Schwanzes beim schreitenden Huhn. Wenn beide *Partes caudi-femoralis* zusammenwirken, wird der Schwanz abwärts, bei einseitiger Wirkung etwas zur Seite gezogen.

Innervation: Vom *Pl. ischiadicus* aus.

8. *M. caud-ilio-flexorius* (Taf. XII, Fig. 6, 7 und 8, *M. caud-il.-flex.*). Auch dieser Muskel entspringt sowohl am Schwanz wie am Becken, jedoch liegen die beiden Ursprünge hier nahe beieinander. Er ist derjenige Muskel, der die seitliche Abrundung des Hinterkörpers bedingt. Er entspringt sehnig vom Querfortsatz des 1.—3. freien Schwanzwirbels. Entsprechend der Lage dieser Wirbel müssen die Fasern entweder hinten um die *Spina iliaca posterior* verlaufen oder über sie hinweg. In der Tat finden wir den Hauptteil der Fasern um die *Spina* verlaufend, während der andere Teil sich an der *Spina* befestigt. Hier entspringt der zweite Teil des Muskels und zwar fleischig. Die von den Wirbeln kommenden Sehnenfasern nehmen hier an der *Spina* eine muskulöse Beschaffenheit an und vereinigen sich mit dem zweiten Teil zu einem einheitlichen Muskel. Er nimmt rasch an Stärke zu und zieht in einem Bogen über die hintere untere Spitze des Ischium und Pubis. Dabei kreuzt er den *M. caud-ilio-fem.* und den *M. ischio-flex.* Letzterer verläuft dann an seiner Innenseite weiter zu der Kniekehle. Hier teilt sich der *M. caud-ilio-flex.* Ein Teil inseriert an der *Linea aspera* des Femur, der andere, sowie der *M. ischio-flex.* verlaufen nach unten und vereinigen sich mit dem *M. gastrocnemius*.

Funktion: Kommt für den Schwanz nicht in Betracht.

Innervation: Vom Pl. ischiadicus aus.

### Anusmuskulatur.

Drei der hier zu beschreibenden Muskeln werden von GADOW nicht genannt, hingegen werden sie von PORTA (1908) in einem kurzen und wenig eingehenden Aufsatz über die Schwanz- und Anusmuskulatur des Truthuhnes und Pfaues erwähnt. Dessenungeachtet habe ich seine Nomenklatur, in Anbetracht des Umstandes, daß es sich um sehr nahe Verwandte des Haushuhnes handelt, akzeptiert mit Ausnahme des 3. hier zu besprechenden Muskels, den ich aus weiter unten zu erwähnenden Gründen nicht *M. transverso-cloacalis* nennen werde.

1. *M. transverso-analis* (Taf. XII, Fig. 7 und 8, *M. trans-an.*). Er erscheint seitlich vom Anus, nach Wegnahme der Haut, als dünne Muskelplatte. Infolge seiner geringen Dicke läßt er die unter ihm liegenden Muskeln durchschimmern und springt dadurch nicht sehr stark in die Augen. Sein genauer Ursprung ist sehr schwer festzustellen, da er aponeurotischer Natur und außerdem Schwankungen unterworfen ist. Gewöhnlich entspringt er als aponeurotisches Faszienblatt an den vorderen Schwanzwirbeln, sowie an der Spina iliaca post. des Beckens, an der er in der Regel erst als Muskelplatte sichtbar wird. Er zieht sodann in einem leichten Bogen zum Vorderrand der Anusringmuskulatur. In seinem Verlauf kreuzt er die *Mm. caud-ilio-fem.*, *pubi-coccygeus int.* und *pubi-coccygeus ext.*, sowie die vorderen Teile der Ringmuskulatur. Nahe an der Mittellinie, in geringer Entfernung vom Anus verlieren sich seine Fasern, teils mit dem Spineter ani verschmelzend, teils in die Aponeurose, die hier allein die Bauchwand bildet, übergehend.

Funktion: Die beiderseitigen Muskeln üben zusammen einen Druck auf den Bauch und somit auch auf die Kloake aus.

Innervation: Vom Pl. pudendus aus.

2. *M. sphincter ani* (Taf. XII, Fig. 7, 8 und 10, *M. sph. ani*). Er umgibt als starker Muskelring die Anusöffnung. Auf der Dorsalseite ist er breiter, auf der Ventralfläche gedrungener und dicker, so daß er gewissermaßen die Gestalt eines Siegelringes erhält.

Funktion: Schließung der Anusöffnung.

Innervation: Vom Pl. pudendus aus.

3. *M. contractor cloacalis* (Taf. XII, Fig. 7, 8 und 10, *M. contr. cl.*). Dieser Muskel wurde von PORTA (1908) beim

Truthuhn gefunden und als *M. transverso-cloacalis* beschrieben. Ich habe die Verhältnisse beim Truthuhn nachgeprüft (da aus der Arbeit von PORTA nicht viel zu entnehmen ist) und finde den Muskel dort als geschlossenen Ring den Anus umgebend. Dorsal vom Anus liegt der Muskel direkt vor dem *M. sphincter ani*, doch sind seine Fasern noch leicht von denen des letzteren zu trennen. Während seines Verlaufes nach der Ventralseite entfernt er sich mehr und mehr vom *M. sph. ani*, so daß ein Spalt zwischen beiden entsteht. Die beiderseitigen Teile verschmelzen dann in der Mittellinie und schließen so den Ring. Einige seiner lateralen Fasern treten in Verbindung mit den Pubisenden. Er bildet also einen größeren konzentrischen Ring um den *M. sph. ani* herum. Bei einer Kontraktion des Muskels muß er einen gewaltigen Druck auf die Kloake ausüben. Weshalb PORTA den Muskel nicht lieber *M. circumflexo-cloacalis* nannte, verstehe ich nicht.

Beim Huhn sind die Verhältnisse im Prinzip die gleichen. Auf der dorsalen Wand der Kloake, da, wo der Sphincter ani am breitesten ist, ist der *M. contractor cloacalis* innig mit ihm verwachsen. An den Seitenpartien der Kloakenwand lassen sie sich leicht trennen, so daß hier die gleichen Verhältnisse vorherrschen wie beim Truthuhn. Der Hauptteil der muskulösen Fasern verliert sich in der schon oben erwähnten Aponeurose. Einige seitliche Fasern treten auch hier in Verbindung mit den Pubisenden. Aus dem Gesagten ist ersichtlich weshalb ich der oben vorgeschlagenen Bezeichnung *M. circumflexo-cloacalis* nicht den Vorzug gab, eben weil die Kloake hier nicht so deutlich umschlossen wird<sup>1)</sup>.

Die Funktion bleibt jedoch in beiden Fällen die gleiche: Zusammenpressung der Kloake bei der Defäkation und Eiablage. Der *M. contractor cloacalis* besorgt dabei hauptsächlich den Druck von oben, der *M. transverso-analis* von unten.

Innervation: Vom *Pl. pudendus* aus.

4. *M. suspensor ani* (Taf. XII, Fig. 7, 8 u. 10, *M. susp. ani*). Er liegt auf der Ventralfläche des Schwanzes medial neben dem *M. pubi-coccygeus ext.* Er entspringt an den Scheiden der

---

1) Dieser Muskel wird von den meisten Autoren einfach als ein Teil des *Musculus sphincter ani* aufgefaßt. Sein Verhalten beim Truthuhn veranlaßt mich ihn, jedenfalls für die Hühner, als einen selbständigen Muskel, der durch Spaltung aus dem *Sphincter ani* hervorgegangen ist, zu betrachten.

beiden äußersten Steuerfedern, an denen er sich fächerförmig ausbreitet. Zunächst wird er vom Fett und Bindegewebe bedeckt, dann tritt er neben dem *M. pubi-coccygeus ext.* aus dem Schwanzballen heraus. Er ist sehr schwach und dünn und zeigt im Querschnitt eine Fläche von 0,3—0,5 mm. Er verläuft nach vorn und innen und kreuzt dabei den *M. caud-ilio-fem.* und den *M. pubi-coccygeus int.* Am Hinterrande des *M. contractor cloacalis* angekommen, geht er unter denselben und verläuft, bedeckt von letzterem Muskel und dem *M. sph. ani*, zum äußeren Rand der Anusöffnung. Auf dieser Strecke liegt er also zwischen den genannten Muskeln und der Kloakenwand. Dann zieht er am Unterrande der Anusöffnung entlang, nur von der Schleimhaut bedeckt, und verschmilzt in der Mittellinie mit dem entsprechenden Muskel der anderen Seite bzw. setzt sich in den Muskel fort. Die beiden kleinen Muskeln zusammen bilden also um die Anusöffnung herum eine vollkommene Schlinge.

Von PORTA (1908) wird der Muskel so dargestellt, als ob seine Fasern beim Eintritt unter den *M. sph. ani* einfach mit den Fasern desselben Muskels verschmelzen. Dem ist sicher nicht so. Es ist mir wiederholt gelungen, die geschlossene Schlinge auszupräparieren.

Funktion: Hebung des Anus<sup>1)</sup>.

Innervation: Vom *Pl. pudendus* aus.

5. *M. dilatator ani* (Taf. XII, Fig. 10, *M. dil. ani*). Dieser Muskel ist von ungefähr der gleichen Stärke wie der letztgenannte und scheint auch der Aufmerksamkeit der meisten Autoren entgangen zu sein. Ich glaube auch, daß er in der Tat oft fehlen kann, wogegen er in anderen Fällen typisch ausgebildet ist. Er entspringt an der Mitte des Hinterrandes des Ischium und zwar gewöhnlich sehnig, so daß sein Ursprung nicht wahrnehmbar ist. Gegen die Bauchhöhle wird er nur vom Peritoneum bedeckt und ist also von der Bauchhöhle aus ohne weitere Präparation sichtbar. Nach außen wird er vom *M. pubi-coccygeus int.* bedeckt. Er ist von abgeflachter Gestalt und entzieht sich dadurch noch mehr unserem Auge. Er verläuft ziemlich genau horizontal zum Seitenrande der Kloake. Hier liegt er zwischen Kloakenwand

---

1) Da er der Funktion nach eigentlich *Musculus levator ani* heißen müßte, möchte ich hervorheben, daß ich dessen ungeachtet die PORTA'sche Bezeichnung als *Musculus suspensor ani* vorziehen zu müssen glaube, da ersterer Name bereits von anderen Autoren für einen anderen Muskel gebraucht worden ist.

und *M. contr. cloacalis*. Weiter kaudalwärts tritt dann natürlich der *M. sph. ani* an die Stelle des letzteren. Ungefähr an seiner Eintrittsstelle unter den *M. contr. cloacalis* wird er von seiner Außenseite vom *M. suspensor ani* gekreuzt. Er zieht dann bis zum seitlichen Oberrand der Anusöffnung, verteilt hier seine Fasern fächerförmig und inseriert an der Schleimhaut.

Funktion: In erster Linie Erweiterung der Anusöffnung, zusammen mit dem *M. susp. ani* auch als *Retractor ani* funktionierend.

Innervation: Vom *Pl. pudendus* aus.

γ) Nerven des Schwanzes und des Anus (vgl. Taf. XII, Fig. 11).

Für die Innervation des Schwanzes und des Anus kommen nur die Nerven des *Plexus pudendus* und die Kaudalnerven in Betracht. Über den Begriff des *Plexus pudendus* herrscht unter den Autoren keine Einigkeit. GADOW (1891) geht auf diesen Punkt nicht weiter ein. Ich werde mich auch hierin, der Einheitlichkeit wegen und weil es sich um nichts Prinzipielles handelt, mit einigen Einschränkungen an seine Definition halten. Dieselbe lautet bei GADOW: „Der *Plexus pudendus* setzt sich aus den kaudalwärts vom *Pl. ischiadicus* austretenden ventralen Stämmen der Spinalnerven zusammen; diese sind schräg distalwärts gerichtet und anastomosieren häufig miteinander, und besonders am Rande des Scham- und Sitzbeines auch mit den auf der Außenfläche des Sitzbeines herabsteigenden Ästen des *Pl. ischiadicus* (p. 422)“.

Diese Definition ist aber nicht uneingeschränkt anwendbar, denn der *Pl. ischiadicus* anastomosiert nur mit einem Teil des *Pl. pudendus*, gerade mit demjenigen, den LANGLEY (1903) u. a. *Pl. pudendus* nennen. Ich möchte, von den Befunden beim Haushuhn ausgehend, nicht verallgemeinern, andererseits aber sehe ich mich doch genötigt, an der GADOWSchen Definition eine Korrektur anzubringen. GADOW sagt: „Innervation (der *Mm. pubi-coccygei*) durch den *Pl. pudendus* und den damit verbundenen *Ischiadicus-ast*“ (p. 134) und an anderer Stelle: „Der *M. ilio-coccygeus* wird, wie der *M. pubi-coccygeus* durch Äste aus dem *Plexus pudendus* innerviert“ (p. 135). Demgegenüber ist zu betonen, daß erstens die beim Huhn die *Mm. pubi-coccygei* innervierenden Nerven sicher keine Fasern vom *Pl. ischiadicus* erhalten, und zweitens der *M. ilio-coccygeus* nicht wie die vorigen, sondern von einem anderen Nerven, der wohl kaum zum *Pl. pudendus* gerechnet werden kann (siehe oben), innerviert wird.

Die Definition GADOWS wäre nach meiner Ansicht folgendermaßen zu erweitern: Der Plexus pudendus setzt sich aus den kaudalwärts vom Pl. ischiadicus und kranialwärts von den echten Kaudalnerven austretenden ventralen Stämmen der Spinalnerven zusammen; diese sind schräg distalwärts gerichtet, anastomosieren häufig miteinander und verlaufen seitlich von den echten Schwanzmuskeln.

Die ventralen Stämme der echten Kaudalnerven vereinigen sich zu einem Längsstamm, dem N. caudalis, der auf der Ventralfläche der Querfortsätze der Kaudalwirbel verläuft und Zweige an die ventrale Schwanzmuskulatur abgibt.

Wie überall begegnen wir auch hier Variationen. Die erste zum Pl. pudendus ziehende Wurzel, diejenige, die zwischen den beiden primären Sakralwirbeln entspringt (also Spinalnerv Nr. 31), kann einen Zweig zum Pl. ischiadicus senden oder auch eines solchen entbehren. Eine weitere Variation zeigt sich darin, daß der 30. Spinalnerv sich spaltet und einen Zweig zum Pl. pudendus schickt. Diese letztere Variation ist selten und kommt nur dann vor, wenn beide Acetabularwirbelparapophysenpaare gut ausgebildet sind. Ich hätte sie nicht erwähnt, wenn sie nicht bei den Kaulhühnern die Regel wäre und deswegen unsere Aufmerksamkeit verdiente<sup>1)</sup>. Abgesehen von diesem Fall setzt sich der Pl. pudendus aus fünf Stämmen zusammen, die zwischen den Wirbeln 30—35 entspringen, also Spinalnerven 31—35 entsprechen. Häufig tritt noch ein dünner Ast aus dem Kaudalnervenstamm hinzu.

Die Anastomosen, die diese Nerven miteinander eingehen, sind sehr variabel. Auf Taf. XII, Fig. 11 ist ein typischer Fall dargestellt.

Die ventralen Äste des 31. und 32. Spinalnerven vereinigen sich bald nach ihrem Austritt und bilden den stärksten Nervenstamm des Plexus pudendus. Dieser Stamm nimmt einen etwas gesonderten Verlauf und wird hierbei von einer Arterie und einer Vene begleitet. Die Arterie hat den Namen Art. pudenda externa erhalten. Ich bezeichne also diesen Nerven als N. pudendus externus und die Vene als V. pudenda externa, da es mir berechtigt erscheint, Nerven und Blutgefäße gleichen Verlaufes und Verbreitungsgebietes mit den gleichen Namen zu belegen. Ich

1) Vgl. auch das Kapitel über Wanderung des Beckens.

werde diese Bezeichnungsweise auch in anderen Fällen zur Anwendung bringen<sup>1)</sup>.

Der Nervus pudendus externus (Taf. XII, Fig. 11, N. pud. ext.) kann also, wie erwähnt, eine Wurzel vom 30. Spinalnerven erhalten, doch setzt er sich gewöhnlich nur aus den beiden auf ihn folgenden Nerven zusammen. Er verläuft, wie auch die folgenden Stämme von den Nieren bedeckt, den Querfortsätzen der hinteren Synsakralwirbel von unten anliegend, schräg nach hinten. Direkt medial neben ihm liegen auch die übrigen Stämme des Pl. pudendus. Mit dem nächsten Stamm geht er immer Anastomosen ein und nimmt kurz vor seinem Austritt aus der Bauchhöhle noch ein letztes Faserbündel in sich auf. Etwa in der Mitte seines Verlaufes in der Bauchhöhle sendet er einen dünnen Ast nach hinten, den N. pudendus internus (Taf. XII, Fig. 11, N. pud. int.), der zu der Kloake und den Begattungsorganen kaudalwärts zieht.

Der N. pud. ext. (vgl. Taf. XIII, Fig. 14, 10 und Fig. 15, 15) verläßt die Bauchhöhle ventral von der Spina il. post., etwa in der Höhe des oberen Teiles des Hinterrandes des Ischium. Nach außen wird er zuerst von dem M. caud.-ilio-flex., dann von dem M. caud.-ilio-fem. gekreuzt. Erst an dieser Stelle wird er, durch den dünnen M. transverso-analis, dessen Verlaufe er folgt, durchschimmernd, sichtbar.

Ungefähr an der Durchtrittsstelle spaltet sich ein dünner Zweig von ihm ab (vgl. Taf. XIII, Fig. 14, 11 und Fig. 15, 10), der kaudal neben ihm verläuft zur Kreuzungsstelle dieser beiden Nerven mit dem M. pubi-coccygeus ext. Hier wendet sich dieser kleinere, hintere Zweig mehr kaudalwärts und teilt sich wieder. Ein Teil tritt in den M. pubi-coccygeus ext. ein, der andere läuft etwas weiter nach hinten, verzweigt sich dann und tritt in den M. pubi-coccygeus int. ein. Die Stellen, an denen die Nerven in diese beiden Muskeln eintreten, befinden sich ziemlich genau in ihrer geometrischen Mitte.

---

1) Da eine Beschreibung des Nerven- und Blutgefäßsystems ohne Benennungen für die einzelnen Zweige eine Sache der Unmöglichkeit ist, war mir die Wahl offen, die Zweige willkürlich zu bezeichnen, etwa mit Buchstaben (wie dies z. B. von LANGLEY [1903] geschehen ist), oder Namen zu wählen, die eine möglichst genaue Vorstellung über den Verlauf der Äste geben. Letzteres Verfahren schien mir zweckmäßiger.

Der Hauptstamm des N. pud. ext. gibt, ehe er den M. pubi-coccygeus ext. kreuzt, einen kleinen Zweig in den ihn bedeckenden M. transverso-analis ab, der also ebenfalls ungefähr in der Mitte des letzteren eintritt. Unmittelbar darauf tritt der verbindende Ast aus dem Pl. ischiadicus (vgl. Taf. XIII, Fig. 14, 8 und Fig. 15, 14) in den N. pud. ext. ein. Dieser Ast zieht zwischen den Muskeln des Beckens hindurch und verläßt das Becken etwa in der Mitte des hinteren Ischiumrandes. Hierauf zieht er kaudalwärts, auf dem M. pubi-coccygeus int. liegend, zu dem N. pud. ext., mit dem er in Verbindung tritt. Hier verzweigt sich der Nerv. Ein ziemlich starker Ast, der Ramus cloacalis (Taf. XIII, Fig. 14, 9 und Fig. 15, 11), spaltet sich nach hinten ab und zieht in kaudaler Richtung an die Seite der Kloake. Er verläuft über die Mm. pubi-coccygei und den M. contractor cloacalis und tritt dann unter den M. sph. ani ein<sup>1)</sup>. Hier verzweigt er sich wiederholt und innerviert die Kloakenwand sowie die ganze Anusmuskulatur.

Etwas ventral von ihm verläuft häufig ein zweiter Zweig, der Ramus cutaneus ani ventralis (Taf. XIII, Fig. 14, 7 und Fig. 15, 12) der sich bald in zwei spaltet und die Haut ventral vom Anus innerviert.

Der Hauptteil des N. pud. ext. setzt sich in seiner ursprünglichen Richtung fort, teilt sich dann bald in zwei Zweige, die sich wiederholt verästeln und fast die ganze Haut der Bauchwand innervieren. Die genaue Umgrenzung dieses Gebietes kann nur durch physiologische Versuche festgestellt werden.

Der 33. Spinalnerv anastomosiert häufig mit den vor und hinter ihm entspringenden Stämmen. Er verläuft mit den anderen Stämmen zusammen und verläßt, wie auch die folgenden, die Bauchhöhle an der lateralen Seite des M. depr. coccygis, noch etwas weiter kranialwärts als der N. pud. ext. Noch innerhalb der Bauchhöhle teilt sich dieser Nerv, den ich N. cutaneus ani lateralis (Taf. XII, Fig. 11, N. cut. ani lat., Taf. XIII, Fig. 14, 13 und Fig. 15, 9) nennen will, gewöhnlich in zwei ziemlich gleichdicke Zweige, die zusammen verlaufen. An der Außenseite erscheinen sie hinter und etwas medial von der Sp. il. post. Sie wenden sich dann ab von den anderen Stämmen und verlaufen caudo-lateralwärts, neben dem M. transverso-analis. Sie gehen dann

---

1) Das Verhalten dieses Nerven scheint mir ein weiterer Beleg dafür zu sein, daß die Trennung des Musculus contr. cloacalis vom Musculus sphincter ani berechtigt ist.

an die Oberfläche und treten ungefähr an der Stelle, wo sie den *M. pubi-coccygeus ext.* kreuzen, in die Haut ein. Hier verzweigen sie sich reichlich und innervieren die Region an der Seite des Anus.

Der 34. Spinalnerv nimmt in der Bauchhöhle den gleichen Verlauf wie der 33. Beim Verlassen der Bauchhöhle ist er stärker als jener, weil er nicht so viele anastomotische Verbindungen abgibt. Da er mit den nächsten zwei Nerven in innigem Zusammenhang steht, wollen wir ihn mit den anderen zusammen betrachten. Der 35. Spinalnerv spaltet sich oft unmittelbar nach seinem Austritt. Ein Teil seiner Fasern verläuft dann quer über dem Anfangsteil des *M. depr. coccygis* zu dem 34. Nerven. Der andere Teil verläuft direkt nach hinten und vereinigt sich mit dem Kaudalnervenstamm. Häufig aber tritt diese Teilung nicht ein, so daß der ganze 35. Nerv zum *Pl. pudendus* zieht. Der 36. Nerv geht in der Hauptsache zu dem Kaudalnervenstamm, doch entspringt ihm in der Gegend des 1. oder 2. Kaudalwirbels häufig ein Zweig, der den *M. depr. coccygis* in schräger Richtung nach hinten durchbohrt und zu den Nerven des *Pl. pudendus* zieht.

Diese letzten Nerven des *Pl. pudendus* anastomosieren miteinander, verlaufen neben dem 33. Spinalnerven nach hinten und durchbohren die Bauchwand an der gleichen Stelle, wie dieser, mit dem sie ja auch Anastomosen bilden. Zusammen bilden sie den *N. cutaneus caudae* (Taf. XII, Fig. 11, *N. cut. caud.* und Taf. XIII, Fig. 15, 3), der am äußeren Schwanz seitlich neben dem *M. ilio-coccygeus* sichtbar wird, wenn die Muskeln hier etwas auseinander gezogen werden. Obwohl die Fasern der einzelnen Bestandteile dieses Nerven als mehr oder weniger selbständige Nerven bis zu ihren Innervationsgebieten verfolgt werden können, ist die Trennung doch nur eine künstliche. Zudem ist das Verhalten dieser Nerven durchaus nicht immer dem hier beschriebenen entsprechend. Ich habe mich bei meiner Beschreibung nur an einen typischen Fall gehalten, da die Aufzählung aller von mir beobachteten Variationen hier nicht am Platze wäre.

Am seitlichen Unterrande des Schwanzballens, hinter der Ansatzstelle des *M. pubi-coccygeus ext.*, tritt der hier schon in vier Zweige geteilte *N. cutaneus caudae* zum Vorschein. Ein Zweig (Taf. XIII, Fig. 14, 14) biegt sich um den *M. suspensor ani* herum, verläuft diesem entlang nach unten und innerviert die Haut in dieser Gegend. Zwei andere Äste, die *Rami cutanei*

ani dorsales (Taf. XIII, Fig. 14, 12), ziehen herab zum Anus, verzweigen sich wiederholt und versorgen die Haut dieser Gegend. Der vierte Zweig (Taf. XIII, Fig. 14, 15) verläuft in einiger Entfernung vom Schwanzrande und sendet Zweige an die Haut der Ventralseite des Schwanzes.

Die Kaudalnerven vereinigen sich zu einem mächtigen in der Muskelsubstanz des M. depr. cocc. eingebetteten Nerven, dem N. caudalis (Taf. XII, Fig. 11, N. caud.). Ungefähr in der Gegend des 2. freien Schwanzwirbels gibt er einen dünnen Zweig ab, der beinahe den gleichen Verlauf nimmt, wie der Seitenzweig des 36. Spinalnerven. Dieser Zweig des N. caudalis bleibt jedoch in der Tiefe und zieht zu der tieferen Muskelschicht des Schwanzballens. Er innerviert also wahrscheinlich hauptsächlich die Scheiden der Steuerfedern. Weiter nach hinten werden mehrere kleinere Zweige abgegeben, die den M. depr. cocc. selbst innervieren.

Zwischen allen Kaudalwirbeln entspringen Nerven, die sich zu diesem Kaudalnervenstamm vereinigen; nur die beiden letzten Kaudalwirbel und das Pygostyl lassen keine Nerven mehr zwischen sich aus dem Rückenmark austreten, obwohl letzteres sich noch bis weit in das Pygostyl fortsetzt. Dieser Befund stimmt mit dem von PECK (1888) an Tauben gewonnenen Resultaten überein.

Gewöhnlich ventral von dem Querfortsatz des vorletzten Schwanzwirbels teilt sich der N. caudalis in zwei annähernd gleiche Hälften. Die eine Hälfte verläuft weiter kaudalwärts in der Tiefe und versorgt die tieferen Schichten des Schwanzes. Die andere Hälfte zieht dorsalwärts, dann auf den Querfortsätzen des letzten oder der beiden letzten Wirbel etwas seitwärts, so daß sie an den Basen der seitlichen Steuerfedern ankommt, wo sie sich dann weiter verzweigt, um so die tiefste dorsale Muskelschicht des Schwanzes zu versorgen.

Die dorsalen Zweige der Spinalnerven (vgl. Taf. XIII, Fig. 13) sind viel schwächer als die ventralen. Im hinteren Beckenabschnitt treten einige in die dem Becken aufliegenden Muskeln ein. Am freien Schwanz erscheinen Zweige derselben zwischen dem M. ilio-cocc. und dem M. lev. coccygis. Sie ziehen von beiden Seiten dorso-kaudalwärts und innervieren die Haut sowie den M. lev. coccygis.

Die Innervation der Bürzeldrüse erfolgt ebenfalls von einem dieser Nerven aus. Ich finde den betreffenden Nerven (Taf. XIII, Fig. 13, 3 u. Fig. 15, 2) gewöhnlich als 37. Spinalnerven, d. h. denjenigen, der zwischen dem letzten Synsakrokaudalwirbel und

dem ersten Schwanzwirbel austritt, wogegen KOSSMAN (1871) dafür den Nerven angibt, der vor dem letzten mit dem Becken verbundenen Wirbel entspringt. Diese Differenz zwischen den Angaben KOSSMANS und meinen Befunden ist sicher nur auf die Variabilität der Wirbelsäule zurückzuführen. Der Nerv teilt sich gleich nach seinem Austritt aus dem Wirbelkanal in drei Äste, von denen der dorsale in den *M. lev. cocc.* eintritt. Der zweite Ast ist dem ersten an Dicke ungefähr gleich, verläuft nach hinten und außen um den *M. lev. cocc.* herum und tritt auf der Dorsalfläche des Schwanzes zwischen letzterem Muskel und dem *M. ilio-coccygeus* zum Vorschein. Er verläuft dann nahe der Mittellinie nach hinten und tritt in die eine Bürzeldrüsenhälfte ein; die andere wird in entsprechender Weise versorgt. Der dritte größte Ast des 37. Spinalnerven stellt eine der Wurzeln des *N. caudalis* dar.

Der letzte Zweig der Spinalnerven, der auf der Dorsalfläche des Schwanzes sichtbar wird, nimmt einen kaudalen Verlauf, zieht neben der Bürzeldrüse vorbei über den *M. ilio-coccygeus* hinweg zum Hinterrande des Schwanzes, wo er in die Haut und die oberflächliche Muskelschicht eindringt.

#### d) Gefäße des Schwanzes und des Anus.

##### 1. Arterien.

Nachdem sie beiderseits die *Art. ischiadicae* (Taf. XII, Fig. 12, 2) abgegeben hat, zieht die *Aorta descendens* als etwa streichholzdickes Gefäß der Wirbelsäule entlang nach hinten. Ungefähr an der Grenze zwischen dem 2. und 3. Synsakrokaudalwirbel entspringt die unpaare *Art. mesenterica inferior* (Taf. XII, Fig. 12, 17). In der Regel entspringt sie hinter der vorderen Verbindungsbrücke der *Venae coccygeae*, bzw. dem *Arcus hypogastricus*. Bisweilen entspringt sie auch vor dem *Arcus*. In beiden Fällen verläuft sie mit der *Vena coccygo-mesenterica* (Taf. XII, Fig. 12, 18), die in die Mitte des *Arcus hypogastricus* mündet. Die *Aorta descendens* spaltet sich unmittelbar darauf, gewöhnlich in der Gegend des 4. Synsakrokaudalwirbels, in drei ziemlich gleichdicke Äste. Der mittlere Ast verläuft weiter kaudalwärts als die *Arteria coccygea media* (Taf. XII, Fig. 12, 8), wogegen die beiden seitlichen, die *Art. pudendae communes* (Taf. XII, Fig. 12, 6) schräg nach hinten verlaufen.

Unweit ihrer Ursprungsstelle sendet die Art. pudenda communis einen kleinen Zweig ab, der sich auf der Crista ischio-sacralis und den benachbarten Teilen des Beckeninnern verzweigt. Etwa zwischen dem 5. Symsakrokaudal- und dem 1. Kaudalwirbel spaltet sie sich. Der mediale stärkere Teil, die Art. pudenda interna (Taf. XII, Fig. 12, 14), verläuft direkt kaudalwärts zu der Kloake und beim Weibchen außerdem zu dem Eileiter. Das Schicksal dieser Arterie interessiert uns hier nicht weiter.

Der laterale Teil der Art. pud. communis, die Art. pudenda externa (Taf. XII, Fig. 12, 14), nimmt genau den gleichen Verlauf wie der gleichnamige Nerv. Auch nach ihrem Durchtritt durch die Bauchwand verlaufen Nerv und Arterie (s. Taf. XIII, Fig. 14, 10 u. Fig. 15, 15), sowie auch die Vena pudenda externa zunächst zusammen. Noch in der Bauchhöhle gibt die Art. pud. ext. einige kleine laterale Zweige ab, die in die Muskeln des Beckeninnern eindringen, worauf sie ungefähr 1 cm vor ihrer Durchtrittsstelle einen medialen Ast, die Art. cutanea caudae (Taf. XII, Fig. 12, 13), abgibt. Unmittelbar nach ihrem Durchtritt entsendet die Art. pud. ext. einige Zweige nach vorn. Einer dieser Äste verzweigt sich an der Innenfläche des M. caud.-ilio-flex., ein anderer versorgt den M. transverso-analis. Auch kaudalwärts treten viele kleine Äste aus. Einige ernähren den M. pubi-coccygeus int. und können auf dessen Oberfläche bis zur Schwanzunterseite ziehen, ein anderer versorgt den M. pubi-coccygeus ext., ähnlich wie dessen Nerv, an seine Innenseite herantretend. Weiter ventral entsendet die Arterie dann die Rami cloacales (Taf. XIII, Fig. 15, 11), die, wie die entsprechenden Nerven, zur Kloake ziehen, hier unter Verästelung in die Muskeln eindringen und sie, sowie die Kloakenwand und die Anusschleimhaut mit Blut versorgen. An der Stelle, wo der N. pud. ext. den anastomotischen Ast des Pl. ischiadicus in sich aufnimmt, entsendet die Art. pud. ext. einen Zweig, der mit dem Nervenast nach vorn verläuft und sich auf den Muskeln an der Beckenseite verästelt. Der Hauptteil der Arterie verläuft weiter in ihrer ursprünglichen Richtung, verzweigt sich dann und versorgt die Haut der seitlichen und unteren Bauchwand.

Die Art. cutanea caudae nimmt ihren Ursprung (s. Taf. XII, Fig. 12, 13) aus der Art. pud. ext., noch in der Bauchhöhle. Sie verläuft dann etwas medio-kaudalwärts und durchbohrt die hintere Bauchwand, indem sie unter den M. pubi-coccygeus int. eintritt,

zusammen mit dem *N. cut. caudae*, neben dem *M. depr. coccygis*. Hier gibt sie einige kleinere Äste an den *M. depr. cocc. ab.* Sie erscheint dann an der Seite des Schwanzes (s. Taf. XIII, Fig. 15, 3) fast vollständig vom *M. ilio-coccygeus* bedeckt. Verschiedene Äste nehmen dann ihren Ursprung aus dieser Arterie. Ein Zweig biegt sich in einem Bogen zurück und verzweigt sich in der Haut auf dem hinteren Teil des *M. caud.-ilio-flexorius*. Ein anderer tritt in den *M. caud.-ilio-fem.* ein und kann noch weit kranialwärts in ihm verfolgt werden. Ein tritter Ast, der *Ramus cutaneus ani lateralis* (Taf. XIII, Fig. 15, 8), zieht zum Anus, verzweigt sich dann reichlich und versorgt die Haut dieser Gegend. Kleinere Äste dringen in den *M. ilio-coccygeus* und in die benachbarten Muskeln ein. Der größte Ast verläuft mit dem *N. cutaneus caudae* zusammen weiter kaudalwärts, tritt unter den *M. pubi-cocc. ext.* und den *M. suspensor ani* durch und verzweigt sich reichlich auf der Ventralfläche des Schwanzes unter der Haut. Ein *Ramus cutaneus ani dorsalis* (vgl. Taf. XIII, Fig. 14, 12) wird ziemlich regelmäßig abgespalten und zieht zu der Hautpartie dorsal vom Anus. Dieser Ast kann schon früher entstehen, ehe die Arterie noch unter den *M. pubi-cocc. ext.* eindringt. Kleinere Zweige entspringen aus diesen Arterien und ziehen zu den benachbarten Partien der Haut.

Intervertebralarterien werden in ihrem ganzen Verlaufe von der Aorta descendens abgegeben; gegen den Schwanz hin gewinnen sie an Stärke. Die erste Arterie, die aus der *Art. coccygea media* entspringt nach Abgabe der beiden *Art. pud. communes*, und die zwischen den Querfortsätzen des 4. und 5. Synsakrokaudalwirbels in die Höhe dringt, erscheint auf der Rückenfläche an der seitlichen, hinteren Kante des *M. lev. coccygis* (Taf. XIII, Fig. 13, 5 und Fig. 15, 1). Sie verzweigt sich dann auf diesem Muskel und den benachbarten Teilen des Ilium und versorgt die Haut dieser Rückengegend. Die folgende Arterie, die zwischen den Querfortsätzen des letzten Synsakrokaudal- und des 1. Kaudalwirbels durchdringt, verhält sich ähnlich wie die vorhergehende. Sie erscheint an der Seite des *M. lev. coccygis* und versorgt die hintere Partie der Haut dieser Gegend. Dagegen verhält sich die nächste Intervertebralarterie wesentlich anders. Sie geht zwischen den Querfortsätzen des 1. und 2. Kaudalwirbels in die Höhe, nimmt dann aber einen mehr kaudalen Verlauf zwischen dem *M. lev. coccygis* und dem *M. ilio-coccygeus*. Sie kann sich schon frühzeitig verzweigen, doch bleiben die Zweige dann zu-

sammen und treten erst ungefähr in der Gegend des vorletzten Schwanzwirbels auf der Dorsalfläche zum Vorschein (Taf. XIII, Fig. 13, 6). In anderen Fällen verzweigt sich die Arterie erst hier. Der mediale Ast tritt zu der Bürzeldrüse, dringt an ihrer Basis in sie ein und versorgt sie mit Blut. Der laterale Ast zieht neben der Drüse vorbei nach hinten und verzweigt sich reichlich auf der Dorsalfläche des Schwanzballens, um Haut und Federn mit Blut zu versorgen. Häufig biegt sich ein Ast der die Bürzeldrüse versorgenden Arterie ungefähr in der Medianlinie auf den Kaudalwirbeln nach vorn und versorgt diese Hautpartie.

Die nächste Arterie ist bedeutend schwächer als die vorhergehende, die die stärkste aller dieser Intervertebralarterien ist. Sie tritt zwischen dem 2. und 3. Kaudalwirbelquerfortsatz durch und bleibt in den tiefen Schichten des Schwanzballens, dessen seitliche Partie sie hauptsächlich versorgt. Aus dieser sowie aus den vorangehenden Intervertebralarterien können, unmittelbar nach ihrem Ursprung, kleine Zweige an den *M. depr. coccygis*, der sie alle bedeckt, abgegeben werden, auch gelangen einige ihrer Verzweigungen auf die Dorsalfläche des Schwanzes.

Etwas mächtiger als diese ist die folgende Arterie, die ihren Verlauf zwischen den Querfortsätzen des 3. und 4. Kaudalwirbels nimmt. Sie bleibt wie die letztgenannte Arterie in der tiefen Schicht des Schwanzballens und ist der Haupternährer der Steuerfedern, an deren Wurzeln sie mit ihren Zweigen herantritt. Die ganze Muskel- und Bindegewebsmasse zu beiden Seiten des *Pygostyls* wird in ihrem Inneren von den Zweigen dieser Arterie durchwühlt. An der Stelle, wo diese Arterie aus der *Art. coccygea media* entspringt, geht auch eine unpaare Arterie ab, die in der Medianlinie der Ventralfläche des Schwanzes erscheint und sich hier hauptsächlich in der Haut verzweigt. Die vorletzte Intervertebralarterie ist klein und zieht an die Seite der Dornplatte des *Pygostyls*, wo sie sich verzweigt. Die allerletzte Arterie, die zwischen dem letzten Wirbel und dem *Pygostyl* entspringt, ist noch unbedeutender und verzweigt sich in der ventralen Schwanzmuskulatur.

Die *Art. coccygea media* setzt sich dann auf der Ventralfläche des *Pygostyls* nach hinten fort, gibt nach beiden Seiten kleine Zweige ab, um gegen die Spitze des *Pygostyls* hin sich selbst in feine Verzweigungen aufzulösen.

## 2. Venen.

Nach Wegnahme der Haut von der Schwanzoberfläche kommt ein förmliches Netzwerk von kleinen Venen zum Vorschein (vgl. Taf. XIII, Fig. 13, *r*). Diese umhüllen mit den Venen der Ventralseite, mit denen sie häufig anastomosieren, die Steuerfedern an deren Basen. Außerdem sammeln sie das Blut aus der Haut und den oberflächlichen Muskelschichten. Nach der Schwanzspitze zu vereinigen sich diese dorsalen Venenkapillaren zu einer Sammelvene, die zwischen der am meisten medial gelegenen und der nächsten Steuerfeder um den Schwanzrand herum zieht und sich zur Ventralfläche des Schwanzes begibt (Taf. XIII, Fig. 14, *r*). Hier ergießen noch Venenkapillaren des distalen Endes der ventralen Schwanzfläche ihr Blut in diese von der Dorsalfläche her kommende Vene, die am Seitenrande der Ventralfläche des Pygostyls nach vorn verläuft und den Anfang der Vena coccygea darstellt. Häufig ist nur die Vene der einen Seite an ihrem Anfang stark ausgebildet. Sie nimmt dann alles Blut aus der Schwanzspitze in sich auf; die Vene der anderen Seite macht sich dann erst etwa gegen den Vorderrand des Pygostyls bemerkbar.

Die Vena coccygea dringt dann unter die ventralen Muskeln und liegt an ihrer Ventralseite unmittelbar an. Nach vorn verläuft sie dann neben der Art. coccygea media und bedeckt in der Ventralansicht die Intervertebralarterien. Die Vene der einen Seite ist durch mehrere Querbrücken mit der der anderen Seite verbunden. So habe ich kleine Verbindungen auf dem 5. und 4. Schwanzwirbel gefunden und nach vorn eine starke auf dem 1. Diese Querbrücken liegen ventral von der Art. coccygea media. Sie können dazu führen, daß die beiden Venen ganz oder streckenweise miteinander verschmelzen.

Die Vena coccygea nimmt verschiedene kleine Gefäße aus den tieferen Muskelschichten in sich auf. Im Bereiche der hintersten Schwanzwirbel ist ein solcher zuführender Ast gewöhnlich etwas stärker. Er kommt von der Dorsalfläche des Schwanzes, sammelt dort Blut aus den seitlichen Partien des Schwanzes, der Steuerfedern und der Haut dieser Region. Mit den Venenkapillaren der Vena coccygea gehen seine Endzweige Anastomosen ein. Er dringt dann in der Nähe der Bürzeldrüse in die Tiefe, durchbohrt die Muskeln und ergießt sein Blut in die Vena coccygea.

Zwischen den Querfortsätzen des 1. und 2. Kaudalwirbels tritt ein Ast der Vena coccygea durch, der viel stärker ist als

die übrigen und das Blut aus der Bürzeldrüse bringt (vgl. Taf. XIII, Fig. 13). Die Eintrittsstelle dieser Vene ist nicht konstant. Sie kann sich weiter hinten befinden. Gewöhnlich liegt sie nahe der Ursprungsstelle der die Bürzeldrüse versorgenden Arterie. Diese Vene verhält sich wie die genannte Arterie: sie sammelt Blut aus der Drüse sowie aus den benachbarten Partien der Haut, tritt dann zwischen dem *M. ilio-coccygeus* und dem *M. lev. coccygis* in die Tiefe, verläuft schräg abwärts und vorwärts und wendet sich dann über den Querfortsatz des 2. Kaudalwirbels hinweg der *Vena coccygea* zu.

Auf der Ventralfläche des letzten Synsakrokaudalwirbels verschmilzt die *Vena pudenda communis* (Taf. XII, Fig. 12, 16) mit der *V. coccygea*. Diese Vene zeigt im wesentlichen die gleiche Verzweigung und den gleichen Verlauf wie die *Arteria pudenda communis*. Nicht weit von ihrer Verschmelzungsstelle tritt ein kleiner Ast, der von den Muskeln des Beckeninnern kommt, in sie ein. Etwas weiter hinten gabelt sie sich abermals, fast genau wie die Arterie. Medial liegt die *Vena cutanea caudae* (vgl. Taf. XII, Fig. 12, 13), lateral die *V. pudenda externa* (vgl. Taf. XII, Fig. 12, 14).

Die *V. pudenda ext.* (= *V. cutanea pubica*) hat das gleiche Verzweigungsgebiet (Taf. XIII, Fig. 14, 5 und Fig. 15) wie der *N. pud. ext.* und die *Art. pud. ext.* Das Blut aus der Haut der hinteren Bauchgegend sammelt sich in zwei Hauptvenenstämmen, die in der Nähe des distalen Endes des Pubis sich vereinigen. Der gemeinsame Stamm verläuft in der Hauptrichtung der Vene. Neben dem *M. pubi-cocc. ext.* bekommt diese Vene einen Ast aus der vorderen Bauchgegend. Dieser Ast verläuft ungefähr in der gleichen Richtung wie der *Ramus communicans cum Pl. ischiadico* des *N. pud. ext.* und mündet an der entsprechenden Stelle in die Hauptvene. Von hinten tritt der *Ramus cloacalis* (Taf. XIII, Fig. 14 6) in sie ein, etwas weiter proximal als letztgenannter Ast. Das Bild, das diese Verzweigung uns bietet, ist also genau das gleiche, das wir bereits bei dem Nerven- und Arteriensystem gesehen haben. Der *R. cloacalis* sammelt das Blut aus der Haut und den Muskeln der Analgegend, sowie der Kloakenwand. Die *V. pud. ext.* bekommt dann noch kleinere Zweige aus den benachbarten Muskeln und tritt mit dem Nerven und der Arterie zusammen in die Bauchhöhle ein.

Die *V. cutanea caudae* entsteht als ein reichverzweigtes Netz auf der Unterfläche des Schwanzballens (Taf. XIII, Fig. 14, 2

und 3) also in dem Verbreitungsgebiet der Art. cut. caudal. Die Venen sammeln sich in einem Hauptstamm, der unter dem M. pubi-cocc. ext. hindurchtritt und der lateralen Kante des M. ilio-cocc. entlang nach vorn verläuft. Vor dem Schwanzballen erhält die V. cut. caudae einen Zweig, den R. muscularis caudae (Taf. XII, Fig. 15, 7) (= V. caudae muscularis), der Blut aus den Dorsalmuskeln des Schwanzes bringt. In dieser Gegend tritt auch ein Ast, der von der Haut der Dorsalfläche des Schwanzes kommt, in die V. cut. caudae ein. Weiter vorne erhält sie noch Hautäste, die von der Seitenfläche des Anus und von dem hinteren Teil des M. caud-ilio-flex. kommen, und durchbohrt dann an der gleichen Stelle wie die Nerven und Arterien, die zum Schwanze ziehen, die Bauchwand.

In der Bauchhöhle vereinigt sich dann die V. cut. caudae mit der V. pud. externa. In deren gemeinsamen Stamm tritt dann die V. pudenda interna (vgl. Taf. XII, Fig. 12, 15) ein. So entsteht die V. pud. communis, die, wie oben angegeben, in die Vena coccygea einmündet.

Unmittelbar hinter der Austrittsstelle der Art. pud. communis, d. h. auf dem 4. Synsakrokaudalwirbel, werden die beiden Vv. coccygeae fast regelmäßig durch eine Querbrücke verbunden, die also den Ursprung der Art. cocc. med. überquert. Sie ziehen dann weiter nach vorn, erhalten jederseits einen kleinen Zweig, der sich auf der Crista ischio-sacralis verästelt, und münden zu beiden Seiten der Aorta descendens in den Arcus hypogastricus bzw. werden durch eine Querbrücke verbunden und setzen sich etwas seitwärts in die Vv. hypogastricae (Taf. XII, Fig. 12, 4) fort.

## B. Das Kaulhuhn.

### Einleitendes.

Das Kaulhuhn unterscheidet sich von seinen Artgenossen durch das vollständige Fehlen eines äußeren Schwanzes. DÜRINGEN (1906) gibt folgende Namen an, unter denen diese Abart bekannt ist: „Kaulhuhn (Kaul=Kugel), Klüter, Klümper (Klump=Ballen), Stüper, Stummel, Kuhl- oder Klumphuhn, Rumpfschwanz, persisches oder virginisches Huhn oder Mutz — Gallus domesticus var. ecaudatus; Engl.: Rumpless Fowl, Rumpfkin und Persian Cock; Franz.: Poule sans croupion oder P. sans queue oder auch P. de Walikiki; Holl.: Klomphoen, Kluithoen oder Bolstaart; Flämisch: Waalekieken; Dänisch: Gumphoen“ (p. 247). Man darf im

engeren Sinne des Wortes eigentlich nicht von einer schwanzlosen Hühnerrasse sprechen, denn dieses überaus merkwürdige und auffallende Merkmal kann selbständig bei verschiedenen Hühnerrassen auftreten.

Schwanzlose Hühner sind schon seit langem bekannt. So wurden sie schon von ALDROVANDI (1610) unter dem Namen persische Hühner erwähnt und abgebildet. Spätere Angaben finden sich bei TEMMINCK, LINNÉ u. a. Außer Persien wurden Indien, China und Ceylon als die Heimat der schwanzlosen Hühner angegeben. Allgemeine Annahme fand die Behauptung SONNINIS, daß ein ungeschwänztes Huhn auf Ceylon wild vorkomme (als Wallikikilli=Waldhuhn), und daß es als der Vorfahr der schwanzlosen Haushühner zu gelten habe. LAYARD hat jedoch später nachgewiesen, daß schwanzlose Hühner nur als zahme Haustiere auf Ceylon vorkommen. Demgegenüber ist zu betonen, daß, da das Auftreten der Schwanzlosigkeit nachweislich als Folge spontaner Variation (Mutation) wiederholt beobachtet wurde, das Vorkommen von Kaulhühnern in anderen Ländern nicht notwendig eine Einfuhr aus den genannten Ländern voraussetzt. Interessant ist ferner die Angabe des Pfarrers CLAYTON aus dem Jahre 1693, daß die meisten Hühner in Virginien ungeschwänzt seien, und die dortigen Einwohner behaupteten, daß auch die eingeführten englischen Hühner ihre Schwänze nach kurzer Zeit verlören. Einen weiteren Fall häufigen Vorkommens schwanzloser Hühner teilt WRIGHT (1902) aus West-Indien mit.

Der einschlägigen Literatur ist über die Morphologie dieser Eigentümlichkeit sehr wenig zu entnehmen, da fast alle Beschreibungen des Kaulhuhnes sich in Werken über Geflügelzucht finden und deshalb mehr Wert auf genaue Angaben in bezug auf Befiederung, Habitus usw. legen als auf die innere Morphologie. So sagt z. B. WRIGHT (1902, p. 481) nur: „The spine itself is — at least it is usually — minus the final vertebrae“, und auch DÜRINGEN (1906) begnügt sich damit zu erwähnen, daß diese Eigentümlichkeit darin begründet liege, daß die Schwanzwurzel resp. der letzte Schwanzwirbel fehle, oder daß einer oder mehrere Schwanzwirbel verkümmert seien.

In neuerer Zeit hat DAVENPORT (1906) Kreuzungsversuche mit schwanzlosen Hühnern angestellt und äußert sich über die Schwanzlosigkeit folgendermaßen: „The absence of uropygium is a characteristic that has long been known among fowl, but there

seems to be little knowledge of its morphology. In ordinary fowl there are five free caudal vertebrae, followed by a fused portion the uropygial bone. In the case of a rumpless Game female dissected by me, there are two unsymmetrically formed and intimately fused vertebrae behind the fifteenth synsacral — the posterior limit of the sacral vertebrae. That there are two is shown by distinct transverse processes with spaces of the passage of the nerves. Behind these is a knob of bone about 1 mm in diameter. These three elements constitute the entire caudal skeleton. It is profoundly reduced from the normal“ (1906, p. 61). DARWIN (1876) gibt weiter an, daß ein von ihm untersuchtes Exemplar einer Öldrüse (Bürzeldrüse) entbehrte, und DAVENPORT (1906) bestätigt diesen Befund für drei weitere Exemplare<sup>1)</sup>.

Mit diesen Angaben ist die Literatur über die Schwanzlosigkeit der Kaulhühner, eine Mutation, die in bezug auf Umfang der von ihr ergriffenen Merkmale wohl kaum ihresgleichen hat und größeres Interesse verdient hätte, erschöpft. Ich komme im nächsten Abschnitte auf die oben zitierten Angaben zurück<sup>2)</sup>.

Der äußere Habitus des Kaulhuhns bietet ein typisches Bild. Schwanzfedern fehlen vollständig, wogegen die Sattelfedern gewöhnlich etwas länger sind und über den Anus herabhängen. Nebenbei sei bemerkt, daß dieses Verhalten der Federn daran Schuld trägt, daß die Eier der Kaulhühner so häufig unbefruchtet sind; ein Rupfen oder Abschneiden der Sattelfedern der Hennen beseitigt das Übel.

---

1) In einer späteren Veröffentlichung (1909) erwähnt er den gleichen Befund für weitere 25 Objekte.

2) Nach Abschluß meiner Arbeit kam mir eine Dissertation von G. LIBON, „Ansichten über das Vorkommen, die Abstammung und Entstehung des schwanzlosen Haushuhns“, Bern 1911, in die Hände. Dieselbe enthält eine ausführliche Besprechung der älteren Literatur über das Kaulhuhn und eine peinlichst sorgfältige Beschreibung des äußeren Habitus des Kaulhuhns. Der übrige Teil der Arbeit bietet uns sehr wenig. Ein einziges erwachsenes Tier und ein ausgeschlüpftes Hühnchen wurden präpariert und eine Beschreibung einiger belangloser Tatsachen gegeben. So wird z. B. eine gewisse „muldenförmige Vertiefung“ in der Steißgegend (die sich natürlich nach jedem Fingerdruck vergrößern würde), sowie sämtliche Fettanhäufungen in der hinteren Rumpfregion mit größter Sorgfalt gemessen.

Um die embryologischen Angaben steht es noch bedenklicher, wie ich später in einer Fußnote zeigen werde.

Die Angaben über die Erbllichkeit der Schwanzlosigkeit lauten sehr verschieden. TEGETMEIER (1867, p. 231) erzählt von einem Fall, bei dem die Nachkommen schwanzloser Eltern „in a considerable number of cases“ normale Schwänze besaßen. Drei von diesen normalen Tieren wurden aufgezogen und lieferten 20 Küken, von denen 19 schwanzlos waren. DARWIN (1876) berichtet ebenfalls, daß „rumpless fowls often produce chickens with tails“. WRIGHT (1902, p. 481) meint: „by long descent this characteristic is so fixed, that a Rumpless fowl, crossed with any other, generally produces a large majority of Rumpless birds“. Die Angabe bei DÜRINGEN lautet noch unbestimmter: „Die Eigentümlichkeit des Schwanzmangels, jedenfalls zuerst zufällige Bildung, ist mit der Zeit erblich geworden, doch lassen sich auch bei reiner Züchtung zuweilen noch Rückschläge in die ursprüngliche Huhnform, d. h. Schwanzhühner, beobachten, und andererseits stellt sich die Eigentümlichkeit auch nach Kreuzung von Kaulhühnern mit anderen Rassen ein, ja sie vererbt sich hier, wenigstens zum Teil, wieder (1906, p. 247). Ich dagegen erhielt von einem schwarzen Kaulstamm 26 Embryonen, unter denen nur ein Exemplar einen normalen Schwanz aufwies. Die anderen Stämme unterlagen nicht meiner persönlichen Kontrolle, weswegen ich sie hier außer Acht lasse.

DAVENPORT (1906) hat dann unter Anwendung der neuen exakten Methoden Kreuzungen zwischen Kaulhühnern und verschiedenen anderen Rassen vorgenommen. Seine Versuche zeigten, daß bei allen Kreuzungen sämtliche Nachkommen (ein zweifelhafter Fall wurde aus der Beobachtungsreihe ausgeschlossen) normal ausgebildete Schwänze besaßen. Er ist sehr vorsichtig in der Deutung dieses Befundes: „This whole result was unexpected because opposed to the earlier observations. It leads to the provisional hypothesis that rumplessness is recessive in my strain. If full tail is recessive, then in my strain the recessive condition is prepotent. Further discussion must be deferred until the second hybrids have been bred (1906, p. 63)<sup>1)</sup>. In dem

1) Eine spätere Veröffentlichung DAVENPORTS, „Inheritance of Characteristics in domestic Fowl“, Washington 1909, ist mir erst nach Schluß meiner Arbeit bekannt geworden. Er schreibt: „it must be confessed that the provisional hypothesis, suggested in my earlier report, that rumplessness is in my strain recessive has not been supported by the newer facts“ (p. 40). Er versucht dann unter Zuhilfenahme der von ihm aufgestellten Hypothese einer „imperfect

hiesigen zoologischen Institut wurden im Laufe der letzten 2 Jahre Kreuzungen zwischen Kaul- und Houdanhühnern ausgeführt. Das Resultat ergab 20 schwanzlose unter 61 Individuen der F<sub>1</sub>-Generation. Die Versuche wurden leider nicht fortgesetzt, so daß es mir auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials nicht möglich ist, auf eine theoretische Diskussion dieser Ergebnisse einzugehen. Auf jeden Fall bestätigen diese Resultate, ebensowenig wie die früheren, die Befunde von DAVENPORT. Viele der hier gewonnenen Bastarde habe ich präpariert und konnte konstatieren, daß Schwanzlosigkeit sich stets als einheitliches Merkmal ohne Übergänge erweist. Sämtliche schwanzlosen Bastarde zeigen eine ebenso vollständige Rückbildung des Schwanzes, wie die reinen Kaulhühner. Es muß allerdings betont werden, daß man sich im allgemeinen nicht auf die Reinheit der gekauften Hühnerrassen verlassen darf, wodurch die Möglichkeit der Erhaltung einwandfreier Kreuzungsergebnisse sehr vermindert wird. Wir dürfen jedenfalls hoffen, daß die anscheinend so eindeutigen Befunde von DAVENPORT bei weiteren Kreuzungen mehr Licht auf diese Verhältnisse werfen werden<sup>1)</sup>.

Es erübrigt sich noch einige Worte über das spontane Auftreten der Schwanzlosigkeit zu sagen. Die disjunkte Verbreitung dieser Eigentümlichkeit hat schon auf die Wahrscheinlichkeit einer solchen Entstehungsweise hingedeutet. DÜRINGEN meint hierzu: „Diese eigentümliche Hühnerform sei bei uns (wie anderwärts) zufällig entstanden, sei also als »Naturspiel« oder Zufallsprodukt, das allmählich konstant wurde, zu betrachten“ (1906, p. 247).

---

dominance“ — einer Hypothese, die wohl gegenwärtig von keinem Vererbungstheoretiker akzeptiert werden wird — seine neueren Befunde zu deuten. Dieser Versuch ist als entschieden mißlungen zu betrachten.

Noch weniger befriedigend sind seine morphologischen Angaben: In einigen Fällen „the uropygium seemed distinctly smaller than in others. This small uropygium was as a matter of fact recorded chiefly in chicks that failed to hatch, but it was occasionally noticed in older birds, being then usually associated with a slight convexity of the back“ (1909, p. 38 u. 39). Was DAVENPORT unter einem „small uropygium“ versteht, ist nicht sehr klar, augenscheinlich meint er eine Reduktion des äußeren Schwanzes. Der folgende Satz wirkt nicht viel beruhigender: „There is little doubt in my mind that this small uropygium represents in some way the absence of tail that was expected“ (p. 39).

1) S. Anmerkung p. 203 u. 204.

DAVENPORT gibt einen konkreten Fall an: „Rumplessness may be found in any race. It has cropped out in two of the 800 fowl bred at this station in the past year — hybrids derived from the Minorca-Polish and the Leghorn-Houdan crosses“ (1906, p. 61). Auch mir haben zwei glückliche Zufälle solche spontan entstandene, schwanzlose Hühnchen in die Hände geführt. In dem einen Falle handelt es sich um ein Houdan-, in dem anderen um ein Italienerhühnchen. Beide wurden dem Ei kurz vor dem Ausschlüpfen entnommen, und das Fehlen des Schwanzes an ihnen festgestellt. In beiden Fällen habe ich mich überzeugen können, daß auf den betreffenden Hühnerhöfen, von denen die Bruteier bezogen wurden, kein schwanzloses Huhn vorhanden war, und daß diese Eigentümlichkeit daselbst noch nie beobachtet wurde<sup>1)</sup>.

Mag man nun die Schwanzlosigkeit als Naturspiel, Mißbildung oder sonst eine Abnormität auffassen, auf jeden Fall ist sie einer näheren Untersuchung wert.

#### a) Wirbelsäule (Taf. XII, Fig. 2 und 3).

Für meine Untersuchungen kam nur das Becken mit seiner Wirbelsäule in Betracht, da, was schon an dieser Stelle hervorgehoben sei, das Kaulhuhn sich von seinen beschwänzten Stammesverwandten in keiner anderen Beziehung als in dem Fehlen des Schwanzes und den dadurch am Synsacrum hervorgerufenen Veränderungen unterscheidet<sup>2)</sup>.

Die vorderen Abschnitte des Synsacrums zeigen durchaus normale Verhältnisse. Die gleichen Variationen, die ich ausführlich beim normalen Synsacrum geschildert habe, treffen wir auch hier an. Der erste Unterschied macht sich darin geltend, daß die Acetabularachse fast durchweg ziemlich weit (in einem Falle

1) Die Houdaneier wurden von Herrn JORDI, Signau, Kt. Bern, bezogen. Auf eine briefliche Anfrage hin antwortete mir Herr JORDI, daß er noch nie irgendwelche Mißbildungen (mit Ausnahme eines im sog. Doppelei abgestorbenen Embryos) unter seinen Hühnern beobachtet hatte. Die Italiener Eier bezog ich von Herrn WALDER, Walchwil, der mir persönlich versicherte, keine Kaulhühner besessen zu haben. Natürlich kann man in solchen Fällen schwerlich etwas Einwandsfreies über die Vorgeschichte solcher Hühner erfahren.

2) Die von LIBOX am Becken des von ihm untersuchten Kaulhahns beschriebenen Veränderungen waren entweder durch einen Krankheitsprozeß hervorgerufen, oder stellten eine einfache Variation bei dem betreffenden Objekte dar.

über 5 mm) vor dem 1. Acetabularwirbel fällt. Daraus folgt, daß das Kaulbecken im Vergleich zu dem des normalen Huhns eine beträchtliche Verschiebung nach vorn erfahren hat. Eine ausführliche Besprechung dieser Verschiebung soll einem späteren Kapitel vorbehalten bleiben. Das Vorwärtsrücken des Kaulbeckens hängt offenbar mit der Verkürzung der Wirbelsäule zusammen und trägt dazu bei, dem Kaulhuhn seine kurze gedrungene Gestalt zu geben. Ich habe nur zwei Fälle (bei einem 10tägigen Hühnchen und einem 9tägigen Embryo) gefunden, in denen die Parapophysen des 1. Acetabularwirbels (Nr. 30) fehlten. In allen anderen Fällen waren sie stark ausgebildet und mit verdickten Enden versehen. Dies erklärt sich wieder aus der Lage des ganzen Beckens gegenüber der Wirbelsäule. Das Acetabulum ist aus seiner Lage neben den beiden Acetabularwirbeln nach vorn verschoben, wodurch es sich von seiner Hauptbefestigungsstelle mit der Wirbelsäule, den Parapophysen dieser Wirbel, entfernt, so daß der 31. Wirbel jetzt als Stütze für das Acetabulum nicht in Betracht kommt. Das erste Parapophysenpaar wird dafür um so intensiver in Anspruch genommen und verstärkt sich entsprechend. Als weitere Variation in dieser Richtung habe ich bei einem Kaulskelett in einem Fall (Taf. XIII, Fig. 18) feststellen können, daß der 29. Wirbel starke Parapophysen trägt und sich genau so verhält, wie sonst der 30. Dadurch wurde das Acetabulum, seiner vorgerückten Lage entsprechend, weiter vorne an der Wirbelsäule befestigt. Dieser höchst interessante Fall wird uns noch öfter beschäftigen. Zuweilen beobachtet man bei normalen Hühnern das Gegenstück zu diesem Vorgang, nämlich eine Rückwärtsverlagerung der Acetabularachse, wobei das Acetabulum dem 1. Symsakrokaudalwirbel näher zu liegen kommt und das Parapophysenpaar des 30. Wirbels, weil überflüssig, verloren geht.

In bezug auf die Richtung der Paraphysen der Acetabularwirbel kann man konstatieren, daß sie am normalen Skelett gewöhnlich nach hinten gerichtet sind, während das erste Paar am Kaulbecken mehr senkrecht zur Wirbelachse steht, daß sie also in beiden Fällen dem Acetabulum zustreben. Außerdem ist in diesem Zusammenhang noch folgender Befund von Interesse. Am normalen Skelett haben wir gesehen, daß die Querfortsätze dreier Wirbel sich gewöhnlich einander nähern und in innigeren Zusammenhang mit dem Acetabulum treten. Es sind dies die Diapophyse des letzten Symsakrolumbalwirbels und die Par- und Diapophysen der beiden primären Sakralwirbel. Im Kaulbecken

(vgl. besonders Taf. XII, Fig. 2) kommen auch drei Querfortsätze medial vom *Acetabulum* zusammen, doch sind es hier die *Diapophysen* des 3. und 4. *Synsakrolumbalwirbels*, die mit der *Di-* und *Parapophyse* des 1. primären *Sakralwirbels* zusammentreffen.

Der 2. *Acetabularwirbel* ist dem ersten gewöhnlich ziemlich unähnlich und nähert sich in seinem Aussehen vielmehr den *Synsakrokaudalwirbeln*. Nur in seltenen Fällen ist sein Querfortsatz durch ein *Foramen transversarium* in *Di-* und *Parapophyse* gespalten; niemals verbinden sich seine Querfortsatzenden mit denen des 1. *Acetabularwirbels*, wie das gewöhnlich beim normalen *Synsacrum* der Fall ist.

Der 1. *Synsakrokaudalwirbel* weist in der Regel keine Besonderheiten auf. Seine Querfortsätze sind jedoch weniger stark nach hinten gerichtet als beim normalen Huhn; sie können sogar nach vorn abgehen. Von hier aus machen sich nun die ersten wesentlichen Abweichungen bemerkbar. Gewöhnlich sind von den 5 *synsakro-kaudalen Wirbeln* nur noch der 2. und 3. einigermaßen gut ausgebildet. Sie zeigen dann in ihren Querfortsätzen ungefähr die gleichen Verhältnisse wie der 4. und 5. des normalen Beckens. Die Querfortsätze sind verbreitert, miteinander verwachsen und schließen ein *Foramen intertransversarium* ein. Sie stehen jedoch nicht quer, wie die des 4. und 5., sondern streben nach hinten, um noch die *Crista ischio-sacralis* zu erreichen und so die hinterste Verbindung des Beckens mit dem *Synsacrum* herzustellen.

Hinter diesen Wirbeln finden sich am erwachsenen Kaulskelett gewöhnlich nur noch einige kleinere Fortsätze und Knötchen, die mit *Wirbelquerfortsätzen* kaum verglichen werden können. Bald stehen sie radial vom Hinterrande des letzten *Wirbelkörpers* ab, bald sind sie an jeder Seite in Form von Knötchen nach hinten gerichtet, oder endlich es zeigen sich an deren Stelle einige raue Unregelmäßigkeiten.

An einem Kaulskelett ist ein *Synsakrokaudalwirbel* mehr vorhanden als oben angegeben. Dieser Wirbel macht beinahe den Eindruck eines freien Schwanzwirbels. Seine Querfortsätze stehen quer ab und sind nicht sehr innig mit dem *Ilium* verwachsen, obwohl er selbst zum *Synsacrum* gehört. Der Querfortsatz der einen Seite enthält ein kleines *Foramen*, so daß man diesen Wirbel wohl als aus zwei Wirbeln zusammengewachsen auffassen darf. Hinten am *Wirbelkörper* sitzt jederseits noch ein kleines Knötchen. Auch am *Neuralbogen* befinden sich hinten

zwei solche Knötchen. Dieser Fall erinnert an die Beschreibung, die DAVENPORT von dem einzigen von ihm untersuchten Kaulskelett gibt (siehe oben). Er konstatiert, daß die zwei verwachsenen „Kaudalwirbel“ sich hinter dem 15. Beckenwirbel befinden. In dem mir vorliegenden Fall dagegen befinden sie sich hinter dem 14. Beckenwirbel, stellen also den 15. und 16. Beckenwirbel, d. h. 4. und 5. Synsakrokaudalwirbel dar, und nicht wie DAVENPORT für seinen Fall annimmt den 1. und 2. Kaudalwirbel. Ich wäre geneigt zu vermuten, daß DAVENPORT sich um einen Wirbel verzählt hätte, wenn nicht ein so neuentstandenes Rassenmerkmal sehr vielen Variationen unterworfen wäre.

Jedenfalls zeigen diese Beobachtungen, daß die Reduktion des Schwanzes beim Kaulhuhn einen viel beträchtlicheren Grad erreicht, als allgemein angenommen. Das Synsacrum setzt sich in der Mehrzahl der Fälle aus 14 Wirbeln zusammen. Es fehlen also 2 Synsakrokaudalwirbel, 5 Kaudalwirbel und das Pygostyl, für welches wir 6 Wirbel rechnen dürfen, zusammen also 13 Wirbel.

In der Regel wird der Wirbelkanal nicht knöchern geschlossen. Gewöhnlich öffnet er sich nach hinten zwischen den erwähnten Knötchen oder mehr an der Seite.

In einigen Fällen zeigt das Ilium in seinem hinteren Teil einen von der Norm abweichenden Verlauf. Dieser Teil verläuft dann ohne sich nach außen zu wenden direkt nach hinten, so daß die beiden Spinae iliacae posteriores nahe beieinander bleiben. So sind die beiden Spinae bei einem Kaulbecken nur 10 mm voneinander entfernt, während der Abstand normalerweise 20 bis 25 mm beträgt. Andere Kaulbecken hingegen verhalten sich in dieser Hinsicht normal.

#### b) Muskeln.

Obwohl die knöcherne Achse des äußeren Schwanzes vollständig verschwunden ist, lassen sich fast sämtliche Muskeln, die wir am Schwanz des normalen Huhns kennen gelernt haben, beim Kaulhuhn auffinden. Die meisten Muskeln haben freilich ihre Gestalt geändert, sind verkümmert und haben andere Ursprungs- bzw. Ansatzstellen aufsuchen müssen, jedoch läßt sich trotz alledem eine gewisse Gesetzmäßigkeit in dieser Umänderung feststellen. Die Muskeln, die sich normalerweise am Hinter- oder Oberrande des Ilium anheften, behalten natürlich ihre knöcherne Stütze. Die Muskeln, die sich sonst in der Nähe des

Ilium an den Kaudalwirbeln ansetzen, sind an das Synsacrum herangezogen worden. Zwischen Beckenhinterrand und Anus befindet sich eine Stelle, die uns die Lage des verschwundenen Schwanzes angibt. Hier treffen diejenigen Muskeln zusammen, die früher am Pygostyl oder im Schwanzballen (an den Steuerfedern) sich anhefteten. Wir können also mit ziemlicher Sicherheit voraussagen, wie ein Muskel beim Kaul verlaufen wird, wenn wir dessen Verlauf beim normalen Huhn kennen.

### Schwanzmuskulatur.

1. *M. levator coccygis* (Taf. XIII, Fig. 16 u. 17, *M. lev. cocc.*). Er entspringt an der Oberfläche des Ilium, zieht dann eine Strecke weit nach hinten und verschmilzt z. T. mit dem entsprechenden Muskel der anderen Seite in der Mittellinie. Dieser Teil läßt sich leicht in einige Portionen (3—4) auflösen, als Reminiszenz des normalen Zustandes, bei dem die einzelnen Portionen zu den einzelnen Wirbeln verlaufen. Hinter dieser Einengungsstelle trennen sich die beiden Hälften gewöhnlich etwas voneinander und verschmelzen zum größten Teil mit dem hier sehr stark ausgebildeten *M. pubi-coccygeus int.* (siehe unten), z. T. mit der Anusringmuskulatur. Die Stelle, an der der *M. lev. coccygis* mit dem *M. pubi-coccygeus int.* verschmilzt, repräsentiert die frühere Lage der Steuerfedern. Wir werden gleich sehen, daß alle Muskeln, die früher an die Steuerfedern herantreten, an dieser Stelle zusammentreffen. Ich werde weiterhin diese Stelle kurz als Schwanzballenschwundstelle bezeichnen. Sie liegt natürlich jederseits etwas seitlich von der Mittellinie.

Daß beim Kaul alle Muskeln eine ziemlich starke Variabilität aufweisen würden, war zu erwarten. In der folgenden Darstellung werde ich mich nur an die typischen Fälle halten.

Seine Funktion hat natürlich der *M. lev. coccygis* ebenso wie alle anderen Muskeln, die die Bewegung des Schwanzes und der Steuerfedern besorgen, eingebüßt. Sie dienen beim Kaul einzig und allein dem Schutze der Eingeweide.

Die Innervation wird am besten bei der Darstellung der gesamten Nervatur erwähnt werden.

2. *M. ilio-coccygeus* <sup>1)</sup> (Taf. XIII, Fig. 16 u. 17, *M. ilio-cocc.*). Er entspringt hier ausschließlich an der dorso-kaudalen

1) Aus praktischen Gründen scheint es mir zweckmäßig, bei der folgenden Beschreibung der Muskeln von der früher eingehaltenen Darstellungsweise abzuweichen und die Muskeln hier in der Reihen-

Fläche des Ilium seitlich neben dem *M. lev. coccygis*. Oft entspringt er noch mit sehnigen Fasern unter dem *M. lev. cocc.* Er zieht dann in einen leichten Bogen zu der Schwanzballenschwundstelle und verschmilzt hier mit dem *M. pubi-coccygeus ext.*, z. T. auch mit dem *M. pubi-cocc. int.* In der Regel liegt er als wohlgesondertes Bündel neben dem *M. lev. cocc.*, dem er sich anschmiegt; in anderen Fällen dagegen läßt es sich kaum entscheiden, ob ein an der Grenze zwischen beiden liegendes Muskelbündel diesem oder jenem Muskel angehört. Auch die Innervation gibt uns hierbei keinen Aufschluß.

3. *M. pubi-coccygeus externus* (Taf. XIII, Fig. 16 u. 17, *M. pubi-cocc. ext.*). Er entspringt wie beim normalen Huhn am Oberrand des distalen Endes des Pubis und zieht dann, dem *M. pubi-cocc. int.* aufliegend, medio-kaudalwärts zu der Stelle, wo er dem *M. ilio-coccygeus* begegnet und mit ihm und den anderen hier zusammentreffenden Muskeln verschmilzt. In seinem Verlauf wird er von dem *M. transverso-analis* gekreuzt. In Ausnahmefällen verläuft er gesondert, neben dem *M. ilio-coccygeus* (der dann mit den anderen Muskeln verschmilzt) bis zum Iliumhinter- rand und inseriert hier neben dem *M. ilio-coccygeus*. In der Regel kann er leicht von den unter ihm liegenden Muskeln abpräpariert werden. In seiner Gestalt erinnert er an den normalen Muskel.

4. *M. pubi-coccygeus internus* (Taf. XIII, Fig. 16, *M. pubi-cocc. int.*). Auch dieser Muskel entspringt wie beim normalen Huhn, also am distalen Ende des Pubis und an dem angrenzenden Teil des Hinterrandes des Ischium. Als breites, flaches Muskelband zieht er, in fast noch stärkerer Ausbildung als beim normalen Huhn, dorso-medialwärts zur Schwanzballenschwundstelle. Hier verschmilzt er mit fast allen vom Ilium kommenden Muskeln. Auch gehen von dieser Stelle viele Muskelfasern in die Anus-ringmuskulatur. Nach innen wird er nur vom Peritoneum bedeckt.

5. *M. depressor coccygis*. Er läßt in seinem Verhalten die beiden Teile erkennen, die wir bei dem gleichen Muskel des normalen Huhns unterscheiden konnten. Er entspringt am Iliumhinter- rande und an dem letzten Wirbel. Die oben erwähnten Knötchen dienen seinen einzelnen Portionen gewöhnlich zur Befestigung. Ein Teil verläuft direkt nach hinten und verschmilzt

---

folge zur Besprechung heranzuziehen, wie sie sich uns im Präparate in situ zeigen.

mit dem entsprechenden Teil der anderen Seite, ein anderer, der am meisten ventral liegt und nach der Bauchhöhle zu nur vom Peritoneum bedeckt wird, geht gewöhnlich als spindelförmiges Bündel nach hinten, zeigt dann eine sehnige Einengung, von der aus das Bündel sich als *M. caud.-ilio-femoralis* fortsetzt.

Von der Mittellinie, wo die beiden Hälften sich vereinigen, zieht der Muskel direkt nach hinten und teilt sich dann, oft einen offenen Winkel bildend, wieder in seine beiden Hälften. Jede Hälfte verläuft dann schräg nach außen und verschmilzt in einer sagittal verlaufenden Linie mit dem *M. pubi-coccygeus internus*. Dieser Teil des *M. depr. coccygis*, der noch Anklänge an die Beziehung zu den Steuerfedern zeigt, ist offenbar der *Pars abductor rectricum externarum* (GURLT) homolog. Auch aus ihm strahlen ventralwärts Muskelfasern in die Anusmuskulatur ein.

Es ist wohl kaum nötig besonders hervorzuheben, daß die *Mm. interspinales* und *intertransversarii*, sowie der *M. contractor rectricum* — Muskeln, die nur am ausgebildeten Schwanz existieren können — hier nicht nachzuweisen sind.

6. *M. caud.-ilio-femoralis* (Taf. XIII, Fig. 16 u. 17, *M. caud.-ilio-fem.*). Dieser Muskel hat beim Kaulhuhn die gleiche Funktion wie beim beschwänzten Huhn auszuüben, und ist es interessant zu beobachten, wie er sich den neuen Verhältnissen anpaßt. Normalerweise entspringt er am Pygostyl (siehe oben). Es wäre nun zu erwarten, daß er beim Wegfall des letzteren an derjenigen Stelle, die, wie wir gesehen haben, die Lage des Pygostyls repräsentiert, entspringen würde. Da er aber hier nicht die nötige Befestigung gefunden hätte, so tritt er direkt mit dem Becken in Verbindung. In den meisten Fällen ist sein Verlauf folgender<sup>1)</sup>: von seiner Ansatzstelle am Femur kommend, läuft die *Pars caudi-femoralis* von den äußeren Beinmuskeln bedeckt (siehe oben) zur Mitte des Hinterrandes des Ischium. Hier wird er vom *M. caud.-ilio-flex.* bedeckt. Auf seiner Innenfläche befindet sich der *M. pubi-coccygeus int.* Hierauf beschreibt er einen scharfen einwärts gekrümmten Bogen und verläßt also den *M. pubi-cocc. int.* Nach der Bauchhöhle zu wird er nur vom Peritoneum bedeckt. Nach außen wird er vom *M. ilio-coccygeus* und

1) Der Bequemlichkeit und Deutlichkeit halber beschreibe ich den Verlauf dieses Muskels von seiner Insertion gegen den Ursprung hin und nicht umgekehrt, wie eigentlich zu geschehen hätte, und wie ich es auch sonst immer getan habe. Die *Pars ilio-femoralis* und die Insertion am Femur verhalten sich wie beim normalen Huhn.

M. lev. coccygis gekreuzt. Darauf wendet er sich nach vorn, verjüngt sich und geht mittels einer sehnigen Inscriptio in einen Teil des M. depr. coccygis über. Man könnte vielleicht mit ebenso viel Recht behaupten, der M. caud. ilio-femoralis ginge direkt zum Becken, jedoch scheint es mir, in Anbetracht seiner Variationen, besser, den letzten muskulösen Teil als eine Portion des M. depr. coccygis aufzufassen.

Einige dieser Variationen mögen hier erwähnt werden. In einem Falle begegnen sich die beiderseitigen Muskeln in der Mittellinie unweit dem Hinterende des Synsacrum. Sie verschmelzen miteinander, sowie mit dem sie bedeckenden M. lev. coccygis und dem unter ihnen liegenden M. depr. coccygis. Einzelne Sehnenfasern verlaufen zum Hinterende des Synsacrum. Dieser Fall scheint die obige Auffassung zu bestätigen.

In einem anderen Falle verhält sich die Pars caudi-femoralis folgendermaßen: Noch unter dem M. caud.-ilio-flex. teilt sie sich in zwei ungefähr gleich starke Teile. Der mediale dieser Teile hält den oben beschriebenen Verlauf genau inne (wie auch der Muskel der rechten Seite), der lateral abgespaltene Teil dagegen zieht weiter kaudalwärts — als wolle er seine alte Ansatzstelle wiedergewinnen — biegt sich dann etwas dorsalwärts, so daß er, nur vom M. transverso-analis gekreuzt, auf der Dorsalfläche (!) lateral neben dem M. ilio-coccygeus zu liegen kommt. Neben diesem zieht er nach vorn und inseriert auf der Dorsalfläche des Ilium, seitlich neben dem M. ilio-cocc. Dieser Fall gibt uns einen Begriff von der Plastizität dieser Muskulatur.

7. M. caud.-ilio-flexorius (Taf. XIII, Fig. 16 u. 17, M. caud.-ilio-flex.). Der M. caud.-ilio-flex. hatte noch weniger unter dem Verlust des Schwanzes zu leiden. Derjenige Teil, der an der Spina iliaca post. entspringt, bleibt normal. Beim normalen Huhn zieht ein anderer Teil hinten und unten um die Spina herum und befestigt sich an der Wirbelsäule. Dieser Teil kommt beim Kaul von der Oberfläche des Ilium, wo er, z. T. vom M. lev. coccygis bedeckt, am weitesten lateral entspringt. Er zieht dann medial vom hinteren Teil des Ilium kaudalwärts, geht um die Spina herum und folgt mit dem an der Spina entspringenden Teil zusammen normal seinem weiteren Verlaufe.

#### Anusmuskulatur.

1. M. transverso-analis (Taf. XIII, Fig. 16 und 17, M. transv.-an.). Er entspringt ähnlich dem beim normalen Huhn

einerseits an der Spina il. post., andererseits mit undeutlichen Fasern am Hinterrande des Ilium. Dann zieht er als dünnes, flaches Muskelband ziemlich genau kaudalwärts um den Anus herum, wo seine Fasern sich verlieren. Ein Teil verschmilzt mit dem M. sph. ani, ein anderer geht in die Aponeurose, die sich auf der Bauchdecke vor dem Anus befindet, über.

Die Funktion dieses und der anderen Anusmuskeln ist die gleiche wie beim normalen Huhn.

2. M. sphincter ani (Taf. XIII, Fig. 16 und 17, M. sph. ani). Die Beschreibung, die oben für diesen Muskel beim normalen Huhn gegeben wurde, gilt in vollem Umfange auch für das Kaulhuhn.

3. M. contractor cloacalis (Taf. XIII, Fig. 16 und 17, M. contr. cl.) Er ist beim Kaul noch deutlicher vom Sphincter ani gesondert, als beim beschwänzten Huhn. Besonders in seinem dorsalen Teil verhält er sich beinahe so wie beim Truthuhn (s. o.).

4. M. suspensor ani (Taf. XIII, Fig. 16, M. susp. ani). Der M. susp. ani zeigt hier in bezug auf Vorkommen die gleiche Konstanz, wie wir sie beim normalen Huhn konstatierten. Er entspringt an der Schwanzballenschwundstelle. Hier sind seine Fasern mit denen des M. ilio-coccygeus und anderer dorsalen Muskeln verschmolzen. Er tritt dann sofort unter den M. contractor cloacalis und den M. sph. ani ein und verläuft zum Seitenrand der Anusöffnung, um die Öffnung herum und zurück zur entsprechenden Stelle der anderen Seite. Auch hier beim Kaulhuhn konnte ich diese Schlinge vollständig herauspräparieren.

5. M. dilator ani. Er weicht in keiner Beziehung von dem entsprechenden Muskel des normalen Huhns ab.

### c) Nerven.

Der Plexus cruralis und der Pl. ischiadicus zeigen beim Kaul und normalen Huhn ein ganz ähnliches Verhalten. Die letzte Wurzel des Pl. ischiadicus tritt zwischen dem letzten Synsacro-lumbal- und dem 1. Acetabularwirbel aus, entspricht also dem 30. Spinalnerven. Die Verbindung des 31. Spinalnerven mit dem Pl. ischiadicus (der Sakralnerv GEGENBAURS) habe ich beim Kaul in keinem einzigen Falle beobachtet, hingegen spaltet sich der 30. Nerv fast ausnahmslos und sendet einen verbindenden Ast zum Pl. pudendus. Nur in einem Falle (vgl. Taf. XIII, Fig. 18) konnte ich konstatieren, daß der 30. Nerv an der Bildung des Pl. ischiadicus keinen Anteil nahm.

Ich habe schon bei Betrachtung der osteologischen Verhältnisse des Kaulbeckens betont, daß das Becken bedeutend nach vorn verschoben und der kaudale Abschnitt der Wirbelsäule außerordentlich verkürzt ist. Somit bleibt nur ein beschränkter Raum resp. eine geringe Anzahl Intervertebrallöcher für den Austritt der Nervenstämmе des Pl. pudendus und der Kaudalnerven übrig. Auf diesen Umstand ist das regelmäßige Vorhandensein der Nervenverbindung zwischen dem 30. Spinalnerven und dem Pl. pudendus zurückzuführen. Es hat den Anschein, als ob die vorderen Nerven für die hinteren korrelativ einsprängen. Wir haben diese Verbindung in einzelnen Fällen auch beim normalen Huhn beobachtet. Es handelte sich dann immer um Fälle, bei denen das Becken ebenfalls eine Verlagerung nach vorn erfuhr. Die Verbindung war dort immer winzig klein.

Beim Kaulhuhn sind die Anastomosen zwischen den Nerven des Pl. pudendus noch zahlreicher als beim normalen, wodurch die Feststellung des Ursprunges eines bestimmten Nerven sehr erschwert wird. Der verbindende Ast des 30. Spinalnerven verläuft nach hinten über die Parapophyse des 1. Acetabularwirbels, vereinigt sich dann mit dem 31. Nerven und bildet mit ihm den Hauptteil des N. pudendus externus (Taf. XIII, Fig. 18, 11). Beim normalen Huhn tritt noch der ganze 32. Nerv hinzu, wogegen der N. pud. externus beim Kaul nur einen anastomotischen Zweig des 32. Nerven erhält. Er verläuft dann schräg nach hinten. In der Bauchhöhle noch sondert sich ein kleiner Teil seiner Fasern ab, der als N. pudendus internus (Taf. XIII, Fig. 18, 15) medial zur Kloake verläuft. In der Nähe des Hinterrandes des Beckens, ungefähr an der Grenze zwischen Ilium und Ischium durchbohrt er die hintere Bauchwand und kommt, wie beim normalen Huhn, hinter der Sp. iliaca post. zum Vorschein. Auch sein weiterer Verlauf (vgl. Taf. XIII, Fig. 19, 9) stimmt im wesentlichen mit dem des entsprechenden Nerven beim beschwänzten Huhn überein, was wohl durch die geringe Umgestaltung, der das Verbreitungsgebiet dieses Nerven unterlag, bedingt ist. Er entsendet einen Ast zur Innervation der Mm. pubi-coccygei und etwas weiter distalwärts einen anderen zum M. transverso-analis. Dann tritt der anastomische Zweig aus dem Pl. ischiadicus in ihm ein, worauf er sich in der bekannten Weise teilt. Der Ramus cloacalis (Taf. XIII, Fig. 19, 7) zieht zur Kloake und zum Anus, der R. cutaneus ani ventralis (Taf. XIII, Fig. 19, 6) geht etwas mehr ventralwärts und innerviert die Haut vor dem Anus;

sein Hauptteil zieht weiter zum Bauche, um sich in zwei Haupt-  
 äste zu teilen, die die Haut der ganzen hinteren Bauchgegend  
 versorgen.

Wenn man bedenkt, wie stark der eigentliche Schwanz rück-  
 gebildet ist, wird es verständlich, daß die einzelnen Zweige, die  
 beim normalen Huhn bestimmte Regionen des Schwanzes inner-  
 vieren, hier als solche nicht zu erkennen sind. Ich werde also  
 alle übrigen Nerven des Pl. pudendus zusammenfassen und den  
 Verlauf des ganzen Komplexes kurz charakterisieren<sup>1)</sup>. Hierzu  
 wähle ich den häufigsten Fall, bei dem nur 4 Synsakrokaudalwirbel  
 deutlich zu unterscheiden sind.

Der 32. Spinalnerv anastomosiert wiederholt mit dem Stamm  
 des N. pud. ext., sowie mit den folgenden Ästen. Der 33. Nerv  
 verläuft eine Strecke weit nach hinten selbständig, um sich weiter-  
 hin ebenfalls mit den anderen zu vereinigen. Die beiden letzten  
 stärkeren Äste des Pl. pudendus (d. h. der 34. und 35. Spinalnerv)  
 bilden auch Anastomosen mit den ihnen vorangehenden Ästen.  
 Oft sind noch einige feine Nerven am hinteren Ende des Syn-  
 sacrum sichtbar. Sie treten zwischen den knöchernen Knötchen  
 heraus und ziehen dann kaudalwärts in die ventralen Muskeln.

Die hinteren Stämme des Pl. pudendus vereinigen sich  
 nirgends zu einem einzigen Stamm. Unter Anastomosenbildung  
 ziehen sie nach hinten, verzweigen sich dann noch mehr und  
 erscheinen auf der Dorsalseite zwischen dem M. caud.-ilio-flex.  
 und dem M. ilio-coccygeus (s. Taf. XIII, Fig. 19, bei *17*). Einige  
 der lateralen Äste ziehen eine Strecke weit nach hinten, biegen  
 dann seitwärts um und ziehen in die Haut; diese repräsentieren  
 offenbar den N. cutaneus ani lateralis. Einige der neben  
 diesen verlaufenden Äste ziehen weiter kaudalwärts, neigen sich  
 dann der Medianlinie zu und versorgen die Haut der Oberseite  
 des Anus; hier haben wir es mit dem N. cutaneus caudae und  
 seinem R. cutaneus ani dorsalis zu tun. Die übrigen, mehr  
 medial gelegenen Äste, biegen sich bald nach ihrem Hervortreten  
 auf der Dorsalfläche um die Schwanzmuskelreste herum und  
 dringen unter Verzweigung in sie ein. Kleine Zweige ziehen in  
 die Haut dieser Gegend. Diese Äste, die, wie schon bemerkt,

---

1) Es sei hier darauf hingewiesen, daß kaudal vom Pl. ischiadicus  
 nur noch der Pl. pudendus vorhanden ist. Kaudalnerven fehlen  
 natürlich.

dem *Pl. pudendus* entstammen, verhalten sich ungefähr wie die dorsalen Äste der Kaudalnerven, deren Funktion sie auch vertreten. Die übrigen Äste, die beim normalen Huhn hauptsächlich die Bürzeldrüse und die Steuerfedern zu versorgen haben, sind hier entbehrlich, da beides fehlt. Teilweise werden sie allerdings durch die oben erwähnten kleinen Nerven, die zwischen den Stummeln der hinteren Wirbel entspringen, vertreten.

#### d) Gefäße.

##### 1. Arterien.

Bei der Betrachtung des Nerven- und Muskelsystems haben wir die interessante Beobachtung gemacht, wie diese Organsysteme imstande sind, sich den neuen Verhältnissen, die infolge des Schwanzverlustes beim Kaulhuhn entstanden sind, anzupassen. Nicht minder lehrreich erscheinen die kompensatorischen Umwandlungen innerhalb des Gefäßsystems. So entspringt aus der *Aorta descendens* (Taf. XIII, Fig. 18, 3 und 7) die *Art. ischiadica* (Taf. XIII, Fig. 18, 23) mehr kranialwärts als beim normalen Huhn, als wenn sie sich den durch die Verkürzung des Rumpfes hervorgerufenen, neuen Raumbedingungen frühzeitig entziehen wollte. Die *Art. mesenterica inf.* (Taf. XIII, Fig. 18, 20) entspringt ebenfalls weiter kranial als sonst; häufig tritt sie schon auf dem 1. Acetabularwirbel aus der *Aorta desc. aus.* Der *Arcus hypogastricus* kann vor oder hinter dieser Arterie die *Aorta* kreuzen. Auf dem 1. oder 2. Synsakrokaudalwirbel teilt sich dann die *Aorta* in drei Äste: die *Art. coccygea media* (Taf. XIII, Fig. 18, 9) in der Mitte, zu beiden Seiten die *Aa. pudendae communes* (Taf. XIII, Fig. 18, 8). Letztere weisen ähnliche Verhältnisse auf wie beim normalen Tier. Mit der Vene zusammen zieht die *Art. pud. communis* schräg nach hinten, gibt zuerst die *Art. pudenda interna* (Taf. XIII, Fig. 18, 18) ab, dann einige kleinere Zweige lateralwärts an die Muskulatur des Beckeninnern, endlich medialwärts die *Art. cutanea caudae* (Taf. XIII, Fig. 18, 16). Hierauf durchbohrt sie als *Art. pudenda externa* mit dem gleichnamigen Nerven die Bauchwand und wird von außen unter der *M. transverso-analis* sichtbar (Taf. XIII, Fig. 19, 10). Hier gibt sie die bekannten Zweige ab, einen oder einige kleinere an die *Mm. pubi-coccygei*, einen an den *M. transverso-analis*. In Begleitung des *Ramus communicans c. Pl. ischiadico* des *N. pudendus ext.* verläuft ein Ast nach vorn. Weiter gibt sie den *R. cloacalis*

ab, der mit seinen Zweigen in die Anusmuskulatur eindringt und diese, sowie die Kloakenwand versorgt. Darauf zieht der *R. cut. ani ventralis* in die Hautpartie ventral vor dem Anus; der Rest der Arterie verästelt sich schließlich auf der hinteren Bauchwand und versorgt die Haut dieser Region.

Die *Art. cutanea caudae* (Taf. XIII, Fig. 19, 11) tritt medial von der *Spina iliaca post.* (Taf. XIII, Fig. 19, 3) an die Oberfläche, wo sie sich in ähnlicher Weise wie der entsprechende Nerv verästelt. Einige Zweige (des *Ramus cutaneus ani lateralis*) ziehen lateralwärts in die Haut; ein anderer Zweig, der *R. cut. ani dors.*, verästelt sich in der Hautpartie oberhalb des Anus; ein weiterer biegt sich zurück und verläuft in dem *M. caud.-ilio-femoralis*; die übrigen verzweigen sich auf den Schwanzmuskeln, diese und die Haut mit Blut versorgend.

Nach Abgabe der *Art. pud. comm.* bleibt für *Intervertebralarterien*, die aus der *Art. coccygea media* austreten, nicht mehr viel Raum übrig. Zwei Paare solcher *Intervertebralarterien* sind gewöhnlich noch nachweisbar und verhalten sich wie die beiden ersten Paare der *Art. cocc. media* des normalen Huhnes (siehe oben). Die erste *Intervertebralarterie* tritt zwischen dem 3. und 4. *Synsakrokaudalwirbelquerfortsatz* durch, erscheint dann auf der Dorsalfläche des Ilium neben der Ansatzstelle des *M. ilio-coccygeus* (Taf. XIII, Fig. 19, 12), woselbst sie sich, besonders auf dem Ilium reichlich verzweigt und die Haut dieser Partie versorgt. Die folgende Arterie tritt zwischen dem 4. und den letzten Resten des 5. *Synsakrokaudalwirbels* durch, oder zeigt entsprechend dem Grade der Verkürzung der Wirbelsäule einen mehr oder weniger kranialwärts verschobenen Ursprung. Sie biegt sich auf der Dorsalfläche um die Muskeln medialwärts herum, verästelt sich hier und dringt in die Haut. Damit ist die *Art. coccygea media* am Ende der Wirbelsäule angelangt. Sie gibt hier gewöhnlich einige Äste ab, die ungefähr in der Mittellinie in die Höhe dringen, sich in den Muskeln verzweigen und in die darüber liegende Haut eintreten. Das äußerste Ende der *Art. cocc. media* verzweigt sich auf der Ventralfläche und versorgt hier Bauchwand und innere Muskelschicht.

## 2. Venen.

In dem terminalen Verzweigungsgebiet der *Art. cocc. media* befinden sich die Anfänge der *Venae coccygeae*. Aus der

Ventralschicht der Schwanzmuskulatur sammelt sich das Blut jederseits in eine kleine unansehnliche Vene. Diese beiden Venen verlaufen parallel zueinander zu beiden Seiten der *Art. cocc. media* in kranialer Richtung. Gewöhnlich sind sie an mehreren Stellen durch Querbrücken miteinander verbunden, die, wie beim normalen Huhn, eine Verschmelzung der beiden Venen bedingen können. Kaudalwärts von dem Ursprung der *Art. pudenda communis* ergießt sich in die *Vena coccygea* die *V. pudenda communis*. Diese nimmt ihren Ursprung in der *V. pudenda externa* (Taf. XIII, Fig. 19, 4), über deren Verbreitungsgebiet nur wenig zu sagen ist, da es im wesentlichen das gleiche ist, wie das des entsprechenden Nerven und der Arterie. Aus der Haut der hinteren Bauchwand sammelt sich das Blut in zwei Stämmen, die miteinander verschmelzen und den Anfang der Vene darstellen. Von hinten mündet in diesen Stamm der *R. cut. ani ventr.*, während er von vorn einen oder mehrere Zweige von der Seitenwand des Bauches her in sich aufnimmt. Dann verbindet sich mit ihm der *R. cloacalis* (Taf. XIII, Fig. 19, 5), der das Blut aus der Kloake und der Anusmuskulatur bringt. Weiter kranialwärts treten die kleinen Venen aus den benachbarten Muskeln in ihm ein. Die *V. pud. ext.* durchbohrt dann zusammen mit dem gleichnamigen Nerven und der Arterie die Bauchwand.

Die *V. cutanea caudae* (Taf. XIII, Fig. 19, 2) sammelt Blut aus der Haut dorsal (*R. cut. ani dorsalis*) und lateral (*R. cut. ani lateralis*) vom Anus. Außerdem empfängt sie einen Ast, der im *M. caud.-ilio-fem.* eine Strecke weit verläuft, und mehrere Äste, die aus der Haut der Dorsalfläche, sowie aus den Resten der Schwanzmuskeln (*R. muscularis caudae*) Blut bringen. Sie verläuft dann kranialwärts zusammen mit dem Nerven und der Arterie, durchbohrt mit ihnen die Bauchwand und vereinigt sich dann mit der *V. pud. ext.* Es treten jetzt einige kleinere Venen in sie ein, worauf sie sich mit der *V. pud. comm.* vereinigt. Letztere ergießt ihr Blut in die *V. coccygea* (Taf. XIII, Fig. 18, 19).

An ihrem Ursprung wird die *Art. cocc. media* von einer Querbrücke der beiden *Vv. coccygeae* überquert. Von beiden Seiten her erhalten sie noch kleinere Venen, deren Verbreitungsgebiet sich ungefähr mit demjenigen der Intervertebralarterien deckt, und ergießen sich endlich in den *Arcus hypogastricus*, in dessen Mitte die *V. coccygo-mesenterica* (Taf. XIII, Fig. 19, 21) einmündet.

### Zusammenfassung.

Im folgenden möge eine kurze Übersicht der anatomischen Untersuchung des Kaulhuhns gegeben werden:

1. Schwanzlosigkeit kann bei verschiedenen Hühnerrassen als erbliche Mutation auftreten.

2. Die Wirbelsäule weist gewöhnlich etwa 34 Wirbel auf. Sie ist also im Vergleich mit dem normalen Huhn um etwa 13 Wirbel verkürzt.

3. Die übrigen Skeletteile verhalten sich normal.

4. Bei der Kreuzung mit normalen Hühnern vererbt sich die Schwanzlosigkeit als einheitliches Merkmal. Es kommen keine intermediären Bastarde vor.

5. Fast alle Schwanz- und Anusmuskeln des normalen Huhnes lassen sich beim Kaul nachweisen, und zwar in übereinstimmender Anordnung und Ausbildung.

6. Die Nerven und Gefäße zeigen trotz des fehlenden Schwanzes beim Kaul und normalen Huhn eine große Übereinstimmung.

### C. Betrachtungen zur Frage nach der Homologie der Wirbel.

Bei der Darstellung der Verhältnisse des Synsacrum habe ich wiederholt die beiden Acetabularwirbel (Nr. 30 und 31 der Wirbelsäule des Huhnes) als primäre Sakralwirbel (GEGENBAUR), d. h. als die Homologa der Sakralwirbel der Reptilien bezeichnet. Ehe ich nun diese Homologisierung einer genaueren Prüfung unterziehe, werde ich zunächst eine kurze Beschreibung der Nerven-geflechte des Beckens geben müssen. In seiner schon oft zitierten Abhandlung über die Osteologie der Columbiformes sagt MARTIN mit Bezug auf dieses Problem: „Es fehlt durchaus nicht an Versuchen, diese Frage zu lösen, und es ist interessant, daß alle Forscher darin einig gehen, die Osteologie könne nicht den gewünschten Aufschluß geben. Wir sehen, daß überall, wo ein ernster Versuch gemacht wird, die Nerven-geflechte zu Hilfe gezogen werden“ (1904, p. 92). Dies kann uns um so weniger wundernehmen, als wir gesehen haben, wie außerordentlich variabel sich die Synsakralwirbel, ganz besonders die Acetabularwirbel, verhalten. Hingegen würde man erwarten, daß die Spinalnerven sich im Laufe der Phylogenese weniger veränderlich als die Wirbelsäule, die ja Hand in Hand mit dem Becken gewaltige

Umgestaltungen erfuhr, erwiesen hätten. Inwieweit diese Voraussetzung berechtigt war, werden wir bald sehen.

### Beschreibung des Plexus cruralis und des Plexus ischiadicus.

In Fig. 11, Taf. XII sind die Nervengeflechte des Beckens eines Huhnes in ihrer häufigsten Zusammensetzung dargestellt.

Der Pl. cruralis setzt sich in der Mehrzahl der von mir beobachteten Fälle aus vier Wurzeln zusammen und nicht aus drei, wie bis jetzt allgemein angegeben. Der 1. an seiner Bildung sich beteiligende Nerv ist der 23. Spinalnerv, d. h. derjenige, der zwischen dem 22. und 23. Wirbel austritt. Er teilt sich unmittelbar nach seinem Austritt in zwei Teile, von denen der eine zur Rumpfmuskulatur seitwärts zieht, der andere dagegen sich an die Wirbelsäule anschmiegt, um sich mit dem nächstfolgenden Nerven nach dessen Austritt zu dem 1. Hauptstamm des Pl. cruralis zu vereinigen. Dieser Stamm, der sich aus den beiden genannten Nerven zusammensetzt, ist von ungefähr der gleichen Stärke wie der 3. an der Bildung dieses Plexus beteiligte Nerv (Nr. 25). Sowohl aus diesem Stamm, wie aus dem 25. Nerven entspringt vor ihrer Verschmelzung je eine Wurzel des N. obturatorius. Von geringer Stärke ist die 4. Wurzel des Pl. crur. Sie erstreckt sich über die Parapophyse des 4. Synsacrothorakolumbalwirbels und vereinigt sich in der aus der Figur ersichtlichen Weise mit den vorangehenden Stämmen zur Bildung des Pl. cruralis. Dieser 26. Nerv sendet einen zweiten, in der Regel größeren Teil seiner Fasern zum Pl. ischiadicus, dessen 1. Wurzel er somit darstellt.

So das Verhalten des Pl. cruralis in der Mehrzahl der untersuchten Fälle. Abweichungen von diesem Verhalten sind jedoch sehr häufig. Ich werde unten diese Variation im Zusammenhang mit anderen Vorgängen, die sich am Becken abspielen, betrachten und in ihrer Bedeutung zu würdigen versuchen. Im folgenden soll nur eine Aufzählung der Variationen gegeben werden.

Die 1. Wurzel des Pl. cruralis kann, jedoch nur selten, fehlen. Viel variabler in bezug auf Vorkommen verhält sich dagegen die 4. Wurzel. Ihr Fehlen steht häufig im Zusammenhang mit dem Fehlen der Parapophyse des 25. Wirbels. Es ist zu bemerken, daß wir uns hier an einer überhaupt sehr variablen Stelle des Synsacrum befinden. Diese 4. Wurzel kann viel stärker werden als in der Figur angegeben und kann sich dann an der Bildung des N. obturatorius beteiligen, indem ein Teil ihrer Fasern

in diesen Nerven eintritt, der sich dann aus 3 Wurzeln zusammensetzt. Andererseits kann der N. obturatorius aus dem 23. Spinalnerven eine Wurzel erhalten, in welchem Falle er aus dem 26. Nerven keine solche bekommt und demnach ebenfalls drei Wurzeln aufweist.

Wenn die Parapophyse des 25. Wirbels fehlt, können sich die Nerven, wie oben angegeben, verhalten, d. h. der 26. Nerv teilt sich und sendet einen Teil seiner Fasern zum Pl. crur., einen anderen zum Pl. ischiadicus, oder aber, was häufiger der Fall ist, der 26. Spinalnerv teilt sich überhaupt nicht, sondern zieht ausschließlich zum Pl. ischiadicus. Dafür erfährt dann aber der 25. Nerv eine Teilung und sendet einen Teil seiner Fasern zum Pl. ischiadicus, wodurch der Pl. cruralis eine Wurzel weniger, der Pl. ischiadicus hingegen eine mehr bekommt. Dieses Verhalten scheint nur bei fehlender Diapophyse vorzukommen. In einem Falle glaube ich allerdings die gleiche Variation bei einem Exemplar mit schwach ausgebildeten Parapophysen beobachtet zu haben. Es handelte sich um ein eben ausgeschlüpftes Hühnchen, bei dem das Herauspräparieren der Nerven an und für sich schon Schwierigkeiten darbietet. Nun ist es bekanntlich selbst bei ausgewachsenen Tieren schwer, oft fast unmöglich zu entscheiden, ob in einer Nervenverbindung zwischen zwei Stämmen die Fasern von dem vorderen zum hinteren oder umgekehrt verlaufen. Ich will also obigem Falle keinen allzu großen Wert beimessen. Bei der Präparation schien es mir allerdings höchst wahrscheinlich, daß die Fasern vom 25. Nerven zum Pl. ischiadicus verliefen. Übrigens gibt GEGENBAUR in seinem Schema (p. 201) diesen Verlauf als Norm für die meisten von ihm untersuchten Vögel an.

Der Pl. ischiadicus setzt sich gewöhnlich aus fünf Wurzeln zusammen, nämlich aus dem 26. bis 30. Spinalnerven. Die 1. Wurzel repräsentiert, wie gesagt, nur einen Teil der Fasern des 26. Nerven, der andere Teil geht zum Pl. cruralis. Diese Wurzel ist häufig die schwächste der am Aufbau des Pl. ischiadicus beteiligten Wurzeln. doch ist sie bezüglich ihrer Stärke sehr variabel. Daß GEGENBAUR sich das Verhalten der Nervenstämme viel konstanter vorgestellt hat, als es in Wirklichkeit der Fall ist, erhellt aus folgender Angabe: „Der ischiadische Zweig (des 26. Spinalnerven) ist mit dem cruralen Zweig von gleicher oder doch ziemlich gleicher Stärke beim Huhn“ (1870, p. 197). Nun wissen wir aber, daß der eine dieser Zweige überhaupt fehlen kann, während der vorangehende Nerv sich an Stelle des 26. verzweigt.

Der zweite Stamm ist gewöhnlich viel stärker als der erste und wird nur vom dritten an Mächtigkeit übertroffen. Die beiden letzten Wurzeln des Pl. ischiadicus sind wieder schwächer und vereinigen sich bald nach dem Austreten aus dem Wirbelkanal, um ungefähr an dem For. ischiadicum des Beckens mit den anderen Wurzeln in Verbindung zu treten.

Naturgemäß kann der Pl. ischiadicus nur an seinen vorderen und hinteren Wurzeln wesentliche Veränderungen erfahren. Die Variabilität am Vorderende habe ich bereits besprochen. Auch an seiner hinteren Grenze kann er noch eine Wurzel in sich aufnehmen. In beinahe der Hälfte der untersuchten Fälle verläuft ein Zweig des 31. Spinalnerven zur letzten Wurzel des Pl. ischiadicus. Diese Verbindung ist in einigen Fällen nur an der einen Seite des Körpers vorhanden und ist oft von kaum wahrnehmbarer Stärke. Der Pl. ischiadicus kann also von sieben Spinalnerven Wurzeln beziehen, doch ist der Fall, bei dem gleichzeitig alle sieben Nerven im Plexus vertreten sind eine seltene Ausnahme. Ich habe dies nur in einem Falle konstatieren können.

Da GEGENBAUR der Nervenverbindung zwischen dem 31. Spinalnerven und dem Pl. ischiadicus eine 'große Bedeutung beimißt, wollen wir sie noch genauer betrachten. Wenn vorhanden, tritt sie, gewöhnlich als der kleinere Teil des 31. Spinalnerven, zwischen den beiden Acetabularwirbeln aus und zieht schräg nach vorn zum Pl. ischiadicus, während dessen anderer Teil rückwärts zum Pl. pudendus zieht. GEGENBAUR (1871) nimmt an, daß diese Verbindung mit dem Pl. ischiadicus, die er N. sacralis nennt, regelmäßig den Hühnern zukomme, GADOW (1891) dagegen, daß sie immer fehle.

Als weitere Variation an der unteren Grenze des Pl. ischiadicus läßt sich beobachten, daß der 30. Nerv sich spaltet und mit einem Teil seiner Fasern zum Pl. pudendus zieht.

Nach dieser Beschreibung der Nervengeflechte des Beckens können wir unter Berücksichtigung der Variationen auf die Frage nach der Wanderung des Beckens eintreten.

#### Wanderung des Beckens.

ROSENBERG gebührt zweifellos das große Verdienst als erster eine Wanderung des Beckens überhaupt nachgewiesen zu haben und zwar in der Reihe der Primaten. Er zeigt (1876) wie das Becken eine allmähliche Verschiebung nach vorn erfährt, so daß frühere Lumbalwirbel zu Sakralwirbeln umgestaltet werden. Diese

Verschiebung kann bei höher stehenden Formen so weit gehen, daß sich die Wirbel aus dem Verbande des Sacrum loslösen und zu Kaudalwirbeln werden, um bei den höchst stehenden Formen der Reihe am Hinterrande der Wirbelsäule vielleicht zu verschwinden. Demnach wären die Formen mit der größten Wirbelzahl (z. B. *Nycticebus* mit 29 präsakralen Wirbeln im Vergleich zu den Anthropoiden mit 25, 24 oder 23) als die primitiveren zu betrachten. ROSENBERG hat diese Wanderung zunächst (1876) nur für die Primaten, später (1896) auch für *Myrmecophaga* nachgewiesen. Er weist aber darauf hin (vgl. besonders 1876, p. 166 Anmerkung 1), daß dieselbe auch bei anderen Säugetieren, sowie z. B. bei Urodelen, Sauriern und Krokodilen wahrscheinlich sei. Bei den Säugetieren, auf die er ja seine Untersuchungen beschränkt hat, glaubt er, daß der Umformungsprozeß immer ein proximalwärts fortschreitender sei (1896, p. 297), während er bei anderen Abteilungen auch distalwärts gerichtet sein könne (1896, p. 318).

Die ROSENBERGSche oder Umformungstheorie erwarb sich bald viele Anhänger, doch stieß sie auch auf Widerspruch. CLAUS (1876) weist an der Wirbelsäule von Amphibien eine Wanderung des Beckens nach. Er macht nachdrücklich darauf aufmerksam, daß wir in dieser Abteilung, sowohl eine kaudale, als eine kraniale Wanderung annehmen müssen; so sei das Becken bei *Proteus* und *Amphiuma* zweifelsohne sekundär nach hinten gewandert, da es doch undenkbar wäre, diese Formen als die Ausgangsformen aller Amphibien zu betrachten. Auch FÜRBRINGER (1888) weist in seinen ausgedehnten Untersuchungen über die vordere Extremität der Vögel eine Wanderung derselben nach vorn und hinten nach.

Einen energischen Gegner fand die ROSENBERGSche Theorie in WELCKER. In einem anderen Zusammenhang komme ich auf die Ausführungen WELCKERS zurück. Als weitere Gegner wären die Anhänger der Inter- und Exkolationstheorie zu nennen, unter denen v. IHERING, ALBRECHT und BAUR an erster Stelle stehen. Eine eingehende Erörterung dieser Theorie würde mich zu weit führen; ich muß mich hier damit begnügen, darauf hinzuweisen, daß nach ihr eine größere oder geringere Zahl von Wirbeln in irgend einem Abschnitt der Wirbelsäule bei verwandten Formen dadurch zustande käme, daß Wirbel in diesem Abschnitt eingeschaltet bzw. ausfallen würden. Soviel muß zugegeben werden, daß einige der Fälle, die zum Beweis dieser Theorie besonders von BAUR (1891) angeführt werden, sich am ungezwungensten

durch eine Inter- bzw. Exkulation erklären lassen. Allerdings sind einwandfreie, überzeugende Beweise für diesen Vorgang bis zur Stunde noch nicht erbracht. Der jüngst von KINGSLEY (1910) unternommene Versuch, die Entstehung neuer Segmente mit Hilfe von sich sprossenden Teloblasten zu erklären, kann uns, infolge seines rein spekulativen Charakters dem Ziele nicht näher führen.

Als verdienstvoller Forscher auf diesem Gebiete ist weiter ADOLPHI (1893, 1895, 1898) zu nennen. Er weist an einem großen Materiale nach, daß bei verschiedenen anuren Amphibien und Tritonen das Becken bzw. Sacrum dem Kopfe zuwandere, und weiter, daß damit Hand in Hand eine Verlagerung der Extremitätennervengeflechte in der gleichen Richtung erfolge. Es bestände demnach ein Abhängigkeitsverhältnis zwischen Lage des Beckens, Lage und Zusammensetzung der Nervengeflechte, Grenze des Thorax usw.

Dieses Abhängigkeitsverhältnis konnte ich auch am Hühnerbecken nachweisen, wie den folgenden Zeilen zu entnehmen sein wird.

Ich habe schon oben diejenige Lage des Beckens als die primitive und zugleich normale bezeichnet, bei der die Acetabularachse zwischen die Ansatzstellen der Parapophysen der beiden Acetabularwirbel fällt. Bei dieser Lage des Beckens finden wir am Synsacrum folgende Verhältnisse:

Der 21. Wirbel trägt ein starkes Rippenpaar.

Am 22. findet sich in seltenen Fällen ein gutausgebildetes Rippenpaar oder auch nur Rippenrudimente.

Der 25. Wirbel ist gewöhnlich mit starken Parapophysen versehen.

Die Parapophysen des 30., d. h. des 1. Acetabularwirbels, können vorhanden sein oder (seltener) fehlen.

Für die Nervengeflechte gilt folgendes Verhalten (vgl. Textfig. 2, II).

Der 23. Nerv<sup>1)</sup> sendet einen verhältnismäßig dünnen Ast zum Pl. crur. Dieser Ast ist die 1. Wurzel dieses Plexus und ist schwächer als die übrigen drei Wurzeln, deren mittlere (der 25. Spinalnerv) gewöhnlich die stärkste ist.

---

1) Es sei nochmals bemerkt, daß der Spinalnerv die Nummer des ihm folgenden Wirbels trägt; der 23. Spinalnerv tritt also zwischen dem 22. und 23. Wirbel aus.

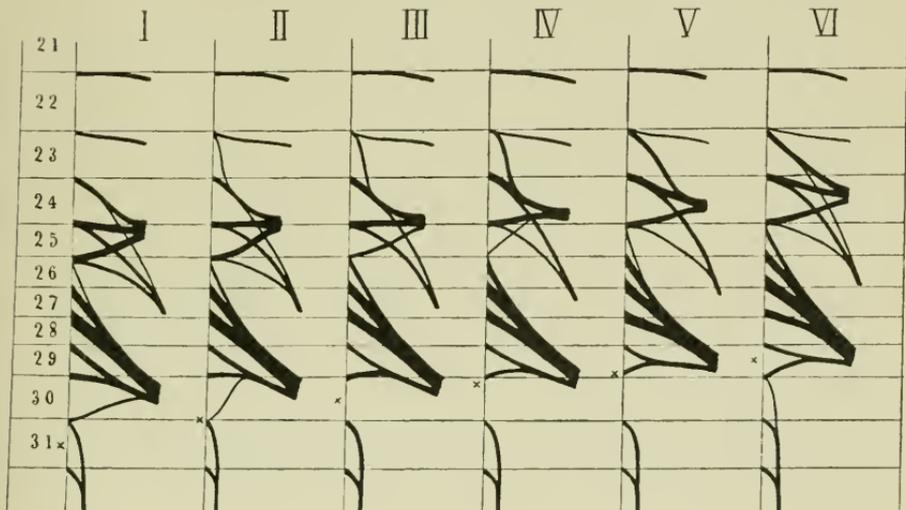
Der N. obturatorius wird von drei Wurzeln gebildet, welche aus den drei hinteren Cruralisstämmen entspringen, also aus dem 24., 25 und 26. Spinalnerven. Die hinteren Wurzeln des N. obt. übertreffen die vordere an Stärke; die mittlere ist wohl meistens die stärkste.

Der 26. Spinalnerv teilt sich. Der vordere (etwas größere Teil) zieht als 4. Wurzel zum Pl. crur., der hintere als 1. Wurzel zum Pl. ischiad.

Der Pl. ischiadicus setzt sich aus fünf Wurzeln zusammen, von denen die dritte (28. Spinalnerv) die mächtigste ist. Dazu gesellt sich häufig eine dünne Verbindung aus dem 31. Nerven.

Der 31. Spinalnerv kann sich also auch teilen; der kleinere Ast zieht dann zum Pl. ischiad., der größere zum Pl. pudendus.

Dieses normale Verhalten der Nerven illustriert Textfig. 2, II.



Textfig. 2. Lage und Anordnung der Nervengeflechte des Beckens bei sechs Individuen des normalen Huhnes, die allmähliche Verschiebung der Nervengeflechte demonstrierend. Die arabischen Ziffern bedeuten Wirbel, × gibt die Lage der Acetabularachse an.

Wenn nun eine Wanderung des Beckens kranialwärts erfolgt, so zeigen die Nervengeflechte die Tendenz ihren Schwerpunkt ebenfalls kranialwärts zu verlegen. Dies äußert sich darin, daß die vorderen Wurzeln an Stärke zunehmen, die hinteren dagegen abnehmen, bis schließlich, als Endstadium dieses Vorganges, der vor der ersten Wurzel gelegene Spinalnerv zum Teil oder ganz in den betreffenden Plexus aufgenommen wird, d. h. eine

neue vordere Wurzel desselben bildet, wogegen die hintere Wurzel verloren geht.

Diesen Prozeß konnte ich in allen seinen Stadien verfolgen. Einige typische Übergangsstadien habe ich in Textfig. 2 dargestellt. Selbstverständlich gibt es deren noch viel mehr. Ich habe diese sechs Stadien aus über 30 mir vorliegenden Skizzen entnommen.

Textfig. 2, III zeigt uns einen Fall, in dem das Becken um eine geringe Strecke nach vorn gewandert ist. Die vorderen Wurzeln des Pl. crur. zeigen gegenüber den hinteren die Neigung an Stärke zuzunehmen. Der N. obturatorius hat nur zwei Wurzeln, die hintere ist verschwunden, die vorderen stärker geworden. Im Pl. ischiad. läßt sich die gleiche Tendenz beobachten. Die Verbindung der hinteren Wurzel des Pl. ischiad. mit dem 31. Spinalnerven kommt wohl bei dieser oder einer noch weiter kranial vorgerückten Lage der Acetabularachse niemals vor.

Im Stadium IV ist die hinterste 4. Wurzel des Pl. crur. schon sehr dünn geworden, die vorderste dagegen im Verhältnis dicker als im vorausgehenden Stadium. Die 1. Wurzel des Pl. ischiad., die wie die 4. Wurzel des Pl. crur. aus dem 26. Intervertebralloch herauskommt, hat auch an Mächtigkeit zugenommen, die hinteren Wurzeln eher abgenommen.

Im Stadium V ist der Vorgang weiter vorgeschritten. Die 1. Wurzel des Pl. crur. ist noch stärker geworden und zeigt sich selbständiger, in dem sie sich nicht mehr so eng an die Wirbelsäule anschmiegt, sondern mehr lateralwärts verläuft. Die 4. Wurzel ist vollständig verschwunden. Der 26. Spinalnerv, der sich früher teilte und die Fasern für diese Wurzel lieferte, geht jetzt in seinem ganzen Umfange zum Pl. ischiadicus, dafür teilt sich aber der 25. Nerv und sendet den größten Teil seiner Fasern zum Pl. crur., als dessen 3. Wurzel, einen kleineren Teil zum Pl. ischiad. Dieser setzt sich also jetzt aus sechs Wurzeln zusammen, während er in den beiden vorhergehenden Stadien deren nur fünf hatte.

Noch weiter vorgeschritten zeigt sich uns dieser Prozeß der Vorwärtswanderung im Stadium VI. Die Acetabularachse ist bis auf den 29. Wirbel gewandert (es sei hier bemerkt, daß die Achse noch weiter kranialwärts liegen kann). Die 1. Wurzel des Pl. crur. ist jetzt sehr stark und den anderen beiden Wurzeln an Mächtigkeit zum mindesten ebenbürtig. Sie zeigt übrigens den oben erwähnten lateralen Verlauf in noch ausgesprochenerem Maße als der entsprechende Nerv im Stadium V. Der N. obtura-

torius bekommt jetzt eine Wurzel aus diesem 23. Spinalnerven, während er bis jetzt seine vordersten Wurzelfasern aus dem 24. Nerven bezog. Er setzt sich somit wieder aus drei Wurzeln zusammen wie im Ausgangsstadium (Stad. II), nur daß die drei Wurzeln um ein volles Segment nach vorn verschoben sind. Der Pl. crur. zeigt in der Hauptsache die gleiche Wanderung um ein Segment. Die vorderste, neuhinzugetretene Wurzel des Pl. ischiad. hat an Stärke zugenommen. Von den übrigen ist die 3. die mächtigste, wie im Ausgangsstadium, nur daß hier der Schwerpunkt des Plexus um ein Segment nach vorn verlegt ist. Der 30. Spinalnerv teilt sich in diesem Falle und sendet eine dünne Wurzel zum Pl. pudendus, so daß auch dieser Plexus in diesem extremen Falle an der Wanderung teilnimmt.

Als Endglied dieser Reihe möchte ich den auf Taf. XIII, Fig. 18 zur Darstellung gekommenen Fall bringen. Ich habe ihn in die obige Figur nicht aufgenommen, weil es sich um ein schwanzloses Huhn handelt, und obige Zusammenstellung sich nur auf normale Hühner beziehen sollte. Er weist insofern einen Fortschritt in der Vorwärtswanderung im Vergleiche zum Stadium VI auf, als die letzte Wurzel des Pl. ischiadicus bei ihm verloren gegangen ist. Der Pl. ischiadicus ist also in diesem Fall gegenüber Stadium III ebenfalls um ein volles Segment nach vorn gewandert, gegenüber II und I sogar um einiges mehr.

Gegenüber dieser kranialen Wanderung des Beckens habe ich in einigen Fällen eine Wanderung in entgegengesetzter Richtung konstatieren können. Diese Verschiebung ist niemals eine so ausgeprägte wie die kraniale, doch macht sie sich auch in den Nervengeflechten und an der Wirbelsäule bemerkbar. Textfig. 2, I zeigt einen solchen Fall. Die Acetabularachse fällt auf den 2. Acetabularwirbel, also hinter die normale Lage. Der Schwerpunkt des Pl. cruralis liegt weiter zurück als beim normalen im Stadium II dargestellten Fall. Seine erste Wurzel fehlt in dem abgebildeten Fall, doch kann sie auch unter den gleichen Verhältnissen vorhanden sein. Der Pl. cruralis hat in diesem Falle also nur drei Wurzeln wie in Stadium VI, doch liegen sie hier um ein Segment weiter nach hinten als dort. Der N. obt. entspringt mit drei Wurzeln aus den drei Stämmen des Pl. crur. Die vorderste dieser Wurzeln (aus dem 24. Spinalnerven) ist sehr dünn; der Nerv entspringt fast ausschließlich aus seinen beiden hinteren Wurzeln. Die erste Wurzel des Pl. ischiadicus ist von geringerer Stärke als im normalen Fall, dafür sind

seine hinteren Wurzeln stärker, und der Teil des 31. Spinalnerven, der zu diesem Plexus zieht, ist viel stärker als es sonst der Fall ist. Dieser Fall zeigt, daß auch eine Rückwärtswanderung vorkommt. Ich muß also auf Grund meiner Beobachtungen an Hühnern CLAUS beistimmen, wenn er auf Grund seiner an Amphibien gewonnenen Resultate eine Rückwärtswanderung des Beckens für möglich hält.

Ich brauche wohl kaum darauf hinzuweisen, daß noch viele andere Zwischenstufen vorkommen. Ich habe mich hier damit begnügt, einige der typischsten Fälle herauszugreifen. Auch muß ich hervorheben, daß diese Korrelation zwischen Lage des Beckens und Nervengeflechten keine absolute ist. Es finden sich Fälle, bei denen bei einer Vorwärtsschiebung des Beckens die Nervengeflechte nicht die Wanderung in so typischer Weise zeigen, wie in den oben besprochenen.

Noch weniger ausgesprochen ist das Abhängigkeitsverhältnis zwischen der Wanderung des Beckens und den übrigen oben erwähnten Merkmalen des Synsacrum. Im allgemeinen läßt sich aber doch ein solches Verhältnis nachweisen, und zwar äußert es sich in folgender Weise:

Bei der Aufzählung der Merkmale, die hier in Betracht kommen, habe ich schon bemerkt, daß der 22. Wirbel am normalen Becken hinsichtlich seiner Rippen stark variabel ist. Man könnte im Zweifel sein, ob die Rippen hier im Auftreten oder im Verschwinden begriffen wären. Ein Vergleich mit der Lage des Beckens und dem Verhalten der Nerven erteilt uns hierüber Aufschluß. An denjenigen Becken, die eine, wenn auch nur geringe, Verschiebung nach hinten erfahren haben, treten diese Rippen am 22. Wirbel ziemlich regelmäßig auf, dagegen werden sie um so seltener angetroffen, je weiter vorne das Becken liegt. Bei den extremen Varianten dieser Richtung kommen sie niemals vor. Das Endglied dieser Reihe repräsentiert ein Houdanskelett, an dem die Rippen des 21. Wirbels nur schwach ausgebildet sind; rechts ist die Rippe dünn, links ist sie fast vollständig rückgebildet. Einen so extremen Fall habe ich nur dieses eine Mal beobachtet. Es muß also eine feste Beziehung zwischen der Vorwärtswanderung des Beckens und der unteren Grenze des Thorax angenommen werden. Die Lage dieser Grenze stände also auch in Korrelation mit der Verschiebung der Nervengeflechte.

Auch das Vorhandensein oder Fehlen der Parapophysen am 25. Wirbel kann damit in Zusammenhang gebracht werden. Bei

den am weitesten nach vorn gelegenen Becken fehlen sie regelmäßig, dagegen sind sie gewöhnlich bei den nach hinten verschobenen stark ausgebildet. Dazwischen finden sich alle denkbaren Übergänge. Bei den mittleren der sechs abgebildeten Stadien würde man am häufigsten rudimentäre Querfortsätze antreffen. Daß die Nerven hier einen direkten Einfluß ausüben, scheint mir wahrscheinlich. Man kann sich z. B. bei dem VI. hier abgebildeten Stadium nicht gut einen stark ausgebildeten Querfortsatz am 25. Wirbel denken; die 1. Wurzel des Pl. ischiad. würde dann in einem Bogen um diesen Querfortsatz herum ziehen und sich somit auf einem großen Umwege zu den übrigen Stämmen dieses Geflechtes begeben müssen.

Was die Parapophysen des 30. Wirbels anbelangt, so kann man im allgemeinen feststellen, daß sie in den Fällen die größte Neigung zum Schwinden zeigen, wenn eine Rückwärtswanderung vorliegt. Bei nach vorn verschobenem Becken sind sie fast ausnahmslos vorhanden. Dies ist ja leicht verständlich. Wenn das Becken hinter der normalen Lage liegt, fällt die Acetabularachse auf den 2. primären Sakralwirbel (Nr. 31), und da sich nun das Acetabulum vermittlems dieser Parapophysen mit dem Synsacrum verbinden will, ist es nur natürlich, daß der 31. als der stärker beanspruchte Wirbel auch stärkere Parapophysen erhält. Die des 30. Wirbels dagegen werden, da sie sich weiter vom Acetabulum entfernt haben, fast überflüssig und verschwinden daher häufig. Auch hier stellt sich das schon mehrfach erwähnte, auf Taf. XIII, Fig. 18 dargestellte Kaulbecken als ein extremer Fall dar. Bei ihm tritt am 29. Wirbel ein starkes Parapophysenpaar auf. Funktionell läßt sich das leicht durch den Umstand erklären, daß die Acetabularachse auf dem 29. Wirbel liegt, dagegen bietet das plötzliche Auftreten dieser Parapophysen einer Erklärung größere Schwierigkeiten. Die Wirbel der synsakrolumbalen Region, der ja der 29. sonst angehört, zeigen keine Spur von Parapophysen.

Wenn mir dieses Becken mit den Nerven, aber ohne den dazu gehörenden vorderen Teil der Wirbelsäule zur Beobachtung gekommen wäre, so hätte ich ohne Zweifel den 29. Wirbel als den 30., den 24. als 25. usw. bezeichnet; fast alles bis in die Details hätte mit einem normalen Becken übereingestimmt. Da ich aber die ganze Wirbelsäule vor mir hatte, konnte ich mir über die wirklichen Verhältnisse leicht Aufschluß verschaffen. Weiter möchte ich darauf hinweisen, daß, wenn mir keine Übergangs-

stadien zu Gesicht gekommen wären, ich sicher diesen vorliegenden Fall als einen schlagenden Beweis für die Exkalkation eines Wirbels angeführt hätte. Ich hätte sogar den 23. Wirbel als den aller Wahrscheinlichkeit nach ausgefallenen angesehen. Nun habe ich aber nachgewiesen, wie man die allmähliche Wanderung der Nerven und Knochenelemente verfolgen kann bis zu diesem Fall, der das Endglied der Reihe repräsentiert. v. JHERING (1878) ist tatsächlich in diesen Fehler verfallen, wie ADOLPHI (1893) durch den Nachweis von Übergangsstadien bei Amphibien zeigen konnte. Meine Erfahrungen würden nach obigem ebenfalls durchaus gegen eine Exkalkation sprechen.

### Zusammenfassung.

1. Das Becken des Huhns erfährt eine allmähliche Vorwärtsverschiebung der Wirbelsäule entlang. Bei primitiv sich verhaltenden Individuen liegt das Becken am weitesten hinten, bei den spezialisiertesten am weitesten vorn.

2. Hand in Hand mit dieser Wanderung des Beckens zeigen die Nervengeflechte eine Umbildung unter Verlegung ihres Schwerpunktes kranialwärts.

3. Gleichzeitig mit der Wanderung des Beckens erfahren die Wirbel des Synsacrum eine Umformung. Der 22. Wirbel verliert seine Rippen, der 25. büßt seine Parapophysen ein usw.

4. Beim Kaulhuhn ist diese Vorwärtswanderung am ausgesprochensten.

5. Bei einigen Individuen des normalen Huhns läßt sich eine kaudalwärts gerichtete Wanderung und Umformung nachweisen.

### Homologisierung der Wirbel im allgemeinen.

Nachdem wir jetzt den Knochen- und Nervenverhältnissen im Becken unsere Aufmerksamkeit geschenkt haben, sind wir in der Lage, auf die Homologisierung der Acetabularwirbel der Vögel mit den Sakralwirbeln der Reptilien einzugehen. Da müssen wir uns nun zunächst fragen, inwieweit man überhaupt von einer Homologie<sup>1)</sup> von Wirbeln sprechen kann. Vor ROSENBERG war man einig, daß die Hals- oder Sakralwirbel irgend

---

1) Ich gebrauche den Ausdruck Homologie in dem üblichen Sinne einer gemeinsamen Abstammung, ohne diesen Begriff in weitere Kategorien zu zerlegen.

eines Tieres den Hals- resp. Sakralwirbeln eines anderen homolog seien. Dann kam aber ROSENBERG (1876) mit seiner Umformungstheorie. Nach ihm können Wirbel einer Region zu Wirbeln einer anderen werden, wobei sie ihre Gestalt ändern würden, wenn z. B. Lumbalwirbel zu Sakralwirbeln würden. Die Wirbel einer bestimmten Region einer Form brauchen also den Wirbeln der gleichen Region einer verwandten Form<sup>1)</sup> nicht homolog zu sein. Nach ROSENBERG müsse man „die spezielle Homologie der Wirbel nach ihrer Stelle in der Gesamtreihe“ (1876, p. 151) bestimmen, mit anderen Worten der 20. Wirbel des einen Tieres wäre dem 20. Wirbel eines verwandten Tieres „speziell homolog“, auch wenn sie ganz verschiedenen Regionen angehörten. Von der Sakralregion z. B. sagt er: „Die spezielle Homologie der Sakra kann selbstverständlich nur in dem Maße vorhanden sein, als speziell homologe Wirbel in denselben enthalten sind, in Betreff der Form können Sakra nur als analoge Gebilde gelten“ (1876, p. 166.)

Ihren heftigsten Gegner fand die Theorie in WELCKER. Er meint: „Die Halswirbel des einen Tieres, hier 5, dort 7, ja 11, entsprechen den Halswirbeln des anderen Tieres. Die Wirbelsäule des einen Tieres entspricht der »Wirbelsäule« nicht etwa zwei Drittel oder drei Viertel der Wirbelsäule eines anderen Tieres . . . Die Wirbel sind einander den Regionen nach, nicht den Nummern nach homolog“ (1881, p. 176). Er kommt zu einer Auffassung der Wirbelsäule, „wobei kein Wirbel ohne Homologon bliebe, indem eine nach Art einer Noniusverteilung sich verbreitende Ausgleichung der Charaktere Platz griffe“ (1878, p. 292). Diese Theorie der Noniusverteilung oder Umteilung der Wirbelsäule kann kurz dahin zusammengefaßt werden, daß die Einteilung der Wirbelsäule in ihre Regionen gewissermaßen nach einer Skala erfolge, so daß z. B. die Brustregion bei einem längeren präsakralen Abschnitte der Wirbelsäule auch entsprechend länger wäre als bei einem kürzeren. Er verwirft damit natürlich „die strikte Homologie der gleichnummerierten Wirbel (ROSENBERG), sowie die Vorwärtsverschiebung des Beckengürtels“ (1878, p. 292), ebenso eine Interkalation oder Exkalation. Alle diese Annahmen werden nach seiner Theorie, die sicher etwas sehr Bestechendes an sich hat,

1) Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß ROSENBERG seine Untersuchungen anfangs nur an der Ordnung der Primaten durchgeführt hat.

überflüssig. Er demonstriert diese Noniusverteilung an der sehr variablen Wirbelsäule von *Choloepus* und schließt seinen interessanten Aufsatz mit der Bemerkung: „Mit Annahmen, mit Festsetzungen ist hier nichts getan. Wer kann nachweisen, daß der letzte Dorsalis von *Choloepus* Nr. 1 identisch ist mit dem letzten Lumbaris von *Choloepus* Nr. 9 oder mit dem 3. Sakralis von *Bradypus* Nr. 1 oder mit dem vorletzten von *Bradypus* Nr. 40? Alle diese Wirbel tragen, vom Atlas aus gezählt, die Nummer 32; sind sie darum »homolog«? — und welchen Wert hat diese Bezeichnung, wenn sie nichts weiter bedeuten sollte als: »gleichnummeriert«?“ (1878, p. 314). In dieser Ausführung muß ich WELCKER durchaus beistimmen. Ähnliche Gedanken drängten sich mir beim Studium von Vogelskeletten auf. Seine Auffassung der Noniusverteilung der Wirbelsäule kann ich aber nicht teilen. Ich möchte einen Fall anführen, in dem die WELCKERSche Theorie mir vollständig zu versagen scheint, nämlich, die merkwürdige Konstanz der Halswirbelzahl der Säugetiere. Weshalb sind bei der Einteilung der Wirbelsäule des Giraffen nur sieben Wirbel dem Halse zugefallen und nicht eine viel größere Zahl, wie nach der Theorie zu erwarten wäre, und weshalb werden immer noch sieben Wirbel im Halse des Walfisches angelegt, obwohl kaum ein gutausgebildeter Wirbel darin Platz hätte? Die WELCKERSche Theorie vermag uns keine Antwort auf diese Fragen zu erteilen. Auch ist die Erklärung, die sie für das Vorkommen von Übergangswirbeln gibt, eine unbefriedigende. Andererseits aber kann ich die Gründe, die ROSENBERG (1896) zur Entkräftung der WELCKERSchen Theorie vorbringt, nicht als stichhaltig anerkennen. Er prüft die WELCKERSche Hypothese an einer Reihe Myrmecophagaskette. Dabei verfährt er folgendermaßen (vgl. 1896, p. 342, 343): ein Exemplar mit 26 präsakralen Wirbeln (Nr. I) wird als Ausgangsform gewählt (hiermit wäre WELCKER einverstanden) und einige Skelette (Nr. V, VII, VIII, IX und X), die gegenüber dem ersten Exemplar eine Reduktion des präsakralen Abschnittes der Wirbelsäule aufweisen, also nur 25 solcher Wirbel besitzen, mit ihm verglichen. „Da bei den Exemplaren VIII und X die vorhandenen 25 Präsakralwirbel nach WELCKERS Auffassung den beim Exemplar I vorliegenden 26 Präsakralwirbeln homolog sind, so ist kein einziger der 25 Wirbel der ersteren Exemplare einem einzelnen der 26 Wirbel des Exemplars I vollkommen homolog; jeder Wirbel der Gruppe von 25 Präsakralwirbeln entspricht einem Wirbel der Gruppe von 26 Präsakralwirbeln und einem

nicht näher zu bestimmenden, aber hinzukommenden Wert. Man sollte also erwarten, daß der 22. Wirbel mit seinen Rippen bei den Exemplaren VIII und X kräftiger entfaltet sei als beim Exemplar I. Das ist in betreff der Wirbelkörper nicht der Fall; diese sind bei den drei Exemplaren in der Form übereinstimmend, aber in betreff der Rippen ist das Gegenteil von dem zu Erwartenden zu konstatieren; diese sind bei den Exemplaren VIII und X kleiner als beim Exemplar I, wo sie beiderseits 12,5 cm lang sind“ (1896, p. 342). Beim Exemplar VIII messen sie links 10,2 cm, rechts 10 cm und beim Exemplar X links 10 cm, rechts 9 cm.

WELCKER hat sich aber sicher nicht vorgestellt, daß die Noniusverteilung der Wirbelsäule mit Hilfe eines Rechenschiebers ausgeführt wird. Variationen begegnet man bei allen Lebewesen, ohne jedes Mal einen Grund für ihr Auftreten angeben zu können. Beim Huhn habe ich die Variationen an den Rippen und an den Synsakralwirbelquerfortsätzen im großen und ganzen auch im Sinne einer kopfwärts schreitenden Umformung deuten können; von einer mathematisch exakten Durchführung kann aber nicht die Rede sein. Ebenso, wie ROSENBERG von WELCKER fordert, daß bei einem verkürzten präsakralen Abschnitt der Wirbelsäule jeder Wirbel etwas größer sein soll, als bei einem längeren, kann ich von ROSENBERG fordern, daß bei Skeletten (der gleichen Art natürlich) mit der gleichen Präsakralwirbelzahl alle gleichnummerierten Wirbel (und Rippen) genau gleich groß sind. Daß dem nicht so ist, ist bekannt. Die Schlüsse, die ROSENBERG aus den Ergebnissen der Untersuchung der Wirbeldornfortsätze zieht, sind stichhaltiger.

Ich habe geglaubt obige Kritik an den ROSENBERGSchen Ausführungen aus Gerechtigkeitsgründen üben zu müssen, da sie meines Erachtens die WELCKERSche Theorie in ein falches Licht stellt. Wie schon angedeutet, muß ich aber ROSENBERG beipflichten, wenn er „den eigentlichen, charakteristischen Grundgedanken der Auffassung WELCKERS als eine unzureichende Hypothese“ (1896, p. 343) bezeichnet.

Die ganze Frage scheint mir aufs engste mit der segmentalen Anordnung des Wirbeltierkörpers zusammenzuhängen. Wenn man nach der ROSENBERGSchen Auffassung gleichnummerierte Wirbel für homolog hält, so müßte man selbstverständlich das gleiche für die ganzen Metameren annehmen, d. h. man müßte alle Gebilde, die sich segmental wiederholen (also Spinalnerven, Myomeren, Rippen usw.) nach dem gleichen Prinzip beurteilen.

Dies führt aber meines Erachtens zu unüberwindlichen Schwierigkeiten, ja zu den größten Widersprüchen. Ich will dies an einigen Beispielen erläutern. Bei der Elster<sup>1)</sup> tragen der 12.—18. Wirbel Rippen, bei der Ente der 18.—26., beim Schwan der 25.—34. Wenn nun diese Segmentgruppen einander nicht homolog wären, so wären auch die Rippen der Elster denen der Ente oder des Schwanes nicht homolog, d. h. der Brustkorb der Elster wäre dem Brustkorb der Ente bzw. der Brustkorb beider dem Brustkorb des Schwanes nicht homolog. Auf den Brustkorb übertragen, würde die oben zitierte Stelle nach ROSENBERG lauten müssen: Die spezielle Homologie der Brustkörbe verschiedener Vögel kann selbstverständlich nur in dem Maße vorhanden sein, als speziell homologe Wirbel in denselben enthalten sind, in betreff der Form können die Brustkörbe nur als analoge Gebilde gelten.

Noch ein anderes Beispiel. ROSENBERG sagt ausdrücklich, daß die Wirbelregionen einander nicht homolog seien, insofern sie nicht aus gleichnummerierten Wirbeln beständen. Nun setzt sich die Symsakrolumbalregion bei der Taube zusammen aus dem 23. und 24. Wirbel, beim Huhn aus dem 26.—29., bei der Ente aus dem 30.—32. und beim Schwan aus dem 38. und 39. Wirbel. Diese Regionen wären einander also nicht homolog, d. h. die Spinalnerven, die in dieser Region austreten, wären bei diesen vier Vertretern einander auch nicht homolog. ROSENBERG gibt dies auch zu. Er sagt mit Bezug auf die Umformung der Plexusbestandteile bei der Wanderung des Beckens: „Die betreffenden peripheren Nerven wären, je weiter die Umformung der Plexus gediehen, um so mehr als inkomplette Homologa<sup>2)</sup> anzusehen“

1) Alle Wirbelzahlen, die ich hier anführe, beruhen auf eigenen Zählungen an Skeletten der hiesigen Sammlung.

2) Einige Bemerkungen über den Begriff „inkomplette Homologie“ mögen hier am Platze sein. GEGENBAUR hat diesen Begriff offenbar zu dem Zwecke aufgestellt, Erscheinungen zu charakterisieren, deren Natur an folgenden Beispielen erläutert sein möge: Das Herz ist in allen Abteilungen der Wirbeltiere homolog. Bei den Fischen liegt der Sinus venosus außerhalb des Herzens, wird aber bei den höheren Wirbeltieren in das Herz aufgenommen. Das Säugetierherz enthält demnach mehr Elemente als das Fischherz, wobei es sich jedoch nicht etwa bloß um eine Komplizierung schon vorhandener Gebilde handelt. Das Fischherz ist also ein inkomplettes (defektives oder partielles) Homologon des Säugetierherzens.

Nehmen wir einen anderen Fall. Bei den Amnioten liegt die Grenze zwischen Schädel und Wirbelsäule um drei Segmente weiter hinten, als bei den Anamniern. Es ist bei ersteren also etwas in

(1876, p. 150). Wir wollen dies in seinen Konsequenzen beim angeführten Beispiel durchführen. Bekanntlich setzt sich der

den Schädel aufgenommen, was nicht darin enthalten war. Trotzdem sind die Schädel beider Gruppen einander homolog — aber inkomplett (defektiv bzw. augmentativ).

In den beiden angeführten Beispielen liegen die Verhältnisse einfach. Im ersteren Falle kann man den Teil des Säugetierherzens, der dem Fischherzen homolog ist, haarscharf umschreiben, sogar herauspräparieren, das Säugetierherz also von dem die inkomplette Homologie des Ganzen bedingenden Teile befreien. Das gleiche gilt für den Amniotenschädel.

Ganz anders liegen jedoch die Verhältnisse bei den Nervenplexen. Angenommen ein Plexus setzt sich bei einem Tier aus den Spinalnerven 20—25 zusammen, bei einem anderen aus dem 22.—27., so muß man nach GEGENBAUR, ROSENBERG u. a. diese zwei (sich entsprechenden) Plexus als inkomplette Homologa bezeichnen. Beide haben aber die gleiche Anzahl Wurzeln, können sogar die gleiche Anzahl Nervenfasern enthalten. Was beide voneinander unterscheidet, ist einzig und allein ihre Lage bzw. die Ordnungszahl ihrer Wurzeln. Ich will gleich dem Einwand begegnen, daß im obigen Falle diejenigen Teile der beiden Plexus als einander „komplett homolog“ zu betrachten seien, die sich aus den Spinalnerven 22—25 zusammensetzen. Wenn man so verfahren wollte, müßte man auch im Falle einer Homologisierung z. B. der Nervi hypoglossi zweier Tiere nachprüfen, ob in beiden die gleiche Zahl von Nervenfasern in jedem Nerven enthalten ist, und ob beide Nerven die gleiche Anzahl Wurzeln besitzen. Wäre dem nicht so, so wären die Nerven ebenfalls inkomplette Homologa.

Damit wären wir zu einem Schlusse gekommen, der die gesamten Ergebnisse der vergleichenden Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere in Frage stellen würde. Ich glaube nun aber mit meinen Ausführungen über die Homologie der Wirbel (siehe unten) gezeigt zu haben, daß dieser Schluß hinfällig ist, m. a. W. das in dem angeführten Falle der N. hypoglossi eine Homologisierung derselben unabhängig ist von der Analyse ihrer Komponente. Das gleiche gilt, meines Erachtens, für den Vergleich zweier entsprechender Nervenplexus.

Aber auch wenn man annehmen wollte, das zwei Nervenplexus inkomplette Homologa wären, so lange sich die Ordnungszahlen eines Teiles ihrer Wurzeln decken, so hört diese inkomplette Homologie doch plötzlich auf, so bald dies nicht mehr der Fall ist. Wenn sich also ein Plexus aus den Spinalnerven 20—25, ein anderer aus dem 26.—31. zusammensetzt, so haben wir (nach GEGENBAUR) keinen Fall einer „defektiven Homologie“ mehr vor uns, sondern einer „imitatorischen Homologie“.

Im Prinzip haben wir es aber in allen diesen Fällen mit genau der gleichen Erscheinung zu tun, nämlich mit einer Verschiebung des Nervenplexus. Über die Zweckmäßigkeit einer Einführung eines

Pl. ischiadicus in der Hauptsache aus den Spinalnerven zusammen, die in der Synsacro-lumbalregion aus dem Rückenmark austreten. Wir müßten also annehmen, daß die Pl. ischiad. der Taube, des Huhns, der Ente und des Schwanes nicht homolog seien. Wenn dem so wäre, so wären auch die Muskelsegmente<sup>1)</sup>, die von diesem Plexus aus innerviert werden bei diesen vier Vögeln einander nicht homolog. Nun ist aber die untere Extremität ein Derivat dieser Segmente, so daß wir zu dem Schluß kämen, die unteren Extremitäten von vier verschiedenen Vogelarten seien einander nicht homolog. Will man die oben zitierte Stelle auch hier anwenden, so käme man zu dem Schluß, die unteren Extremitäten seien in betreff der Form nur analoge Gebilde. Diese Schlußfolgerung dürfte wohl kaum Beifall finden. Gerade die Extremitäten, die als klassisches Beispiel für homologe Organe gelten, würden sogar bei nahe verwandten Tieren nicht homolog sein.

Nach GEGENBAUR sind die Sakralregionen verschiedener Tiere als „imitatorisch homolog“ (FÜRBRINGER) zu betrachten (vgl. 1898, p. 25) und nicht als analog, wie ROSENBERG will. Gleichnummerierte Wirbel sind nach GEGENBAUR als „komplette Homologa“ anzusehen. Beide Arten von Homologien bilden Unterabteilungen seiner „speziellen Homologie“. Nach ihm kämen wir also zu dem Resultat, daß ein Wirbel (sagen wir der 1. Sakralwirbel) in einer Wirbelsäule zwei „spezielle Homologa“ in einer

---

neuen Homologiebegriffes für die zweite Kategorie von Fällen kann man verschiedener Meinung sein.

Wie aus meinen Ausführungen ersichtlich, darf der Begriff der inkompletten Homologie überhaupt nicht auf Fälle, wo es sich um den Vergleich metamerer Gebilde handelt, angewandt werden, sondern muß auf solche Fälle beschränkt bleiben, in denen wir es mit stabilen Gebilden zu tun haben, wie im Falle des Herzens und Schädels, wobei etwas neues hinzukommt bzw. wegfällt.

1) Vgl. FÜRBRINGER, Zur Morphologie und Systematik der Vögel, p. 246: „Die Frage von der Wichtigkeit der Innervation für die Bestimmung der Muskelhomologien ist eine der bedeutsamsten der vergleichenden Myologie und demgemäß habe ich seit 1873 wiederholt Gelegenheit genommen, dieselbe mit allem möglichen Nachdruck zu urgieren. GEGENBAUR, dem ich die erste Anregung dazu verdanke, hat nicht minder nachdrücklich auf das Gewicht derselben hingewiesen und zahlreiche neuere Autoren (z. T. aus seiner Schule), wie z. B. CARLSSON, DAVIDOFF, GADOW, LECHE, DE MAN, ROLLESTON, RUGE, SELENKA, VETTER, WESTLING usw., finden ebenfalls in der Innervation der Muskeln ein wichtiges Mittel für die Erkenntnis der Muskelhomologien.“

anderen Wirbelsäule hätte, nämlich erstens ein „komplettes Homologon“ (der gleichnummerierte Wirbel der letzteren Wirbelsäule) und zweitens, ein „imitatorisches Homologon“ (der 1. Sakralwirbel dieser Wirbelsäule). Durch die Subsumierung des Begriffes „imitatorische Homologie“ unter dem der „speziellen Homologie“ (vgl. 1898, p. 23—25) führt die GEGENBAURSCHE Nomenklatur zu unhaltbaren Widersprüchen. Ich will gern zugeben, daß es ein dringendes Bedürfnis ist, die Begriffe der Homologie scharf zu präzisieren und auseinander zu halten, andererseits muß ich aber doch BÜTSCHLI beipflichten, wenn er sagt: „Man hat für diese verschiedene Grade der Homologie zuweilen besondere begriffliche Kategorien aufzustellen versucht, so von kompletter und inkompletter, von defektiver und augmentativer Homologie gesprochen, Begriffe, die sich z. T. schon aus den Bezeichnungen verstehen lassen, und denen wir keine sehr erhebliche Bedeutung zuzuschreiben vermögen, da sie doch nur gewisse Grenzpunkte hervorheben, welche nicht durch scharfe Unterschiede gesondert, sondern durch sehr allmähliche Übergänge verknüpft sind“ (1910, p. 3).

HOLL (1882) hat wohl zuerst nachgewiesen, daß alle Wirbel auf frühen Entwicklungsstadien die gleiche Gestalt zeigen. Erst später differenzieren sie sich zu Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanzwirbeln. Die Wirbel sind also nur die (ursprünglich indifferenten) Bausteine, aus denen die Regionen sich aufbauen. Dieser indifferenten Wirbelsäule entlang erfolgt nun die Wanderung der Extremitätengürtel. Die Lage dieser Gürtel spielt dann die Hauptrolle bei der Ausbildung dieser indifferenten Bausteine zu differenzierten Wirbelregionen. Müssen wir nun aber, wenn wir die Homologie solcher Bausteine feststellen wollen, uns unbedingt und ausschließlich an deren Lage halten (d. h. sie ihren Ordnungszahlen nach homologisieren), oder aber abwarten, zu was für definitiven Gebilden diese Bausteine werden, um dann die so entstandenen Gebilde untereinander zu homologisieren? Mir scheint letzteres Vorgehen richtiger zu sein. Wir kommen also zu dem gleichen Schluß wie WELCKER, nämlich, daß die Wirbel einander den Regionen nach und nicht der Zahl nach homolog zu nennen sind. Damit soll natürlich keineswegs gesagt sein, daß ich der ROSENBERGSCHEN Wanderungs- oder Umformungstheorie nicht beipflichte. Ich glaube in dem Kapitel über das Wandern des Beckens meine Stellungnahme zu dieser Frage deutlich genug präzisiert zu haben. Wenn ich aber eine Wanderung der Wirbelregionen annehme, so ist damit noch nicht gesagt, daß

ich diese Regionen für nicht homolog halte. Es will mir scheinen als ob ROSENBERG den Begriff der Gleichnummerierung der Körpersegmente mit dem Begriff der Homologie von Körperorganen verwechselt hätte. Es wäre für den Ausbau der Segmentalanatomie gewiß von Bedeutung nachzuweisen, ob oder inwiefern die Ordnungszahlen der Segmente, die ein Organ zusammensetzen, die gleichen sind wie bei dem homologen Organ eines anderen Tieres. Würden jedoch die Ordnungszahlen zweier Organe einander nicht entsprechen, so läge noch kein Grund vor, die Organe einander nicht homolog zu setzen. Wollen wir bei der Beurteilung der Homologien eines Wirbeltierkörpers uns streng an die Homologie gleichnummerierter Segmente halten, so müßten wir ein segmentarmes Tier einem Teil eines segmentreicheren homolog setzen. Wenn ROSENBERG von den Extremitäten ausgegangen wäre (die er wohl auch für homologe Organe halten wird) und Rückschlüsse auf die Wirbelregionen gezogen hätte, so wäre er vielleicht zu einer anderen Auffassung der Wirbelhomologien gekommen.

Was ROSENBERG später (1896) zur weiteren Begründung seiner Auffassung der Homologie gegenüber der Anschauung WELCKERS ausführt, scheint mir seinen Standpunkt nicht zu befestigen. Er sagt: „Mit Bezugnahme auf die Art der Bestimmung der speziellen Homologie der Wirbel nach ihrer Stellung in der Reihe hebt WELCKER aus seinen Untersuchungen über die Bradypoden ein Beispiel hervor und fragt, wer es nachweisen könne, daß eine spezielle Homologie bestehe für einen Wirbel, der bei einem Exemplar einer Spezies der letzte Dorsalwirbel, bei einem anderen Exemplar derselben Spezies der letzte Lumbalwirbel sei und bei einer anderen Spezies in einem Falle den 2. Sakralwirbel und in einem anderen den vorletzten Wirbel dieser Gruppe darstelle. „Alle diese Wirbel tragen, vom Atlas aus gezählt, die Nummer 32; sind sie darum homolog? — und welchen Wert hat diese Bezeichnung, wenn sie nichts weiter bedeuten sollte, als gleichnummeriert? Ich meine nun, daß sich sehr wohl die Frage würde entscheiden lassen, ob die bezeichneten Wirbel einander speziell homolog seien. Es bedürfte dazu nur der Untersuchung der erwähnten Formen im Hinblick auf die Eventualität einer Elimination eines Wirbels aus der Reihe, und wenn ein solcher Vorgang auch bei Berücksichtigung der Ontogenese dieser Formen ausgeschlossen und dann der Nachweis der zu postulierenden Übergangsformen erbracht wäre, alsdann

könnte die spezielle Homologie dieses 32. Wirbels nicht mehr bezweifelt werden“ (1896, p. 345—346).

Mit der Feststellung einer eventuellen Wirbelexkolation sind wir aber der Beantwortung der von WELCKER aufgeworfenen Frage, meiner Ansicht nach, um keinen Schritt näher gekommen. Damit hätten wir nur festgestellt, ob in allen den angeführten Fällen 31 Wirbel vor dem 32. angelegt werden oder nicht. Die Frage nach der Homologie dieses Wirbels hat aber mit dieser Feststellung nichts zu tun. WELCKER hat keine Exkolation angenommen und war dennoch vollkommen berechtigt, die Frage aufzustellen.

Auf die zweite Frage WELCKERS (s. o.) antwortet ROSENBERG (1896, p. 346), daß die Feststellung der Ordnungszahl eines Wirbels den Wert hat, uns über seine Geschichte, d. h. die verschiedenen Umformungsprozesse, denen er unterworfen war, zu belehren. Das ist nun allerdings sehr interessant, hat aber meines Erachtens mit der Frage der Homologie noch weniger zu tun, als die Feststellung einer Exkolation.

Mit der Annahme der Homologie von Wirbelregionen stoßen wir aber auf eine andere Schwierigkeit: Wie steht es mit der Homologie der sog. Übergangswirbel, überhaupt mit der Variabilität der Wirbel? Diese Frage ist Gegenstand häufiger Untersuchungen bei Säugetieren und besonders beim Menschen gewesen. Wenn z. B. am 20. Wirbel des Menschen Rippen auftreten, so sagt man, der 1. Lendenwirbel trägt überzählige Rippen. Damit ist aber schon gesagt, daß die Homologie dieses Wirbels mit dem 1. Lendenwirbel anderen Individuen, bei denen er gewöhnlich keine Rippen trägt, anerkannt wird. Will man aber die Homologie von Wirbelregionen konsequent durchführen, so muß man sagen: Die Brustregion besteht in diesem Falle aus 13, in jenen Fällen aus 12 Wirbeln. Mit allem Nachdruck sei darauf hingewiesen, daß man dies in der Tat tut, wenn es sich um verschiedene Arten und Gattungen handelt, wogegen man bei einer und derselben Art noch (vielleicht unbewußt) an einer Homologie gleichnummerierter Wirbel festhält. Dieses Vorgehen hat eine gewisse Berechtigung. Am besten läßt sich diese an der Hand des folgenden Beispiels erläutern.

Bei der Synsakrosakralregion der Vögel haben wir es mit Wirbeln zu tun, die sich so typisch verhalten, daß wir sie meistens leicht als solche erkennen können. Seitdem GEGENBAUR (1871) nachgewiesen hat, daß es sich bei diesen Acetabularwirbeln um die primären Träger des Beckens handelt, die sich durch den

Besitz von Rippenrudimenten auszeichnen und mit den Sakralwirbeln der Reptilien verglichen werden können, hat man wohl allgemein (gleichgültig ob es sich nun bei dem 1. Acetabularwirbel um den 20., 30. oder 40. Wirbel eines Skelettes handelt) die Homologie dieser Wirbelregion bei allen Vögeln angenommen.

Beim Haushuhn ist der 30. Wirbel 1. Acetabularwirbel. Nun haben wir aber schon gesehen, daß der 31. der 1. mit Parapophysen versehene Wirbel sein kann. Andererseits konnten wir auch schon am 29. Wirbel eines Kaulskelettes stark ausgebildete Parapophysen konstatieren. Muß man nun annehmen, daß die Synsakrosakralregion um zwei Segmente variieren kann, oder in dem einen Fall sagen: der erste Synsakrosakralwirbel hat seine Parapophysen verloren, in dem anderen: der letzte Synsakrolumbalwirbel hat Parapophysen erhalten? Bei der Entscheidung dieser Alternative muß das Folgende im Auge behalten werden. Gesetzt den Fall, die Vorwärtswanderung des Beckens ginge bei den Kaulhühnern so weit, daß bei der Zukunftsrasse der 29. Wirbel regelmäßig als 1. Acetabularwirbel funktionierte, bei einer anderen Rasse dagegen (sagen wir bei der Rasse X) vollzöge sich eine Rückwärtswanderung derart, daß der 31. Wirbel immer der 1. mit Parapophysen versehene Wirbel wäre, so würde jeder Anatom die Synsakrosakralregion beim Kaulhuhn ohne weiteres mit dem 29., beim normalen Huhn dem 30. und bei der Rasse X (die unterdessen zu einer selbständigen Art geworden wäre) dem 31. Wirbel beginnen lassen. Eine solche Regioneneinteilung ist im vorliegenden Fall allerdings undurchführbar, da wir innerhalb einer Art viele Übergänge finden. Zwar liegen mir keine Übergänge zwischen dem ersten und zweiten Fall vor, alle denkbaren Übergänge zwischen dem zweiten und dritten Fall jedoch finden sich realisiert und wurden oben erwähnt. Nun drängt sich aber sofort die Frage auf: welcher Region soll der 30. Wirbel zugerechnet werden, wenn er an der einen Seite eine Parapophyse trägt, an der anderen Seite aber keine, wenn er also an der einen Seite als Acetabularwirbel, an der anderen als Synsakrolumbalwirbel funktioniert; oder welcher Region soll er gezählt werden, wenn seine Parapophysen sehr schwach ausgebildet sind, so daß er zwar die Merkmale eines Acetabularwirbels aufweist, als solcher aber nicht funktionieren kann? Ist eine Lösung dieses heiklen Problems überhaupt möglich, so ist sie nur von embryologischer Seite her zu erwarten. Ich werde später nochmals auf diesen Punkt zurückkommen.

Ich begnüge mich hier, meine Stellungnahme zu der soeben erörterten Frage dahin zu präzisieren, daß ich betone, daß ich nur die Homologie von Wirbelregionen anerkenne, dagegen bei einer und derselben Art, aus rein praktischen Gründen, die Wirbel so behandle, als wären sie den Nummern nach homolog. Es würde die Beschreibung außerordentlich erschweren, wollte ich die stark variablen Wirbel einfach als Übergangswirbel bezeichnen (was sie natürlich in Wirklichkeit sind) ohne sie einer bestimmten Region zuzuzählen.

### Zusammenfassung.

1. Die Auffassung ROSENBERGS, nach der gleichnummerierte Wirbel homolog sind, hat unüberwindliche Schwierigkeiten im Gefolge und muß daher aufgegeben werden.

2. Die Gleichnummerierung von Körpersegmenten ist eine Sache für sich und keineswegs identisch mit dem Begriff der Homologie von Körperorganen.

3. Die Frage nach der Wirbelhomologie ist nur ein Teilproblem jener nach der Homologie der Metameren. Betrachten wir also gleichnummerierte Wirbel als homolog, so sind es auch die gleichnummerierten Spinalnerven, Muskelsegmente usw. Wir sind dann genötigt, die Homologie der Hinterextremitäten zweier verwandter Tiere zu leugnen.

4. Fassen wir die Extremitäten als homologe Gebilde auf, so müssen wir die Homologie von Wirbelregionen anerkennen.

5. Bei einer und derselben Art müssen die Wirbel (wie bisher) beschrieben werden, als wären sie den Nummern nach homolog. Diese Behandlungsweise ist durch praktische Gründe bedingt und darf der Homologisierung der Wirbelregionen nicht im Wege stehen.

### Homologisierung der Acetabularwirbel.

Über die Homologie der Acetabularwirbel ist schon viel geschrieben worden, so daß ein kurzer historischer Überblick nicht überflüssig sein wird.

Zum besseren Verständnis der Zusammensetzung des Synsacrum der Vögel stellen schon MECKEL (1825) und BARKOW (1856) Vergleiche zwischen den Nervenverhältnissen der Vögel und denen des Menschen an. Dieser Vergleich mußte jedoch notwendigerweise sehr unvollkommen ausfallen, da es sich bei

ihm um einen Vergleich der Endglieder zweier äußerst spezialisierter Wirbeltiergruppen handelt.

HUXLEY (1867) macht zuerst den Versuch, die Vertreter der Sakralwirbel der Reptilien im Synsacrum der Vögel aufzusuchen. Er meint, daß die Wurzeln des Pl. ischiadicus bei beiden Klassen zwischen homologen Wirbeln ihren Ursprung nehmen und kommt zu dem Schluß, die oben als Synsakrolumbal bezeichneten Wirbel seien die primären Sakralwirbel. MARTIN (1904) sucht übrigens nachzuweisen, daß HUXLEY nicht in den Synsakrolumbal-, sondern in den Acetabularwirbeln die primären Sakralwirbel erblickte, ein Versuch, der als entschieden mißlungen zu betrachten ist. Zwar ist die von MARTIN und schon früher von GEGENBAUR (1871) hierfür herangezogene Stelle (vgl. HUXLEY, On the classification of birds, Proc. zool. Soc. London, p. 416, 417, 1867) nicht sehr klar, doch braucht man nur die Originalarbeit HUXLEYS flüchtig anzusehen, um sich zu überzeugen, daß GEGENBAUR HUXLEY richtig verstanden hat. Ich verzichte darauf, die Stelle ebenfalls anzuführen; wenn HUXLEY dort von den „slender transverse processes“ der Sakralwirbel spricht, so meint er damit offenbar die Diapophysen der Synsakrolumbalwirbel und nicht die Parapophysen der Acetabularwirbel, wie MARTIN annimmt.

Der einzige Forscher, der HUXLEY in dieser Auffassung gefolgt ist, ist W. K. PARKER, der es jedoch unterläßt, eine weitere Begründung seiner Auffassung zu geben.

Als bahnbrechend auf diesem Gebiete muß die Arbeit GEGENBAURS (1871) über das Becken der Vögel angesehen werden. Er kommt auf Grund seiner Untersuchungen der Nervenverhältnisse im Becken einiger Vögel zu folgendem Resultat: „Der letzte an dem Plexus ischiadicus beteiligte Nerv, derselbe, der auch einen Ramus communicans pudendalis entsendet, ist für uns der wichtigste, indem er stets zwischen jenen beiden Wirbeln austritt, die, anfänglich als Acetabular bezeichnet, alsdann als primitive Sakralwirbel gedeutet worden sind. Ich habe das beim Huhn, bei der Gans, der Trappe, der Taube und beim Bussard gefunden, also bei Repräsentanten sich sehr entfernt stehender Abteilungen, woraus die Allgemeinheit des Verhaltens wohl ohne Gefahr gefolgert werden kann. Demnach ist der letzte zum Plexus ischiadicus gelangende Nerv der eigentliche Sakralnerv (1871, p. 198). Sodann begründet GEGENBAUR diese Schlußfolgerung damit, daß er das gleiche

Verhalten des Sakralnerven bei Eidechsen und einen Übergang zu diesem Verhalten bei Krokodilen und Schildkröten nachweist.

Nun haben wir aber schon oben gesehen, daß die Acetabularwirbel beim Huhn zwar in vielen Fällen einen Nerven zwischen sich austreten lassen, der zum Plexus ischiadicus zieht und demnach als primäre Sakralwirbel bestimmt wären, daß aber der betreffende Nerv häufig fehlt. Was hier beim Huhn als Variation aufgefaßt werden kann, muß bei vielen, ja weitaus den meisten Vögeln, als Regel gelten. Wie die Arbeiten von v. JHERING (1878), MIVART und CLARKE (1879), HOFFMANN (1876), GADOW (1891) u. a. gezeigt haben, trifft diese von GEGENBAUR angegebene Regel in den wenigsten Fällen zu. Bei aller Anerkennung der Gründlichkeit der GEGENBAURSchen Untersuchungen muß doch betont werden, daß die Zahl der untersuchten Fälle zu gering war, um die Aufstellung einer allgemein gültigen Regel zu rechtfertigen. In diesem, wie in vielen anderen Fällen, läßt die Natur sich eben nicht in eine Schablone zwingen.

Einer der letzten Versuche, eine solche allgemein gültige Formel für die primären Sakralwirbel der Vögel aufzustellen, wurde von MIVART und CLARKE, die wie GEGENBAUR nur zwei solcher Wirbel annehmen, unternommen. Sie definieren die primären Sakralwirbel wie folgt: „Vertebrae having one of the most postaxial roots of the sciatic plexus coming forth either immediately preaxiad or postaxiad, having parapophysial transverse processes abutting against the ilium, and placed immediately postaxiad to vertebrae, which are devoid of such parapophyses, or else being the homologues of vertebrae so conditioned in other birds“ (1879, p. 530). Auch diese Regel bringt uns nicht weiter, da die vielen in ihr enthaltenen Alternativen sie des Charakters der Allgemeingültigkeit berauben.

GADOW (1891) folgt in der Hauptsache GEGENBAUR, erkennt jedoch die Verschiedenheit in dem Verhalten der Nerven an und sucht Nervenformeln für verschiedene Vogelgruppen aufzustellen. Der Vergleich dieser Nervenverhältnisse führt ihn dazu, in einem Falle von einem, in einem anderen von zwei, in einem dritten endlich von drei primären Sakralwirbeln zu sprechen. Ihm schloß sich VAN OORT (1904) an, ohne seine Auffassung des Näheren zu begründen. MARTIN (1904) tritt GADOW entgegen. Er nimmt zwei primäre Sakralwirbel bei allen Vögeln an und sagt mit bezug auf das Vorgehen von GADOW: „Dies scheint mir absolut unzulässig und zwar aus folgenden rein theoretischen

Gründen: Steht man für die Homologie der reptilischen und avianen Sakralwirbel ein — und dies scheint bei GADOW nach der Art und Weise, wie er seinen Gewährsmann GEGENBAUR zitiert, der Fall zu sein — so ist einmal die Zahl dieser Elemente auf zwei festgelegt“ (1904, p. 93). Ich möchte MARTIN darauf erwidern, daß, wenn man auch für die Homologie der reptilischen und avianen Brustwirbel einsteht, die Zahl dadurch noch keineswegs festgelegt ist.

Nun bin ich ebenfalls — selbstverständlich aus anderen Gründen als GEGENBAUR, MARTIN u. a. — zu dem Schluß gekommen, daß beim Huhn und bei der Mehrzahl der Vögel normalerweise nur zwei primäre Sakralwirbel sich vorfinden, dagegen bin ich der festen Überzeugung, daß die Zahl derselben bei anderen Vögeln auch eine größere oder kleinere sein kann. Wir wollen uns zunächst den Prozeß, der sich im Laufe der Phylogenese am Becken abgespielt hat, in kurzen Zügen vergegenwärtigen.

Bei den Amphibien wird das Becken nur von einem Wirbel getragen. Bei den Reptilien steigt die Zahl der Sakralwirbel auf zwei. Diese beiden Wirbel befestigen sich möglichst nahe am Acetabulum und bieten der unteren Extremität eine möglichst feste Verbindung mit der Wirbelsäule. Die Bezeichnung Acetabularwirbel, wie sie GEGENBAUR für diese Wirbel und ihre Homologa verwendet, scheint mir daher sehr glücklich gewählt. Bei den Vögeln ist die Zahl der mit dem Becken verbundenen Wirbel eine viel größere. Die Aufgabe, die den neu hinzugetretenen Wirbeln zufällt, ist aber eine wesentlich andere als die, die den Sakralwirbeln der Reptilien zukam. Die Vertreter der letzteren im Vogelbecken (d. h. die Acetabularwirbel) dienen immer noch der Herstellung einer möglichst innigen Verbindung zwischen Acetabulum und Wirbelsäule. Dagegen stehen die vor und hinter diesen Wirbeln gelegenen Symsakralwirbel in Verbindung mit denjenigen Teilen des Beckens, die man, ihrer physiologischen Bedeutung nach, beinahe als Muskelflügel des Beckens bezeichnen könnte. Diese Wirbel sind also in erster Linie auf Zug beansprucht und ist es daher ohne weiteres verständlich, daß sie sich nicht in der gleichen Richtung wie die primären Sakralwirbel ausbilden konnten. Die Frage ist nun, ob die Zahl der Acetabularwirbel von den Reptilien an aufwärts bis zu den Vögeln als eine konstante zu betrachten ist.

Von größter Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage nach der Konstanz der Acetabularwirbelzahl ist das Studium der entsprechenden Verhältnisse bei den Dinosauriern. Zwar denkt heute niemand mehr daran, die bisher bekannten, spezialisierten Dinosaurier als direkte Vorfahren der Vögel zu betrachten, doch haben sich verschiedene Vorgänge (ganz besonders am Becken) bei beiden Gruppen in so auffallend ähnlicher Weise abgespielt, daß es berechtigt ist, von diesem Vergleiche in verschiedener Hinsicht Aufklärung zu erwarten. Zugunsten der Berechtigung eines solchen Vergleiches spricht ferner der Umstand, daß wir nur sehr wenig aus der Vorgeschichte der Vögel wissen, während die Entwicklung des Dinosaurierstammes relativ gut bekannt ist.

Leider kennen wir die direkten Stammformen der Dinosaurier ebensowenig, wie diejenigen der Vögel. Unter den rezenten Reptilien haben wir jedoch Formen, die zweifellos viele Anklänge an die vermutlichen Vorfahren der Dinosaurier aufweisen, nämlich die Krokodile. So sagt v. HUENE, wohl einer der besten Kenner der Dinosaurier, daß „Dinosaurier, Phytosaurier und Krokodile als parallele, wenn auch nicht gleichwertige Zweige erscheinen, die annähernd der gleichen Stelle des Reptilienstammes entsprossen. Darum ist es nicht zu verwundern, wenn auch an divergenten Stellen dieser Zweige sich noch manche Ähnlichkeiten und Gleichheiten finden“ (1907, p. 401). Wie liegen nun die Verhältnisse bei den Krokodilen? Ihre beiden Sakralwirbel weisen an ihren Querfortsatzenden mächtige Sakralrippen auf, die ihrerseits das Becken tragen. An den 1. Schwanzwirbeln ist das Querfortsatzende ebenfalls durch eine Naht abgetrennt. Auch an den letzten Lendenwirbeln sieht man beim erwachsenen Tier am Querfortsatz den Rest einer angeblichen Trennungnaht. Dieses Verhalten hat v. HUENE veranlaßt, für die Homologie aller dieser Querfortsatzenden einzutreten. Nach einer komplizierten Auseinandersetzung, die uns hier nicht weiter interessiert, spricht er die Vermutung aus, daß „die Sakralrippen der Krokodile und Dinosaurier und wohl überhaupt der Reptilien und Säugetiere aus selbständigen Querfortsätzen (die zum Neuralbogen zu rechnen sind) in der dorsalen und aus Costoiden in der ventralen Hälfte“ (1908, p. 380) bestehen. MOODIE (1909) hat dann zuerst gezeigt, daß die Sakralrippe der Krokodile eine morphologische Einheit darstellt, und FUCHS (1909) hat in einwandfreier Weise nachgewiesen (durch Untersuchung des Verknöcherungsprozesses), daß die Teile der Sakral- und Kaudalwirbelquerfortsätze, die durch

Suturen abgetrennt sind, echte Rippen darstellen, daß in der Lumbalgegend dagegen keine solche Gebilde vorhanden sind. Die von v. HEUNE als Nahtreste aufgefaßten Rauigkeiten an den Querfortsätzen der Lendenwirbel sind nichts anderes als Muskelansatzstellen. Von der Richtigkeit dieser Feststellung habe ich mich an den in der Sammlung des hiesigen Instituts befindlichen Krokodilskeletten überzeugen können. Ich habe mir diese kleine Abschweifung erlaubt, um die Herkunft der Sakralrippen und die Rolle, die sie bei der Entstehung des Synsacrum der Vögel gespielt haben, dem Verständnis näher zu führen.

Kehren wir nun zu den Dinosauriern zurück. Unter den paläozoischen Reptilien, besonders unter den Rynchocephalen, treffen wir Formen an, die unverkennbare Ähnlichkeiten mit den primitiven Dinosauriern aufweisen. Es sei hier nur auf *Protosaurus* hingewiesen, der möglicherweise in direkter genetischer Beziehung zu den primitivsten Dinosauriern, den Theropoden steht (vgl. v. HUENE, 1907, p. 382—386). Hinsichtlich seines Sacrum sei nur bemerkt, das dasselbe drei Wirbel umfaßt, die alle mit starken Sakralrippen versehen sind.

In noch näherer Beziehung zu den Protorosauriden stehen die Parasuchier der Trias. Einige derselben haben drei Sakralwirbel, andere dagegen nur zwei. Mit ihnen nahe verwandt sind die Theropoden. v. HUENE, der diese Gruppe in neuester Zeit einer gründlichen Untersuchung unterzogen hat, betont, daß alle ihm bekannten Theropoden der Trias drei Sakralwirbel besitzen (vgl. 1907, p. 273). Alle drei tragen starke Sakralrippen. Die Zahl der Beckenträger scheint also hier bei den primitiven Dinosauriern endgültig auf drei gestiegen zu sein. Weiterhin sehen wir die Zahl der Synsakralwirbel beständig zunehmen, besonders bei den Orthopoden. Die Zahl der Synsakralwirbel steigt bei den Saurischiern bis auf fünf, bei den Ornithischiern bis auf 10<sup>1)</sup>.

Nun wird von v. HUENE hervorgehoben, daß in den wirbelreichen Synsacra der jüngeren Dinosaurier „der dreiwirbelige Grund-

---

1) Diese hohen Wirbelzahlen sind übrigens nicht etwa durch den aufrechten Gang bedingt, da unter den Dinosauriern die quadrapeden Ceratopsiden die wirbelreichsten Synsacra aufweisen; vielmehr hängt diese Vermehrung der Synsakralwirbel mit der Ausdehnung des Beckens zusammen, die ihrerseits (wie schon oben erwähnt) durch die größeren Ansprüche, die an die hintere Extremität gestellt werden, und eine größere Fläche für die Befestigung der Extremitätenmuskulatur notwendig machen, bedingt ist.

stock immer leicht herauszuschälen“ ist, „vor ihm sind die Lumbo-sakralwirbel, hinter ihm die Kaudosakralwirbel. Es ist stets ein Lumbosakralwirbel da, und nur von sechswirbeligen Sakren an aufwärts sind es zwei, aber diese Zahl scheint nicht überschritten zu werden“ (1907, p. 365). Dieser dreiwirbelige Grundstock stellt das dreiwirbelige Sacrum der triassischen Dinosaurier dar und repräsentiert den eigentlichen Träger des Beckens. Diese drei Wirbel sind mit starken Sakralrippen versehen und gruppieren sich um das Acetabulum. Sie müssen also mit den drei Sakralwirbeln der primitiven Dinosaurier, sowie mit den Sakralwirbeln der übrigen Reptilien, homologisiert werden. Demgegenüber würde MARTIN wahrscheinlich einwenden: Steht man für die Homologie der Acetabularwirbel der Dinosaurier mit den Sakralwirbeln anderer Reptilien ein, so ist die Zahl dieser Elemente auf zwei festgelegt (vgl. oben). Diese „rein theoretische“ Überlegung kollidiert aber mit den Ergebnissen der Paläontologie.

Weiter müssen wir uns nun fragen, ob die Dreizahl der Acetabularwirbel bei den Dinosauriern die höchste ist, oder ob sie überschritten wird. Mir scheint letzteres der Fall zu sein. Der Grund, weshalb v. HUENE immer drei annimmt, erhellt aus folgender Stelle: „Unter den Sakralwirbeln habe ich drei Wirbel als den Grundstock angenommen, und zwar diejenigen, die dem Acetabulum am nächsten sind; die vor denselben befindlichen sind hier als Sakrolumbal bezeichnet, denn nur so bekommt man eine Sakralwirbelzahl, die sich direkt mit der des Theropoden vergleichen läßt, die triassischen Theropoden haben ja stets nur drei Sakralwirbel<sup>1)</sup> und auch bei den wirbelreicheren Sakren der jüngeren Theropoden wie der Sauropoden sind diese drei Stammwirbel immer leicht zu erkennen“ (1907, p. 364). Nun finde ich aber in der sehr gründlichen und ausführlichen Monographie von HATCHER, MARSH und LULL (1907) über die Ceratopsiden, die Zahl der eigentlichen Sakralwirbel (Acetabularwirbel) für einige Vertreter dieser Ordnung (so z. B. für *Triceratops prorsus* und *Monoclonius crassus*) auf vier angegeben. Aus der Beschreibung des Sysacrum, sowie aus den sorgfältigen Abbildungen geht klar hervor, daß diese vier Wirbel (der 3.—6. des 10-wirbeligen Sysacrum) sich sehr wesentlich von den ihnen folgenden Sysakrokaudalwirbeln unterscheiden. Sie sind die einzigen, die selbständige, parapophysiale, sehr stark entwickelte

1) Von mir gesperrt.

Sakralrippen aufweisen und sich direkt an der Befestigung des Acetabulum beteiligen. Die folgenden Synsakrokaudalwirbel tragen zwar auch rudimentäre Rippen, wie ja auch die vordersten Kaudalwirbel der Krokodile, doch sind sie unbedeutend, verschmelzen mit der Diapophyse und beteiligen sich nicht an der Bildung des Acetabulum.

Diese Vierzahl der Acetabularwirbel wird wohl kaum überschritten worden sein, da, wie sich aus dem Größenverhältnis zwischen Acetabulum und Synsakralwirbeln ergibt, mehr als vier Wirbel an das Acetabulum nicht herantreten können.

Ich verstehe nicht, weshalb v. HUENE sich durchaus auf die Dreizahl festlegt. Er selbst gibt an (vgl. 1907, p. 343), daß bei den triassischen Plateosauriden der 3. Acetabularwirbel bei einigen nur einen geringen Anteil an der Befestigung des Acetabulum nimmt und wahrscheinlich erst in der Jugendzeit mit den anderen beiden in Verbindung tritt, bei anderen dagegen stark ausgebildete Sakralrippen besitzt, die denen der anderen beiden an Mächtigkeit gleichkommen. Es ist nun nicht einzusehen, warum sich an einem 4. Wirbel nicht der gleiche Prozeß abgespielt haben könnte, zumal der Unterschied zwischen dem 4. Acetabularwirbel und seinen drei Vorgängern bei gewissen Ceratopsiden (z. B. bei *Triceratops* und *Monoclonius*) ganz verwischt erscheint.

v. HUENE betrachtet den „dreiwirbeligen Grundstock“ der jüngeren Dinosaurier als den drei Sakralwirbeln der triassischen Formen homolog und hält diese Zahl, auf Grund der genetischen Beziehungen zwischen beiden Gruppen, für endgültig festgelegt. Wir sehen hier bei v. HUENE dieselbe Überlegung wiederkehren, die schon GEGENBAUR, MARTIN u. a. veranlaßte, die Zweizahl der Acetabularwirbel für die Vögel zu postulieren. Wäre nun die Zahl der präsakralen Wirbel bei allen Dinosauriern die gleiche, d. h. trügen die Wirbel des dreiwirbeligen Grundstockes immer die gleiche Ordnungszahl, so hätte diese Auffassung eine gewisse Berechtigung. Man könnte dann sagen, diese drei Acetabularwirbel (bzw. die drei ersten) seien bei allen Dinosauriern untereinander identisch. Nun befindet sich aber der 1. Acetabularwirbel bei verschiedenen Individuen an verschiedenen Stellen der Wirbelsäule, so wird er z. B. bei *Triceratops* mit 10 Synsakralwirbeln durch den 24., bei *Laosaurus* mit sechs durch den 30. und bei *Claosaurus* mit neun durch den 34. repräsentiert. Die Acetabularregion ist also der Wirbelsäule entlang gewandert, so daß numerisch verschiedene Wirbel jeweilen zu Acetabularwirbeln

wurden. Es läge demnach kein Grund vor anzunehmen, daß immer nur drei Wirbel zu Trägern des Acetabulum werden müßten. Je nach der Gestalt des Beckens und den Anforderungen, die an dasselbe gestellt werden, würden eine größere oder geringere Zahl von Wirbeln mit dem Acetabulum in Verbindung treten. Daß dies nicht nur eine „rein theoretische“ Überlegung ist, sondern auch den Tatsachen entspricht, beweisen die besprochenen Beispiele.

In ähnlicher Weise, wie bei den Dinosauriern, haben sich das Becken und das Synsacrum bei den Vögeln differenziert, nur daß die Mannigfaltigkeit der Beckenformen hier eine viel größere ist. Dadurch wird das Auffinden der Acetabularwirbel oft sehr erschwert, ja in gewissen Fällen zur Unmöglichkeit. Es fragt sich nun, auf Grund welcher Merkmale die Acetabularwirbel bei den Vögeln zu bestimmen sind. Das Verhalten der Nerven, das nach GEGENBAUR die Bestimmung immer ermöglichen soll, läßt uns, wie wir oben gesehen haben, hierbei im Stich. Ebenso unzuverlässig ist die Osteologie. Auch das Verhalten des embryonalen Skelettes reicht zu einer Bestimmung nicht aus. Hingegen liefert uns die Art und Weise der Verknöcherung der Parapophysen der Acetabularwirbel einen Anhaltspunkt für ihre Unterscheidung von den ihnen benachbarten Wirbeln. Diese selbständig verknöchernden Parapophysen stellen Sakralrippen dar, die z. B. bei den Krokodilen und Dinosauriern auch am erwachsenen Skelette deutlich als solche zu erkennen sind. Auch die Parapophysen der Acetabularwirbel der Vögel treten in manchen Fällen am erwachsenen Skelette durch ihre stärkere Ausbildung deutlich hervor. Ich möchte nebenbei bemerken, daß ich gerade in dieser stärkeren Ausbildung der Parapophysen den Grund für ihre selbständige Verknöcherung erblicke.

Je nach der Ausgestaltung des Beckens und der Art der Verbindung des Acetabulum mit dem Synsacrum ist die Zahl der Acetabularwirbel eine verschiedene. Bei den meisten Ratiten und einigen Carinaten verhalten sich drei Wirbel, die eigentlichen Träger des Acetabulum, den Sakralwirbeln der Reptilien ähnlich. Bei *Apteryx* hat T. J. PARKER (1891) gefunden, daß diese drei Wirbel selbständig ossifizierende Sakralrippen besitzen und als die primären Sakralwirbel (d. h. die Homologa der reptilischen Sakralwirbel) zu betrachten sind. Bei der Mehrzahl der Vögel finden sich zwei Acetabularwirbel, bei anderen dagegen nur einer. Es war mir von großem Interesse, bei zwei Vertretern dieser letzten Kategorie, nämlich bei *Fulica atra* und *Larus ridibundus*,

feststellen zu können, daß dieser Wirbel auch der einzige ist, dessen Parapophysen selbständig ossifizieren. Endlich sei erwähnt, daß man an den Synsacra einiger Vögel überhaupt keine Acetabularwirbel unterscheiden kann, was entweder dadurch bedingt ist, daß das Becken die Wirbelsäule von beiden Seiten her zusammenpreßt, so daß die Querfortsätze am Synsacrum nicht zur Ausbildung gelangen können, wie z. B. bei Podiceps oder Colymbus, oder aber daß das Acetabulum mit den ihm gegenüberliegenden Synsakralwirbeln in keiner engeren Verbindung steht, so daß für eine Differenzierung dieser Wirbel keine Veranlassung vorliegt, wie bei den breiten und flachen Becken von *Dendrocopus major* und *Picus viridis*. Embryologische Untersuchungen wären in diesen Fällen sehr erwünscht. Wie der kurzen phylogenetischen Betrachtungen zu entnehmen sein wird, müssen wir in der geringen Differenzierung der Acetabularwirbel, bzw. Synsakralwirbel, eine höhere Stufe der Spezialisierung erblicken.

Bezüglich der Konstanz der Acetabularwirbelzahl bei den Vögeln wäre das gleiche zu sagen, was schon bei der Behandlung der Dinosaurier hervorgehoben wurde, nämlich, daß man nur dann einen Grund hätte, die Acetabularwirbelzahl als konstant zu betrachten, wenn es sich um numerisch identische Wirbel handelte. Da dies aber bei den Vögeln ebensowenig der Fall ist, wie bei den Dinosauriern, so bleibt das Festhalten der Autoren an der Zweizahl der Acetabularwirbel völlig unverständlich. Oder sollten sie etwa der Ansicht huldigen, daß in Anbetracht des großen Verdienstes, das sich die Reptilien um die Abstammung der Vögel erworben haben, die bei den nächsten Verwandten dieser ehrwürdigen Stammformen vorherrschende Sakralwirbelzahl als die einzig erlaubte bei ihren Nachkommen zu betrachten sei? Sucht man die Zahl der Acetabularwirbel bei den Vögeln festzustellen, so sollte man doch in erster Linie die Vögel und erst in zweiter Linie die Reptilien berücksichtigen.

Diese Ausführungen mögen für die Begründung meines Standpunktes in bezug auf die Zahl der Acetabularwirbel genügen.

#### Zusammenfassung

1. Die Acetabularwirbel stellen die Homologa der Sakralwirbel der Reptilien im Vogelbecken dar.
2. Sie lassen sich nur nach der Art der Verknöcherung ihrer Parapophysen feststellen. Letztere repräsentieren Sakralrippen.

3. Die Zahl und der Grad der Ausbildung der Acetabularwirbel sind durch mechanische Gründe bedingt.

4. Die verbreitete Ansicht der Konstanz der Zweizahl der Acetabularwirbel bei den Vögeln muß sowohl auf Grund theoretischer Erwägungen, als auch den tatsächlichen Befunden nach, als ungenügend begründet aufgegeben werden.

5. Die Zahl der Acetabularwirbel ist bei den Vögeln (und Dinosauriern) Schwankungen unterworfen und kann bis auf vier steigen.

6. Beim Huhn und der Mehrzahl der Vögel beträgt die Zahl normalerweise zwei.

In vorstehenden Betrachtungen zur Frage nach der Homologie der Wirbel war ich bestrebt, einige hierher gehörende Probleme zu präzisieren und auf die Schwierigkeit einer definitiven Lösung aufmerksam zu machen. Sollte der meinerseits unternommene Versuch der Lösung dieser Probleme sich im Laufe weiterer Forschungen auch als revisionsbedürftig herausstellen, so hoffe ich doch die Schwierigkeiten, die in den allermeisten Fällen von den Anatomen unbeachtet blieben, in das nötige Licht gerückt zu haben. Wäre damit eine Anregung zu neuen Untersuchungen und Diskussionen gegeben, so wäre der Zweck dieser Zeilen vollauf erfüllt.

---

## II. Teil.

### Embryologie.

#### Einleitung.

Schon vor 33 Jahren konnte BRAUN (1882, p. 162) seine vorzügliche Abhandlung über die Entwicklung des Wellenpapageis mit folgenden Worten einleiten: „Bisher war es fast ausnahmslos das Hühnchen, welches das Material zu den zahlreichen embryologischen Arbeiten über Vögel lieferte; die ersten Autoritäten in Entwicklungsgeschichte — vom Anfang unserer Wissenschaft an bis heute — benützten immer nur das Hühnchen als Repräsentanten der Vögel“. Was das Hühnchen zum beliebten Untersuchungsobjekt der Embryologen machte, war in erster Linie der Umstand, daß das Material sehr leicht zu beschaffen war, sowie, daß das Alter der zur Untersuchung verwandten Embryonen mit ziemlicher Genauigkeit leicht festgestellt werden konnte.

Was BRAUN im Jahre 1879 schrieb, trifft heute nicht mehr in gleichem Maße zu. Die Entwicklung vieler anderer Vögel ist uns seitdem mehr oder minder gut bekannt geworden, doch hat das Hühnchen seine embryologische Vorzugsgestaltung bis auf den heutigen Tag behauptet. Zahlreiche Forscher haben uns mit der Entwicklung der einzelnen Organe des Hühnchens vertraut gemacht. Besonders eingehend ist die Entwicklung der Chorda und der Wirbelsäule untersucht worden, letztere vor allem von FRORIEP (1883), der in erster Linie die Entwicklung des Atlas und Epistropheus verfolgte.

Wollte man also heute Neues aus der Entwicklung des Hühnchens bringen, so müßte man sich auf eine Spezialfrage beschränken, um hierbei feineren Details nachzugehen, als bisher geschehen ist. Dies kann jedoch nicht die Aufgabe der vorliegenden Arbeit sein, da in erster Linie eine Darstellung der Entwicklung des Kaulhuhns gegeben und dieselbe mit der Entwicklung des normalen Huhns verglichen werden soll. Dabei müssen notwendigerweise bereits bekannte Tatsachen aus der Entwicklung des letzteren wiederholt werden. Dessenungeachtet glaube ich doch unsere bisherigen Kenntnisse in einigen Punkten ergänzen und berichtigen zu können. Ebenso hoffe ich, daß die einige Stadien aus der Entwicklung der Wirbelsäule veranschaulichenden Figuren einen weiteren Beitrag zur Aufklärung der Entwicklung des Hühnchens zu bilden vermögen.

Meine Hauptaufgabe jedoch besteht in der Hervorhebung derjenigen Momente aus der Entwicklungsgeschichte, die mit den im morphologischen Abschnitte dieser Arbeit berührten Problemen in Beziehung stehen. Ferner soll nachgeprüft werden, inwiefern diese Probleme von embryologischer Seite her eine neue Beleuchtung erhalten.

Bezüglich des Materials und der Untersuchungsmethoden möge Folgendes erwähnt sein: Sämtliche Embryonen wurden aus Eiern gewonnen, die in den Brutmaschinen des hiesigen zoologischen Instituts bebrütet und in Pikrinsäure-Sublimat-Eisessig oder in Sublimat-Eisessig fixiert wurden. Als Repräsentanten des normalen Huhns verwandte ich fast ausnahmslos die sog. Italienerasse. Eier von Kaulhühnern bekam ich von den Stämmen, die im hiesigen Institute zu Kreuzungszwecken gehalten wurden.

Die Färbung der Schnittserien war je nach der Größe und dem Entwicklungsstadium eine verschiedene. Zur Knorpelfärbung verwandte ich ausnahmslos Bismarkbraun, zur Knochenfärbung

fast immer Indigkarmin. Diese beiden Färbungen, kombiniert mit einer roten Kernfärbung und mit Pikrinsäure (in einer Mischung mit Indigkarmin nach CALLEJA) für Muskelfärbung, lieferten für ältere Embryonen sehr schöne und übersichtliche Bilder. Insgesamt untersuchte ich über 60 Serien, von denen 12 von Kaulembryonen herrührten.

Weiter will ich eine Methode erwähnen, die sich beim Studium der Skelettentwicklung ausgezeichnet bewährt hat, nämlich die Aufhellungsmethode (nach LUNDVALL [1905, p. 529]). Besonders schöne Resultate erzielte ich an Embryonen und ausgeschlüpften Hühnchen, bei denen das Skelett zum Teil schon verknöchert war. Knorpel wurde mit Methylgrün grün gefärbt und Knochen mit Alizarin rot. Die Präparate wurden dann in Benzol oder in Benzol + Schwefelkohlenstoff aufgehellt. Die auf diesem Wege gewonnenen durchsichtigen Präparate ließen bereits unter der Lupe mit überraschender Deutlichkeit viele Einzelheiten erkennen. Bei der Untersuchung von Knochenkernen macht diese einfache und saubere Methode eine Zerlegung der schon beträchtlich großen Objekte in Schnitte in vielen Fällen überflüssig. Auch die Entwicklung des Knorpelskelettes in jüngeren Stadien wird uns plastisch und anschaulich vor Augen geführt.

Ich gehe nun auf die Beschreibung der Entwicklung des Kaulhuhnes ein. Für die meisten der untersuchten Serien gebe ich je eine Figur, und zwar habe ich es vorgezogen, je weilen einen einzelnen Schnitt abzubilden, der uns am klarsten die betreffenden Verhältnisse demonstriert. Nur in wenigen Fällen habe ich, um z. B. einen genauen Medianschnitt darstellen zu können, mehrere Schnitte mittels der Pausmethode kombiniert. Da die Embryonen häufig etwas gekrümmt sind und wir auch sonst nur durch einen glücklichen Zufall einen solchen idealen Medianschnitt erhalten würden, scheint mir die erstere der erwähnten Darstellungsmethoden die naturgetreuere und einwandsfrei zu sein. Daß die Abbildungen keine histologischen Zeichnungen darstellen sollen, braucht wohl nicht betont zu werden.

#### Vierter und fünfter Brüttag.

Es war nicht vorauszusehen, nach welchem Modus die Schwanzlosigkeit bei dem Kaulhuhn ontogenetisch zustande kommt. Zwei Möglichkeiten wären denkbar: entweder wird die Entwicklung normal beginnen, und die Schwanzwirbel dann im

Laufe der Entwicklung rückgebildet werden, oder — was ich a priori für weniger wahrscheinlich hielt — die gleiche reduzierte Gesamtzahl von Wirbeln, die sich beim erwachsenen Tier vorfindet, wird beim jungen Embryo angelegt werden, ohne daß eine Reduktion während der Ontogenese stattfindet. Wider Erwarten hat sich bei der Untersuchung der zweite Weg als derjenige herausgestellt, auf dem die Schwanzlosigkeit tatsächlich zustande kommt.

Wie erinnerlich weist das Kaulskelett im Durchschnitt etwa 34 Wirbel auf. Es gibt jedoch Fälle (vgl. Taf. XIII, Fig. 18), in denen nur 33 Wirbel zu konstatieren sind, während andererseits an anderen Skeletten 36 oder 37 Wirbel festzustellen sind. In letzterem Falle sitzen dann allerdings die letzten Querfortsätze dicht nebeneinander. Wir müssen also erwarten, daß, falls (was ja in der Tat der Fall ist) keine Reduktion stattfindet, die Zahl der Wirbel bei den Embryonen, ganz unabhängig von dem Alter derselben, zwischen 33 und 37 schwankt. Meinen Befunden entsprechend würde ein erwachsenes Kaulhuhn mit 37 Wirbeln z. B. als 4-tägiger Embryo 37, eines mit 33 dagegen als 4-tägiger Embryo nur 33 Wirbelanlagen besessen haben.

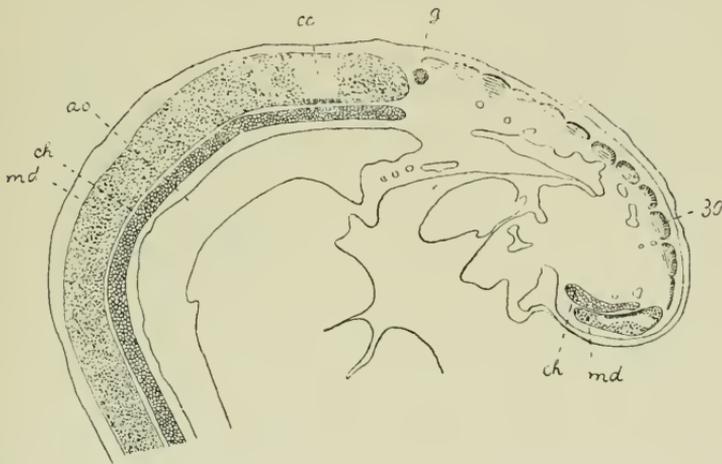
Der jüngste von mir untersuchte Kaulembryo ist auf Taf. XIV, Fig. 21 abgebildet und nach 72 Stunden (3 Tage) Bebrütung dem Ei entnommen. Er wurde in toto mit Boraxkarmin gefärbt und in Nelkenöl aufgehellt. Unter dem Mikroskop ist die Zahl der Urwirbel bei einem so behandelten Embryo mit großer Sicherheit festzustellen. Es wurden in diesem Falle 34 solcher Urwirbel gezählt. Der letzte Urwirbel setzt sich in die Zellmasse der Schwanzanlage fort.

Wie verhält sich nun in dieser Hinsicht ein gleichalteriger Embryo des normalen Huhns? KEIBEL führt in der Tabelle seiner Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhns (1900) fünf Embryonen von 72 Stunden Bebrütung an, bei denen die Urwirbelzahl zwischen 35 und 40 schwankt. Bei vier Embryonen von 70 Stunden zählt er 38, 38, 40 und 42 Urwirbel, bei einem von 73 Stunden nur 34 Urwirbel. Der Durchschnitt der Urwirbelzahl dieser 10 Embryonen beträgt 38.

Unser Kaulembryo macht also im Vergleich zu diesen normalen Embryonen den Eindruck, als ob er in der Entwicklung zurückgeblieben wäre. Da jedoch die Zahl der Urwirbel bei den normalen Embryonen dieses Alters durch weitere Differenzierung der Schwanzspitze sich noch vermehrt, ist es möglich, daß auch

der Kaulembryo sich in gleicher Weise weiter entwickelt hätte, d. h., daß sich noch einige weitere Urwirbel aus der Schwanzspitze herausdifferenziert hätten. Daß aber die Zahl bis auf 47 oder sogar auf 50 gestiegen wäre, wie dies beim normalen Embryo geschieht, widerspricht durchaus meinen Befunden.

Zum Vergleiche mit diesem Stadium reproduziere ich eine Abbildung (Taf. XIV, Fig. 20) eines um 5 Stunden jüngeren Embryos aus dem erwähnten Werke von KEIBEL (1900). Es sind hier bereits 42 Urwirbel ausgebildet. Diese Zahl erreicht dann im Laufe des 4. Brüttagcs ihre definitive Höhe, die nach den Tabellen KEIBELS im Durchschnitt etwa 49 Urwirbel entspricht. Eine Untersuchung der Entwicklung des Kaulhuhns während des 4. und 5. Brüttagcs wird uns also jedenfalls eine Antwort auf die Frage erteilen, ob eine Reduktion der angelegten Urwirbel stattfindet oder nicht.



Textfig. 3. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 4 Tage alten Kaulembryos. *ao* Aorta; *cc* Canalis centralis; *ch* Chorda; *g* Spinalganglion; *md* Medulla spinalis [Rückenmark]<sup>1)</sup>; die beigefügten Zahlen beziehen sich in allen Figuren auf die Ordnungszahlen der Wirbel, bzw. Urwirbel.

Auf Taf. XIV, Figg. 22, 23 und 24 habe ich Kaulembryonen von 83, 96 (4 Tage) resp. 107 Stunden Bebrütung abgebildet. Der erste zeigt 35, der zweite 36 und der dritte wieder 35 wohl-differenzierte Urwirbel. Ich habe schon oben davor gewarnt, diese Zahlen irgendwie im Sinne einer fortschreitenden Entwicklung

1) Die hier gegebenen Abkürzungen gelten durchgängig für sämtliche Textfiguren.

deuten zu wollen. Sie stellen meiner Ansicht nach einfach eine Variationsreihe dar.

Textfig. 3 stellt einen Sagittalschnitt durch einen viertägigen Kaulembryo dar. Ich habe diesen Schnitt ausgewählt, weil in demselben die Spitze des Rückenmarks und der Chorda getroffen ist. In dem Schnitt ist der 32. Urwirbel der letzte, der noch angeschnitten ist. Seitlich vom Rückenmark ist aber der 33. noch typisch ausgebildet, und hinter ihm der 34. Urwirbel, der ebenfalls von typischer Gestalt ist, wenn auch von geringerer Größe als die ihm vorangehenden Urwirbel.

Das Rückenmark verjüngt sich hinter dem 34. Urwirbel und endigt hier im Mesenchymgewebe. Von der äußersten Spitze sowie von den Seiten dieses hinteren Endes ziehen kurze Nervenstränge in das umliegende Gewebe. Auch der Zentralkanal zeigt in diesem hinteren Bezirk Unregelmäßigkeiten. Nach allen Seiten hin sendet er Ausläufer, die in den erwähnten Nervensträngen Lumina bilden.

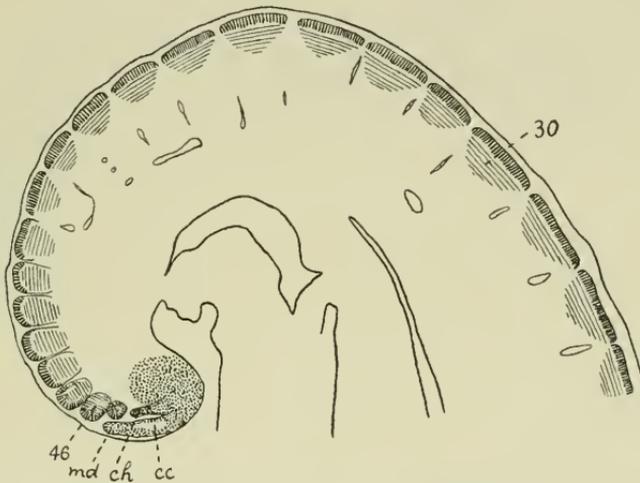
An der Chorda fällt auf, daß sie plötzlich im Mesenchymgewebe aufhört ohne jeden Übergang in das umgebende Gewebe, und daß die Chordazellen, die im vorderen Körperabschnitt schon ziemlich vakuolisiert sind, hier, im hinteren Bezirke (etwa vom 30. Urwirbel an), plasmareich sind und dicht gedrängt liegen. Es hat beinahe den Anschein, als ob die Chordaspitze hinten angestoßen wäre und die Zellen eine Stauung erfahren hätten.

Vergleichen wir nun diesen Kaulembryo mit einem ungefähr auf dem gleichen Entwicklungsstadium sich befindenden normalen Hühnerembryo. Textfig. 4 führt uns einen etwas seitlich von der Medianlinie verlaufenden Sagittalabschnitt des Hinterendes eines 4 Tage 10 Stunden (106 Stunden) alten Embryos vor. Chorda und Rückenmark sind getroffen.

Wir finden an diesem Embryo 48 Urwirbel differenziert, deren letzter sich in die undifferenzierte Zellmasse der Schwanzspitze fortsetzt. Diese Zellmasse bietet noch Raum für wenigstens zwei weitere Wirbel. Gerade in dieser undifferenzierten Schwanzspitze haben wir einen der bedeutsamsten Unterschiede zwischen dem normalen Embryo und dem Kaul. Beim ersteren besteht die Schwanzspitze bis zum 6. oder 7. Brüttag aus einem undifferenzierten Zellhaufen, in dem sich Urwirbel, Rückenmark und Chorda fortsetzen, bzw. aus den diese Gebilde sich weiter nach hinten herausdifferenzieren. In Textfig. 4 sehen wir, wie das Rückenmark, dessen Zentralkanal hier etwas erweitert ist, all-

mählich in diesen Zellhaufen übergeht; auch die Chorda geht, indem sie kolbenartig anschwillt, in die Zellmasse über. An ihrem Ende sind die Zellen mit Plasma gefüllt und unterscheiden sich in keiner Weise von denjenigen der Schwanzspitze. Auch die Zellen des diesen Zellhaufen überziehenden Epithels zeigen genau das gleiche Aussehen wie die undifferenzierten Zellen.

Beim Kaulembryo dagegen haben wir nichts derartiges. Chorda und Rückenmark endigen frei im lockeren Mesenchymgewebe und auch der letzte Urwirbel (Nr. 34) liegt isoliert und abgeschlossen da. Diese Tatsache ist von Bedeutung für das Verständnis des Wesens der Schwanzlosigkeit. Sie zeigt uns,



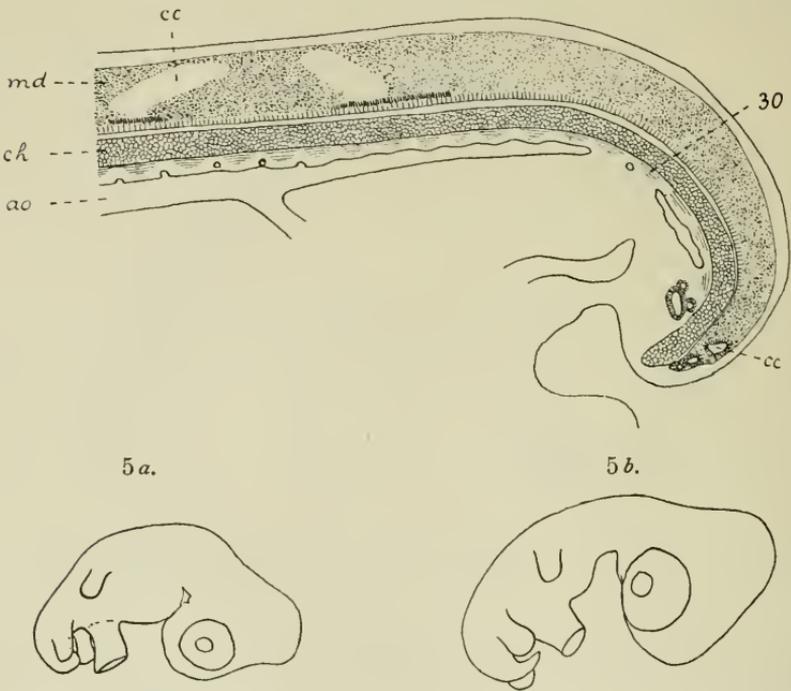
Textfig. 4. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil und den Schwanz eines 4 Tage 10 Stunden alten normalen Hühnerembryos.

daß die geringe Segmentzahl nicht darauf beruht, daß eine weitere Differenzierung der Schwanzspitze unterbleibt, sondern daß das Material für die hinteren Segmente auf diesem frühen Stadium bereits aufgebraucht ist. Damit ist jedoch noch nichts über die Faktoren ausgesagt, die diesen Vorgang bedingen.

Einen weiteren Unterschied bemerken wir in dem Verhalten der Chorda. Beim Kaulembryo ist sie in ihrem hinteren Abschnitte von ziemlich gleichmäßiger Dicke. In der vorderen Synsakralregion hat sie einen Durchmesser von  $80 \mu$ , an ihrem Ende  $75 \mu$ . Ganz anders beim normalen Embryo. Hier springt die starke Verjüngung der Chorda sofort in die Augen. Während ihr Durchmesser in der Thoracalgegend  $115 \mu$  und in der Synsakralgegend  $80 \mu$  beträgt, beträgt er gegen das Ende der Chorda nur noch  $30 \mu$ . Diese Tatsache kann uns nicht überraschen,

wenn wir bedenken, daß die hinterste Partie der Chorda, die ja gerade beim normalen Embryo die starke Verjüngung erfährt, dem Kaul fehlt, so daß die vorhandenen Teile doch ungefähr die gleichen Verhältnisse zeigen.

Über die Unterschiede im Körperumriß orientieren am besten Textfig. 3 und 4. Der Schwanz ist beim normalen Embryo viel länger (man beachte die Lage des 30. Urwirbels in beiden Figuren) und spitzer ausgezogen als beim Kaul, auch ist die Krümmung eine viel stärkere. Zu beachten ist ferner die scharfe Knickung,

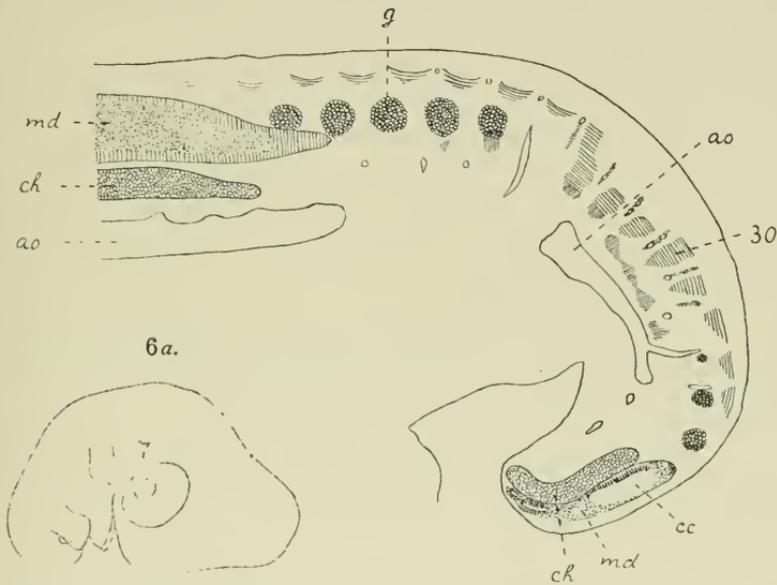


Textfig. 5. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 5 Tage alten Kaulembryos. 5a Körperumriß desselben Embryo. Vergr.  $3\frac{1}{2}$ . 5b Körperumriß eines 5 Tage alten normalen Hühnerembryos. Vergr.  $3\frac{1}{2}$ .

die Chorda und Rückenmark beim Kaul in der Gegend des 32. oder 33. Wirbels erfährt. Diese Knickung werden wir auch bei älteren Embryonen noch antreffen.

Vom Ende des 5. Brüttagess habe ich zwei Kaulembryonen untersucht und von jedem einen Sagittalschnitt (Textfig. 5 und 6) abgebildet. Umrißzeichnungen der ganzen Embryonen zeigen Textfigg. 5a und 6a. Textfig. 5 veranschaulicht das Hinterende einer stark verkürzten Wirbelsäule. Es sind nur 33 Wirbelkörper in ihrem vorknorpelten Stadium als Zellverdichtungen zu er-

kennen. Die hinteren Wirbel sind äußerst schwach angedeutet, so daß möglicherweise noch einer oder zwei weitere sich herausdifferenziert hätten. Die Chorda erfährt in der Gegend des 33. Wirbels eine ventrale Knickung. Ihre Spitze, die sich etwas verjüngt, neigt sich nach links und wendet sich am äußersten Ende wieder dorsalwärts. Die Zellen dieses hinteren Endes der Chorda sind viel plasmareicher als diejenigen des vorderen Abschnittes. Auch das Rückenmark zeigt viele Abweichungen vom normalen Typus. An seinem hinteren Ende zeigt es eine Art Verzweigung. Ausläufer, in deren jedem sich eine Fortsetzung des epithelial ausgekleideten Zentralkanal befindetet, strahlen nach



Textfig. 6. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 5 Tage alten Kaulembryos. 6a Körperumriß desselben Embryos. Vergr.  $3\frac{1}{2}$ .

allen Seiten aus. Rechts und links von der Chorda ziehen einige derselben ventralwärts; mehrere andere gehen nach hinten ab.

Der Körperumriß weicht sehr stark von dem eines gleichaltrigen normalen Embryos ab (vgl. Textfigg. 5a und 6a mit 5b). Der Körper ist beim Kaul hinten abgestumpft, beim normalen Embryo dagegen lang und spitz ausgezogen, sowie stark gekrümmt.

Die Wirbelsäule des zweiten 5tägigen Kaulembryos ist weniger stark verkürzt. Das 35. Spinalganglion ist das letzte normal ausgebildete, doch wird das 36., wenn auch viel kleiner, doch noch deutlich angelegt. Ja sogar hinter diesem finden sich

noch zwei weitere Verdickungen an dem Rückenmark, die als Andeutungen des 37. und 38. Spinalganglions aufgefaßt werden können. Aber schon in dieser Gegend weist das Rückenmark jene unregelmäßigen Ausbuchtungen auf, die seinen reduzierten Zustand kennzeichnen und vielleicht auf die spätere Rückbildung dieses hinteren Endes zurückzuführen sind. Auch die Körpersegmente in dieser Gegend sind unregelmäßig und atypisch ausgebildet. An der Chorda bemerken wir die scharfe ventrale Knickung.

Wir dürfen annehmen, daß bei diesem Embryo 36 oder 37 normale Wirbel zur Ausbildung gekommen wären. Die hinteren Körpersegmente hätten höchstens einige jener Knötchen an der Wirbelsäule entstehen lassen, die ich am ausgewachsenen Skelette häufig beobachten konnte. Bemerkenswert ist, daß auch in diesem Fall, in dem die Reduktion nicht so sehr stark ist, keine Spur einer undifferenzierten Schwanzspitze zu sehen ist. Chorda und Rückenmark endigen frei im Mesenchymgewebe.

Werfen wir einen Rückblick auf die Entwicklung während des 4. und 5. Brüttagcs, so können wir folgende Momente als wesentliche hervorheben:

1. Während des 4. Brüttagcs wird die definitive Maximalzahl der Wirbel angelegt. Dieselbe beträgt beim normalen Embryo im Durchschnitt etwa 49, beim Kaul etwa 35.

2. Beim Kaulembryo findet keine Reduktion der einmal angelegten Wirbel statt<sup>1)</sup>. Unterschiede in der Zahl lassen sich als Variationen deuten.

---

1) Hierzu bemerkt LIBON (1911): „Nach mehreren Untersuchungen 6, 7 und 8 Tage lang bebrüteter Embryonen, bei denen ich sämtlich freie Kaudalwirbel angelegt fand, lieferte mir ein 9 Tage lang bebrüteter Embryo ein besonders schönes Bild“ (1911, p. 35). Dieser 9tägige Embryo besitzt ebenfalls einen normal ausgebildeten Schwanz. Daß LIBON in allen diesen Fällen normale Hühnchen und keine Kaulembryonen vor sich hatte, ist nach meinen Befunden nicht zu bezweifeln. Daß die von ihm benutzten Eier von Kaulhühnern stammten, ändert nichts an dieser Tatsache, wissen wir doch, daß Kaulaltern häufig normal ausgebildete Kücken liefern.

Ferner untersuchte der Autor einen 12 Tage lang bebrüteten Embryo, bei dem er hinter den zwei Acetabularwirbeln sieben weitere Wirbel feststellte. Außer diesem Embryo erwähnt er keine weiteren Kaulembryonen.

Auf dieses Material sich stützend, kommt er u. a. zu folgenden Schlußfolgerungen (p. 52 u. 53):

3. Die Schwanzspitze besteht beim normalen Embryo aus einer undifferenzierten Zellmasse, in welcher Rückenmark, Chorda und das letzte Körpersegment sich verlieren. Eine solche Bildung fehlt dem Kaulembryo.

4. Rückenmark und Chorda weisen beim Kaul an ihrem hinteren Ende Unregelmäßigkeiten auf und endigen frei im Mesenchymgewebe.

#### 6. und 7. Brüttag.

Bis zum Ende des 4. und während des größeren Teiles des 5. Brüttagcs ist die Chorda, wenigstens im Synsakral- und Schwanzteil, ein Strang von gleichmäßiger Dicke. Gegen Ende des 5. und im Laufe des 6. Brüttagcs machen sich dann Einschnürungen in ihm bemerkbar, und zwar intervertebral. Textfig. 7 stellt einen Sagittalschnitt durch einen 5 Tage 11 Stunden alten Kaulembryo dar, bei dem diese intervertebrale Einengung der Chorda zu erkennen ist. Auch bei diesem Embryo ist die Reduktion eine sehr starke. Es sind nur 33 Spinalganglien normal ausgebildet. Auf das 33. Spinalganglion folgt noch ein weiteres kleines Ganglion. Das Rückenmark verjüngt sich dann plötzlich und sendet nur wenige Nervenstränge nach hinten.

Im vorderen Synsakralteil zeigt die Chorda die erwähnte intervertebrale Einengung, während hinten diese nicht mehr wahrnehmbar, und die Abgrenzung der Wirbelkörper gegeneinander fast nur mit Hilfe der Intervetebralarterien möglich ist. Im Bereiche des 33. Wirbels biegt die Chorda in charakteristischer Weise ventralwärts um und nimmt hier etwas an Umfang zu. Höchst wahrscheinlich wird das hintere Ende der Chorda später rückgebildet, ebenso wie das Chordastäbchen des normalen Embryos, da die Chorda ziemlich weit hinter dem letzten Wirbel

---

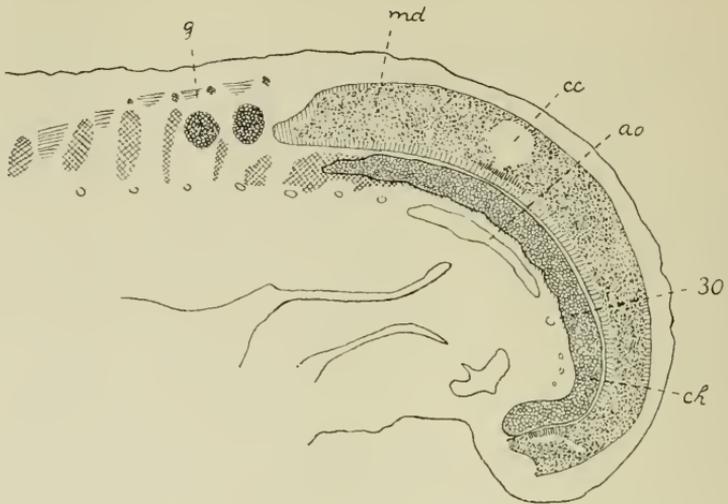
„2. Die Ursache der Anuropygie ist Atrophie des Uropygiums und der Kaudalwirbel. Es handelt sich hier nicht um eine Hemmungsbildung, sondern es sind freie Kaudalwirbel in der embryonalen Anlage vorhanden und verschwinden dann zwischen dem 9. und 11. Tage der Bebrütung.

5. Die Anuropygie ist eine pathologische Eigenschaft, und also nicht durch Mutation entstanden, sondern ein Gebrechen, eine Krankheit. Als solche wird sie vererbt, wie nach ähnlichen Mißbildungen feststeht.“

Da die Voraussetzungen, auf denen diese Theorie beruht, durchaus verkehrte sind, muß auch die Theorie als hinfällig betrachtet werden.

noch vorragt. Von einer undifferenzierten Schwanzspitze ist hier ebenso wenig wie auf den früheren Stadien etwas zu sehen.

Zum Vergleiche bilde ich einen Sagittalschnitt durch die Schwanzspitze eines 5 Tage 10 $\frac{1}{2}$  Stunden alten normalen Embryos (Textfig. 8) ab. 47 Ursegmente sind typisch ausgebildet; hinter dem letzten finden sich seitlich vom Rückenmark drei weitere, die aber sehr klein sind. Das Rückenmark geht allmählich in die undifferenzierte Zellmasse über, woselbst der Zentralkanal erst



7a.

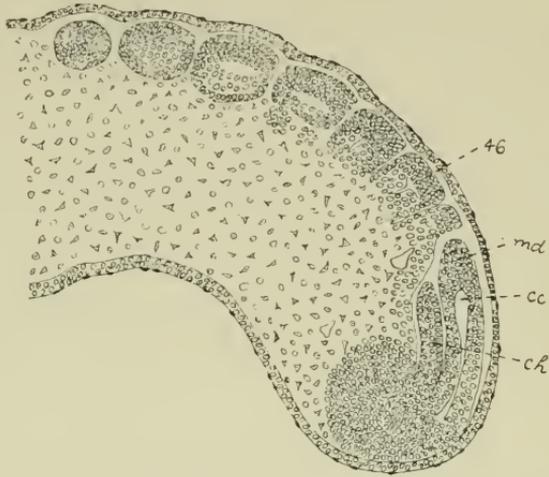
Textfig. 7. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 5 Tage 11 Stunden alten Kaulembryos. 7a Körperumriß desselben Embryos. Vergr. 3 $\frac{1}{2}$ .



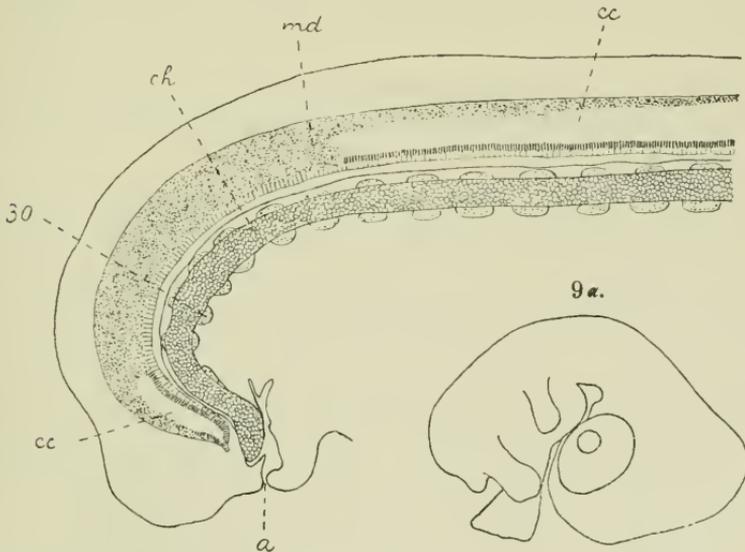
erlischt. Die Chordaspitze setzt sich ebenfalls ohne Unterbrechung in diese Zellmasse fort.

Der äußere Habitus des Kaulembryos entfernt sich immer mehr von dem des normalen Hühnchens. Letzteres hat einen langen, spitzen Schwanz, der sich zwischen den Hinterextremitäten nach vorn krümmt, der Rumpf des Kaulembryos dagegen (vgl. Textfig. 7a), endigt als ein stumpfer, etwas ventral gebogener Höcker.

Textfig. 9a stellt in Umrissen einen 6tägigen Kaulembryo dar. Derselbe ist sagittal geschnitten, und Textfig. 9 aus 19 aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert. Die Verknorpelung der Wirbelkörper hat bereits begonnen. Im Medianschnitt lassen sich nur 32 Wirbelkörper erkennen. Die Chorda ist intervertebral, besonders lateral, eingeschnürt, weswegen die Einengung auf dem Medianschnitt nicht sehr deutlich zum Ausdruck kommt. Zwischen dem 31. und 32. Wirbel biegt die Chorda ventralwärts um und ragt bis in die Kloakenhöhle hinein, woselbst sie sich wieder etwas dorsalwärts krümmt. Dieses höchst überraschende Verhalten der Chorda werden wir noch in mehreren Serien antreffen. Es scheint zweifellos



Textfig. 8. Sagittalschnitt durch die Schwanzspitze eines 5 Tage 10 1/2 Stunden alten normalen Hühnerembryos.



Textfig. 9. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 6 Tage alten Kaulembryos, aus 19 aufeinanderfolgenden 6 µ dicken Schnitten kombiniert. a Anus. 9a Körperumriß desselben Embryos. Vergr. 3 1/2.

mit der eigenartigen Knickung im Bereiche des 32. Wirbels zusammenzuhängen.

33 Spinalganglien sind gut ausgebildet; es folgen noch ein 34. und 35., die aber sehr schwach entwickelt sind. Das Rückenmark folgt den Biegungen der Chorda, verjüngt sich etwas gegen sein Ende hin und endigt in der letzten Biegung der Chorda.

Eine Tatsache, die ich hier nur erwähnen will, auf deren Bedeutung ich aber später ausführlich zurückkomme, ist das Vorhandensein einer starken Rippenanlage am 22. Wirbel.

Auf dem hinteren Rippenteil erhebt sich ein Höcker, den wir bei allen Kaulembryonen dieses und der nächsten Brüttage beobachten können, und den wir seiner Lage nach als Schwanzhöcker bezeichnen dürfen, obwohl das Achsenskelett sich nicht in ihm fortsetzt.

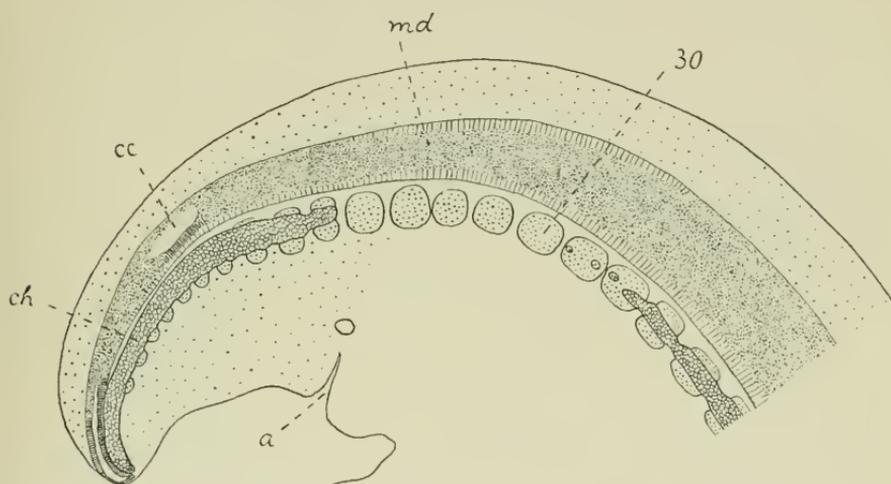
Die zum Vergleiche herangezogene Serie eines 6 Tage alten normalen Embryos zeigt ganz andere Verhältnisse. Etwa 46 Wirbelkörper beginnen zu verknorpeln. Hinter dem letzten Wirbel streckt sich die Chorda als sog. Chordastäbchen nach hinten. Die Zellen dieses Stäbchens sind nicht vakuolisiert, sondern plasmareich, wie die Zellen der undifferenzierten Schwanzspitze, die hier noch als kleiner Rest vorhanden ist. Die Chordaspitze selbst ist jedoch scharf gegen diese Zellen abgegrenzt, dagegen geht das Hinterende des Rückenmarks allmählich in sie über. Die Spitze der Chorda ist sehr stark verjüngt und wird später resorbiert.

Auch bei dieser Serie will ich hervorheben, daß die Rippenanlage am 22. Wirbel ebenso deutlich erscheint wie diejenige der vorangehenden Wirbel.

Vom 7. Brüttage habe ich acht Serien von normalen Hühnerembryonen und zwei von Kaulembryonen untersucht. In Textfig. 10 ist ein Sagittalschnitt durch einen 7 Tage bebrüteten normalen Embryo wiedergegeben. Es lassen sich 47 in Verknorpelung begriffene Wirbel feststellen. Hinter dem letzten Wirbel ragt die Chorda noch eine Strecke weit nach hinten als Chordastäbchen vor. Ihre äußerste Spitze ist etwas ventralwärts gekrümmt und zeigt Spuren der Rückbildung. Das Chordastäbchen wird durch eine leichte Einschnürung, die in dem abgebildeten Schnitte nicht zu erkennen ist, von der bleibenden Chorda abgegrenzt.

Beim Huhn sind die Reduktionsvorgänge an der Schwanzspitze nicht so ausgesprochen, wie wir sie seit den grundlegenden Untersuchungen BRAUNS (1882) bei verschiedenen anderen Vögeln

kennen. Bekanntlich schnürt sich bei vielen Vögeln die äußerste Schwanzspitze als „Schwanzknöpfchen“ ab. In diesem befindet sich der der Reduktion anheimfallende Teil der Chorda, das Chordastäbchen. Das Schwanzknöpfchen ist ferner durch seine reiche Nervenversorgung ausgezeichnet, weswegen BRAUN vermutete, daß es sich um ein Sinnesorgan handle. Im späteren Embryonalleben wird das Schwanzknöpfchen dann resorbiert. Nun haben wir zwar beim Huhn in keinem Stadium ein typisches Schwanzknöpfchen, jedoch zeigen die Embryonen des 7.—10. oder 11. Brüttagcs Anklänge an dieses Gebilde, indem nämlich bei einigen die äußerste Schwanzspitze wirklich etwas abgeschnürt



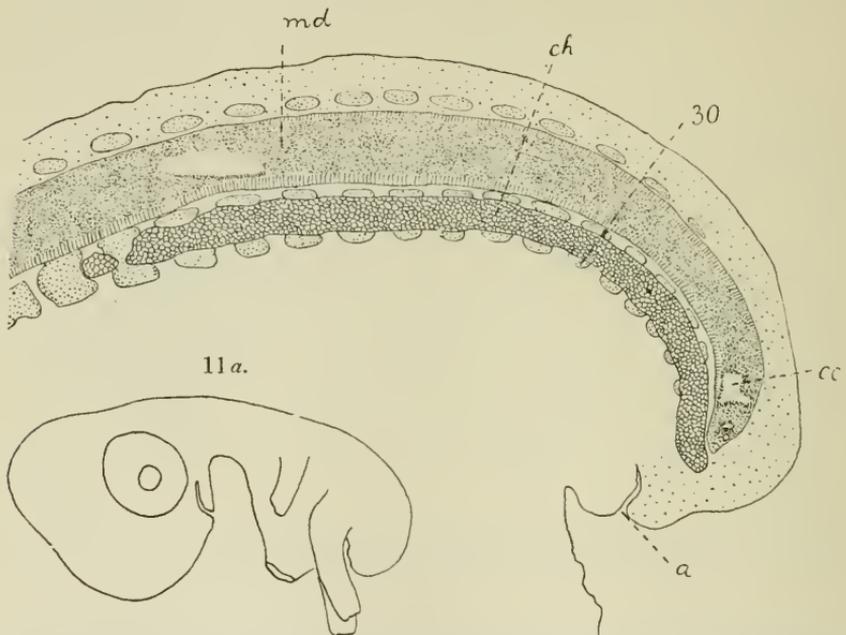
Textfig. 10. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil und den Schwanz eines 7 Tage alten normalen Hühnerembryos.

ist (vgl. besonders Textfig. 14), bei anderen dagegen wenigstens das Chordastäbchen durch seine von der übrigen Chorda abweichende Beschaffenheit erkennbar ist.

In der vorliegenden Serie unterscheiden sich die Zellen der Chordaspitze durch ihren Plasmareichtum (im Gegensatz zu den stark vakuolisierten Zellen des übrigen Teiles der Chorda) und ihre großen Kerne, die durchaus an diejenigen der undifferenzierten Schwanzspitze erinnern. Diese letztere ist bei diesem Embryo gänzlich verschwunden, bei einem anderen 3 Stunden älteren Embryo jedoch an einem deutlichen Rest noch wahrnehmbar.

Das Rückenmark bietet ebenfalls viele interessante Verhältnisse. 40 Spinalganglien sind gut entwickelt, das 41. ist schwächer,

das 42. nur angedeutet. Beim ausgewachsenen Huhn lassen sich, wie erinnerlich, in der Regel nur 39 Spinalnerven (makroskopisch) nachweisen. Wir müssen also annehmen, daß die hinteren sich im Embryonalleben rückbilden. In der Schwanzregion verjüngt sich das Rückenmark stark. In der Schwanzspitze schwillt es leicht an und schmiegt sich eng an das Körperepithel an. Der Zentralkanal, der an der hinteren Region sehr eng ist, erweitert sich in der Schwanzspitze zu dem sog. Endbläschen. Die obere Wand dieses Bläschens ist sehr dünn und geht fast in das Körperepithel über, die untere behält ihre Dicke bei und ist eng mit der Chordaspitze verbunden.



Textfig. 11. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 7 Tage alten Kaulembryos. 11a Körperumriß desselben Embryos. Vergr. 3.

Bei denjenigen Vögeln, die in ihrer Entwicklung ein typisches Schwanzknöpfchen aufweisen, sehen wir das Ende des Rückenmarks sich aus diesem Knöpfchen zurückziehen. Die zahlreichen Nerven, die aus dem Rückenmark in das Schwanzknöpfchen ziehen, weisen auf das frühere Vorhandensein des Rückenmarks in demselben hin. Beim Huhn ist dem nicht so. Das Endbläschen bzw. das Ende des Rückenmarks, das hier dem Körperepithel eng anliegt, behält diese Lage solange bei, bis es resorbiert wird. Niemals aber finden wir das Endbläschen in das Innere der Schwanzspitze verlagert.

Vom Ende des 7. Brüttagcs habe ich zwei Kaulembryonen untersucht. Textfig. 11 zeigt einen Sagittalschnitt durch den in Textfig. 11a im Umriß dargestellten Embryo. Die Reduktion ist hier keine sehr weitgehende im Vergleich mit den meisten Kaul-embryonen. In dem Medianschnitt erkennen wir 35 Wirbelkörper. Der letzte verlängert sich nach der Seite hin, um sich dann zu spalten, so daß man den Querfortsätzen nach 36 Wirbel zählen würde. Hinter dem letzten Wirbel ragt das Chordastäbchen noch weit hervor. Die hinterste Spitze der Chorda wendet sich etwas dorsalwärts und zeigt eine ähnliche, auf ihre spätere Reduktion hindeutende Beschaffenheit, wie beim normalen Embryo.

Auf diesem Stadium ist die intervertebrale Einengung der Chorda ziemlich deutlich. Es macht sich jetzt aber auch eine intravertebrale Einschnürung bemerkbar, und zwar im Verlaufe des ganzen symsakralen Bezirkes.

Das Rückenmark hört fast plötzlich kurz vor dem Ende der Chorda auf. Nur wenige Nervenstränge gehen nach hinten und den beiden Seiten ab. In einigen derselben befinden sich Ausläufer des Zentralkanals, der hier an seinem hinteren Ende angeschwollen erscheint. Es sind 35 Spinalganglien normal ausgebildet; die Anlage eines 36. Ganglions läßt sich links nachweisen.

Bei diesem, sowie bei dem oben besprochenen normalen 7tägigen Embryo, ist am 22. Wirbel eine deutliche Rippenanlage vorhanden. Beim normalen Embryo kommt es nicht zur Verknorpelung dieses „überzähligen“ Rippenpaares; ein aus dicht gedrängten Zellen bestehender Strang repräsentiert die Anlage. Bei dem Kaulembryo kommt es mitten in dieser Anlage zur Verknorpelung. Es ist aber zu bemerken, daß diese knorpelige Rippe schwächer ist als diejenige des 21. Wirbels. Diese Anlage würde sich augenscheinlich später rückgebildet haben bzw. eine rudimentäre Rippe aus sich entstehen lassen.

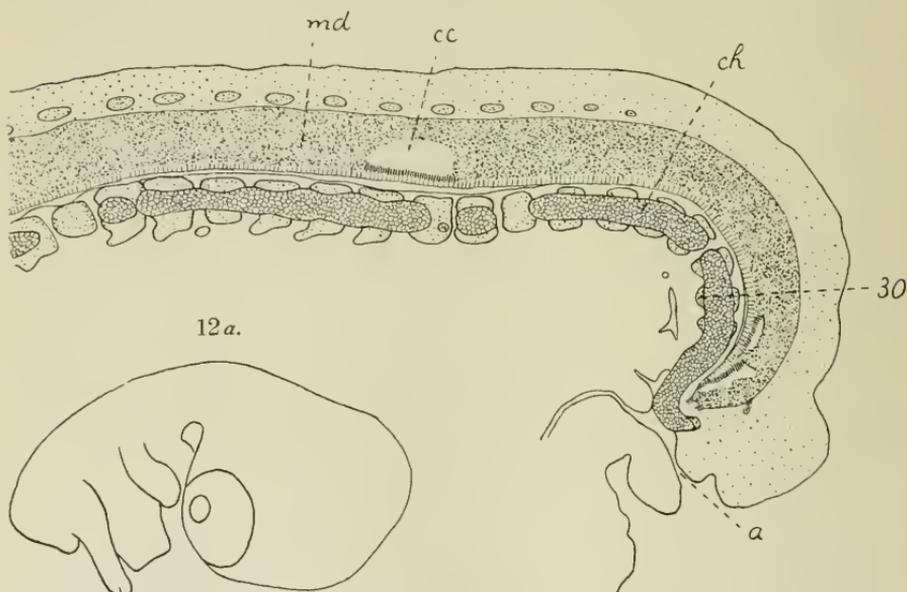
Die Wirbelsäule dieses Kaulembryos erweckt unser weiteres Interesse dadurch, daß wir eine deutliche Parapophysenanlage beiderseits am 29. Wirbel konstatieren können.

Die Reduktion bei dem in Textfig. 12a dargestellten 7tägigen Kaulembryo ist eine stärkere. In dem Medianschnitt (vgl. Textfig. 12) sind nur 31 Wirbelkörper zu zählen. An der Seite der Chorda aber finden wir noch zwei weitere Wirbelkörper, so daß im ganzen also 33 vorhanden sind. Das Chordastäbchen erstreckt sich dann noch weiter nach hinten und reicht bis in die

Kloakenhöhle. Hierbei ist wieder die scharfe ventrale Knickung der Chorda bemerkbar. Die Chordaspitze wendet sich dann dorsalwärts und zeigt an ihrem Ende die bekannten Reduktionsvorgänge.

Das Rückenmark endigt in der letzten Biegung der Chorda. Einige Nervenstränge ziehen in das umliegende Gewebe. Der Zentralkanal zeigt manche Unregelmäßigkeit an seinem hinteren Ende; nach allen Richtungen schickt er Ausbuchtungen. Das 33. ist das letzte erkennbare Spinalganglion.

Der schon oben erwähnte Schwanzhöcker ist bei diesem zweiten 7tägigen Kaulembryo sehr deutlich ausgebildet, beim ersten dagegen schwächer, aber auch vorhanden. Der normale



Textfig. 12. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 7 Tage alten Kaulembryos. 12a Körperumriß desselben Embryos. Vergr.  $3\frac{1}{2}$ .

Embryo weicht in seinem äußeren Habitus sehr stark von dem Kaul ab. Beim ersteren ist die Schwanzspitze lang ausgezogen und etwas gebogen, doch erfolgt jetzt, nach dem 7. Brütstage, die Geradestreckung des Schwanzes.

Bei der Betrachtung des 8. Brütstages will ich alle die Vorgänge, die das Problem der Regionenbildung der Wirbelsäule berühren, im Zusammenhange erörtern; hier soll nur eine kurze Aufzählung der für diese Frage in Betracht kommenden Vorgänge, die sich im 6. und 7. Brütstage abspielen, gegeben werden.

Erst gegen Ende des 6. Brüttagcs treten die verknorpelten Anlagen der Rippen deutlich hervor, im Laufe des 7. Tages tritt Verknorpelung ein und am Ende des 7. Brüttagcs heben sich die verknorpelten Rippen gewöhnlich schon stark von ihrer Umgebung ab. Eine Untersuchung dieser Stadien würde uns also darüber Auskunft erteilen können, an welchen Wirbeln Rippen angelegt werden. Es hat sich nun ergeben, daß am 22. Wirbel eine Rippe bei den von mir untersuchten Objekten ausnahmslos angelegt wurde. Es darf hier vielleicht daran erinnert werden, daß wir bei erwachsenen Hühnern in Ausnahmefällen ein normal ausgebildetes Rippenpaar am 22. Wirbel antrafen. Etwas häufiger war das Vorkommen rudimentärer Rippen an diesem Wirbel. In den meisten Fällen aber entbehrte der 22. Wirbel der Rippen gänzlich; seine Querfortsätze waren nicht in Di- und Parapophysen geteilt, sondern stellten einfache Leisten dar.

Schon bei den Embryonen des 6. Brüttagcs kann man oft erkennen, daß die Rippenanlage am 22. Wirbel schwächer ist als diejenige der vorangehenden Wirbel. In allen von mir untersuchten Fällen war sie aber deutlich vorhanden. Gegen Ende des 7. Brüttagcs bemerkt man häufig die ersten Spuren einer Reduktion dieser Rippenanlage. In einigen Fällen war nur noch der proximale Teil der Rippe, das Collum costae, vorhanden, so daß man auf Sagittalschnitten durchaus den Eindruck gewann, der Querfortsatz des 22. Wirbels setze sich aus einer Di- und Parapophyse zusammen. In keinem einzigen Fall habe ich bei Embryonen dieses Entwicklungsstadiums einen einfachen Querfortsatz an diesem Wirbel beobachtet.

An dem 23., 24. und 25. Wirbel habe ich bei allen Embryonen des 6. und 7. Brüttagcs, wo sich dies feststellen lies, doppelte Querfortsätze konstatiert. Beim erwachsenen Huhn stellte, wie erinnerlich, im Gegensatz hierzu, der Querfortsatz des 23. Wirbels fast regelmäßig eine einheitliche vertikale Platte dar, während am 25. Wirbel die Parapophysen sehr häufig fehlten.

Diese Verhältnisse haben für die uns hier interessierenden Probleme eine große Bedeutung, auf die ich jetzt, im Anschluß an die Darstellung der Vorgänge des 8. Brüttagcs, näher eintreten möchte.

Zunächst lasse ich jedoch wieder eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Vorgänge des 6. und 7. Brüttagcs folgen:

1. Die Verknorpelung der Wirbelkörper vollzieht sich in dieser Zeit; auch die Verknorpelung der Neuralbogen erfolgt im

7. Brütstage, so daß am Ende dieses Tages dieselben bis gegen Anfang der Synsakraalregion geschlossen sind.

2. Die Chorda zeigt anfangs nur eine intervertebrale Einengung, gegen Ende des 7. Brüttagcs außerdem eine intravertebrale. Beim Kaulembryo zeigt die Chorda eine charakteristische ventrale Biegung in der Gegend des 32. oder 33. Wirbels.

3. In der Schwanzspitze des normalen Embryo verschwindet die undifferenzierte Zellmasse während dieser Zeit. Das Rückenmark schwillt an seinem hinteren Ende zu dem Endbläschen an, das sich dem Körperepithel der Schwanzspitze eng anschmiegt. Das Hinterende der Chorda ragt über den letzten Wirbel hinaus. Dieses sog. Chordastäbchen wird später resorbiert.

4. Beim Kaulembryo erhebt sich ein Schwanzhöcker am hinteren Rumpfende; das Achsenskelett erstreckt sich aber nicht in denselben hinein. Das Rückenmark endigt stumpf und sendet Nervenfaserbündel nach hinten und nach den Seiten. Die Chorda wird, wie beim normalen Embryo, „zu lang“ angelegt; das hintere Ende, das Chordastäbchen, das in einigen Fällen bis in die Kloakenhöhle reicht, wird resorbiert.

5. Eine Rippe wird ausnahmslos, zum mindesten sehr häufig am 22. Wirbel angelegt. Die Querfortsätze des 23., 24. und 25. Wirbels sind in Di- und Parapophysen geteilt.

### 8. Brüttag.

Im Laufe des 8. Brüttagcs schreitet die Verknorpelung so weit vor, daß wir — meiner Überzeugung nach — von den Verhältnissen in diesem Entwicklungsstadium ausgehend mit aller Sicherheit auf die definitive Ausbildung des Achsenskelettes schließen können. Was später zur Ausbildung gelangt, ist jetzt schon vorhanden, und was später fehlt, ist jetzt schon rückgebildet oder verschwindet im Laufe des 8. Brüttagcs.

Zum besseren Verständnis der Veränderungen, die die Wirbelsäule des Huhns während dieser Tage erleidet, seien die entsprechenden Verhältnisse beim menschlichen Embryo herangezogen. In seiner epochemachenden, im morphologischen Teil dieser Abhandlung oft zitierten und gebührend berücksichtigten Arbeit über die Wanderung des Beckens bei den Primaten hat ROSENBERG (1876) die Entwicklung der menschlichen Wirbelsäule untersucht und im Sinne seiner Theorie der Umformung der Wirbel zu deuten versucht. Er bringt dort den Nachweis, daß der menschliche Embryo auf dem geeigneten Entwicklungs-

stadium ausnahmslos, oder doch weit häufiger als beim Erwachsenen, am 20. Wirbel (normalerweise der 1. Lumbalwirbel) Rippen aufweist. In den meisten Fällen wird diese Rippenanlage später rückgebildet. Die Erklärung für dieses Verhalten würde nach ROSENBERG darin zu suchen sein, daß der 20. Wirbel bei den Vorfahren des Menschen ein mit Rippen ausgestatteter Thorakalwirbel gewesen wäre, der beim Menschen durch Umformung bzw. durch Verlust seiner Rippen zum Lendenwirbel geworden wäre. Dieser phylogenetische Prozeß würde sich also während der Ontogenese wiederholen.

Diese Resultate und Schlußfolgerungen wurden dann zuerst von HOLL (1882) in Zweifel gezogen, und in neuerer Zeit haben sich einige Forscher, z. B. BARDEEN (1905), DWIGHT (1906), FISCHEL (1906) u. a. dagegen ausgesprochen. Besonders BARDEEN, der ein reiches Material untersuchte, betont ausdrücklich, „that a 13<sup>th</sup> rib is no more frequent in the embryo than in the adult“ (1905, p. 268). ROSENBERG hat dann aber (1907) fast das gesamte von ihm und anderen Forschern untersuchte Material einer sorgfältigen Nachprüfung unterzogen und hat wohl einwandfrei gezeigt, daß seine früheren Schlußfolgerungen nicht voreilig waren. Eine selbständige Rippenanlage am 20. Wirbel konnte „unter 14 Embryonen der hier in Betracht kommenden Periode bei neun Objekten (64,2 Proz.) konstatiert werden“ (1907, p. 645). Dagegen findet sich eine 13. Rippe beim Erwachsenen weit seltener: Die Angaben der Autoren schwanken zwischen 0,75 Proz. und 12 Proz.

An anderen Wirbeln des menschlichen Skelettes hat ROSENBERG ähnliche Verhältnisse nachgewiesen. Dieselben kommen jedoch für unseren Zweck nicht direkt in Betracht.

Es liegt nun nahe, die oben besprochenen Vorgänge am 22. Wirbel des Hühnerskelettes in genau der gleichen Weise zu deuten, wie diejenigen am 20. Wirbel des Menschen. Wir haben schon früher verschiedene Gründe zugunsten der Ansicht angeführt, daß sich im Laufe der Phylogenese des Huhns an der Wirbelsäule eine Vorwärtsverschiebung der Regionen vollzogen hat. Wir haben gefunden, daß bei denjenigen Individuen, die sich bezüglich ihrer Wirbelsäule primitiv verhalten, die Rippe am 22. Wirbel am häufigsten vorhanden ist, daß sie dagegen bei denjenigen, die eine weitere Spezialisierung aufweisen, gewöhnlich fehlen. Wir sind also zu der Annahme berechtigt, daß die Vorfahren der Hühner regelmäßig ein Rippenpaar am 22. Wirbel besaßen. Das

regelmäßige Auftreten der Anlagen dieses Rippenpaares findet also seine einfache Erklärung durch das biogenetische Grundgesetz.

Im Laufe des 8. Brüttagcs kann nun eventuell die Rückbildung des Rippenpaares des 22. Wirbels erfolgen. Bei Embryonen dieses und der nächsten Brütstage habe ich sehr häufig ein gänzlichcs Fehlen dieser Rippen konstatieren können. Das untersuchte Material ist jedoch zu klein, als daß ich prozentual die Häufigkeit ihres Vorkommens bei Embryonen und Erwachsenen vergleichen könnte, dennoch glaube ich, daß sich zwischen mehr als 8 Tage alten Embryonen und Erwachsenen kein Unterschied in der Häufigkeit ihres Auftretens ergeben wird.

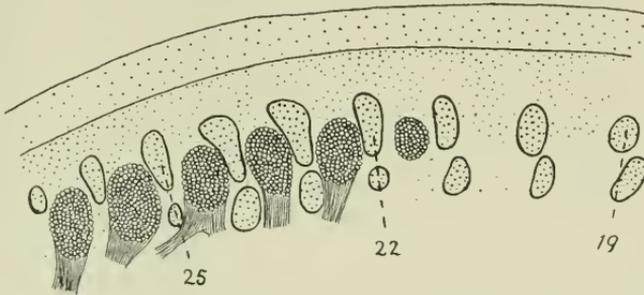
Auch das Verhalten der übrigen Wirbel der Sinsakralregion läßt sich, von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, leicht verstehen. So haben wir gesehen, daß der 23. Wirbel beim 7tägigen Embryo regelmäßig doppelte, beim Erwachsenen dagegen in der Regel einheitliche Querfortsätze aufweist. Ich hatte früher schon Gelegenheit, darauf hinzuweisen, daß wir in dem parapophysialen Teil des Querfortsatzes dieses und der übrigen Wirbel der Sinsakrothorakolumbalregion das Vorhandensein von Rippenrudimenten annehmen müssen. Nun bestätigt sich diese Annahme schon insofern, als der parapophysiale Teil des Querfortsatzes sich hier gesondert anlegt und im Sagittalschnitt in allen Punkten einem Rippenhals gleicht (vgl. Textfig. 13). Deswegen und aus anderen Gründen dürfen wir mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß der Vorfahr des Huhns am 23. Wirbel eine Rippe besaß, d. h., daß dieser Wirbel zur Thorakalregion gehörte. Nach der Aufnahme dieses Wirbels in das Sinsacrum würde dann, als erstes Stadium in der Umbildung, die freie Rippe verloren gehen, später dann das übrigbleibende Collum costae mit dem Wirbelquerfortsatz verschmelzen. Diese Prozesse führt uns in sehr schöner Weise das Becken der Ente vor Augen. Wir hätten also hier, im Verhalten des 23. Wirbels des Hühnerembryos, ebenfalls eine Reminiszenz an ein früheres Stadium in der Phylogenese.

Der 25. Wirbel bietet nicht minder lehrreiche Verhältnisse. Am 7. Brütstage weist er regelmäßig Parapophysen auf, dagegen ist das Fehlen derselben beim Erwachsenen ungefähr ebenso häufig, wie ihr Vorhandensein. Im Laufe des 8. Brüttagcs erfolgt die Reduktion. Wir haben es hier mit der gleichen Erscheinung wie beim 22. und 23. Wirbel zu tun. Die Vorfahren der Hühner

hatten zweifellos eine Parapophyse am 25. Wirbel<sup>1)</sup>, und dieser Zustand wird in der Entwicklung des jetzigen Huhns rekapituliert.

Bei der Reduktion dieser Parapophyse spielt höchstwahrscheinlich der 25. Spinalnerv eine wesentliche Rolle. Wir wollen ihn daher etwas näher ins Auge fassen. Bei der Beschreibung der Nerven des Beckens habe ich darauf hingewiesen, daß, wenn der 25. Spinalnerv sich gabelt und einen Teil seiner Fasern zum Pl. cruralis, einen anderen zum Pl. ischiadicus schickt, die Parapophyse des 25. Wirbels immer fehlt, und habe das Verhalten des ischiadischen Astes des Nerven wenigstens z. T. für dieses Fehlen direkt verantwortlich gemacht. Diese Annahme hat durch die embryologische Untersuchung ihre Bestätigung erfahren. Erblicke ich in diesen Befunden auch eine Stütze für die skizzierte Annahme, so möchte ich doch keine Verallgemeinerung aufstellen, da die geringe Zahl der untersuchten Objekte eine solche nicht rechtfertigen dürfte.

Textfig. 13 stellt einen Ausschnitt aus einem Sagittalschnitt durch einen 7 Tage 8 Stunden bebrüteten Hühnerembryo dar.



Textfig. 13. Ausschnitt aus einem Sagittalschnitt eines 7 Tage 8 Stunden normalen Hühnerembryos.

Zunächst fällt die Ähnlichkeit zwischen den Rippen des 19., 20. und 21. Wirbels mit den Parapophysen des 22., 23., 24. und 25. Wirbels auf. In diesem Falle können wir mit aller Sicherheit voraussehen, welcher Art die Verhältnisse beim erwachsenen Tier gewesen wären: Der 22. Wirbel hätte keine Rippen, der 23. und 24. starke, gesonderte Parapophysen, und dem 25. hätten die Parapophysen gefehlt. In dem Schnitt sieht man deutlich, wie der 25. Spinalnerv einen Ast über die dünne, in Reduktion begriffene Parapophyse zum Pl. ischiadicus schickt. Da sich bei diesem Verhalten des Nerven beim Erwachsenen

1) Man vergleiche das im morphologischen Teil über diesen Wirbel Gesagte.

niemals eine Parapophyse am 25. Wirbel findet, dürfen wir im vorliegenden Falle um so eher auf ihr späteres Verschwinden schließen.

Das gleiche Verhalten des 25. Spinalnerven und Wirbels habe ich noch zweimal beobachtet, einmal bei einem 6tägigen, ein anderes Mal bei einem 7 Tage 10 Stunden bebrüteten normalen Embryo.

Über die Parapophysen der Acetabularwirbel will ich nur folgendes hervorheben. In allen Fällen, in denen sich das Verhalten der Querfortsätze feststellen ließ, wies der 30. Wirbel auf jungen Stadien gesonderte Parapophysen auf. In denjenigen Fällen, in denen eine Reduktion dieser Parapophysen erfolgt, geschieht dies wahrscheinlich auch im Laufe des 8. Brüttagcs. In zwei Fällen habe ich gut ausgebildete Parapophysen am 29. Wirbel feststellen können: bei einem 7 Tage alten Kaul und einem 7 Tage 3 Stunden alten normalen Embryo. Dieser Befund wirkt auf den ersten Blick ebenso befremdend, wie das Vorhandensein eines Parapophysenpaares am 29. Wirbel bei dem auf Taf. XIII, Fig. 18 abgebildeten Kaulhuhn. Im Lichte der oben erörterten Umformungsvorgänge jedoch wird diese Tatsache leicht verständlich. Da bei fast sämtlichen Vögeln die Regioneneinteilung des Sysacrum eine erstaunliche Einförmigkeit zeigt, dürfen wir annehmen, daß, wenn die Zukunftsrace der Hühner eine im Vergleich mit den jetzigen Hühnern verkürzte Wirbelsäule aufweisen wird, die Regionen alle in gleichmäßiger Weise eine Verschiebung nach vorn erfahren werden. Geht also am Hinterende der Thorakalregion eine Rippe verloren, und verschiebt sich die Sysakrothorakolumbalregion um einen Wirbel nach vorn, so ist zu erwarten, daß die Acetabularregion ebenfalls um einen Wirbel nach vorn rücken wird, so daß das Verhältnis zwischen den Regionen erhalten bleibt. In der Tat fanden wir die Vorwärtsverlagerung des 1. Acetabularwirbels in einem extremen Fall der Regionenverschiebung nach vorn. Ob in diesen beiden Fällen, in denen Parapophysen im Embryonalstadium am 29. Wirbel ausgebildet sind, eine Vorwärtsverschiebung des Beckens vorlag, ist nicht mit Sicherheit festzustellen. Desgleichen läßt sich nicht voraussehen, ob eine Reduktion der Parapophysen später erfolgt wäre oder nicht.

Alle diese Befunde scheinen in bester Weise zu harmonisieren. Nun stoßen wir aber auf folgende Schwierigkeit: Bei der Umformung des 22., 23., 24. und 25. Wirbels haben wir es mit einer Rückbildung oder einer geringfügigen Umänderung von

schon vorhandenen Gebilden zu tun; hier beim 30. Wirbel dagegen liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Es liegt kein Grund vor anzunehmen, daß die Vorfahren der Hühner am 29. Wirbel Parapophysen besaßen, die dann unterdrückt wurden und in gewissen Fällen wieder auftauchten. Alle beobachteten Tatsachen sprechen dagegen. Wir hätten es also hier mit dem Neuaufreten eines Gebildes zu tun, für welches es keine entsprechende Anlage beim Vorfahr gegeben hätte.

Auf die gleiche Schwierigkeit ist ROSENBERG (1896) bei seiner Untersuchung der Wirbelsäule von *Myrmecophaga jubata* gestoßen. Er weist bei diesem Tier eine vorwärts gerichtete Umformung der Wirbel nach, ähnlich wie er sie früher beim Menschen konstatierte, und wie wir es auch beim Huhn beobachten konnten. Er zeigt, daß bei den primitivsten Formen der 23. Wirbel der letzte thorakale, mit Rippen ausgestattete Wirbel ist, sowie daß diese Rippen bei den weiter spezialisierten Formen mehr und mehr einem gänzlichen Schwunde anheimfallen. Am Sacrum stellt er den Vorgang noch anschaulicher dar. Dann tritt ihm aber folgende Schwierigkeit entgegen: Bei den primitiven Skeletten findet sich der 1. Hämalbogen zwischen dem 31. und 32. Wirbel, bei einem der am höchsten spezialisierten Skelette dagegen befindet er sich zwischen dem 30. und 31. Dies entspricht genau der Erscheinung des Neuaufretens von Parapophysen am 29. Wirbel bei dem am weitesten spezialisierten Hühnerskelette. Auch die Stärke der Variabilität in der Stärke der Ausbildung des Hämalbogens zwischen dem 31. und 32. Wirbel findet ihr Analogon in der verschieden starken Ausbildung der Parapophysen des 30. Wirbels.

Da die Umformungstheorie in der Reduktion von schon vorhandenen Wirbelteilen eine Stütze findet, mit einer Neubildung aber nicht zu operieren vermag, so sucht ROSENBERG zunächst die erwähnte Schwierigkeit dadurch zu umgehen, daß er auf die Möglichkeit einer nach rückwärts gerichteten Umformung hinweist. Wir hätten es dann mit einer Reduktion des Hämalbogens zwischen dem 30. und 31. Wirbel zu tun und müßten dieses Skelett als das primitivste ansehen. Damit wäre das Problem aber nur auf die anderen Regionen verschoben. Wir wären dann gezwungen, eine Neubildung der Rippen am 23. Wirbel anzunehmen. ROSENBERG stellt dann an Hand anderer Merkmale der Wirbelsäule fest, daß die Umformung in der Tat eine vorwärts gerichtete ist, und daß man die Neubildung eines unteren

Bogens annehmen muß. Die Frage nach der Herkunft dieser Neubildung läßt er offen.

Ich muß nun zunächst kurz die Anschauungen PATERSONS über die Regionenbildung der Wirbelsäule berühren. Er sagt: „The specific and individual differences in the correlation of one region to a neighbouring region of the vertebral column, can be adequately explained by the hypothesis that they are due to a suppression or excessive development of the potential costal element of the vertebral segment. This may be metamorphosed in different ways to suit the varying needs of the animal economy, and the variations from the normal condition in individual cases affect the segments at the ends of a series, where one region shows characters resembling those of the neighbouring vertebrae. By means of this hypothesis can be made intelligible not only the existence of cervical ribs, but also correlated variations of the thoracico-lumbar vertebrae and abnormalities of the sacrum differences in the number of bones as well as asymmetry“ (1893, p. 124). Diese Hypothese gibt uns eine sehr plausible Erklärung für das Auftreten der Parapophysen am 29. Wirbel des Huhns. Die Art und Weise, wie sie ROSENBERG behandelt, scheint mir zu cursorisch. Indem er sie ablehnt, bemerkt er: „Es ist evident, daß der Horizont dieser Betrachtungsweise zu eng ist. PATERSON hat, ohne sachliche Nötigung, die Umformbarkeit des Wirbels nur auf sein kostales Element beschränkt und damit sich der Möglichkeit beraubt, auch an anderen Teilen des Wirbels sich darbietende Erscheinungen auf Umformung zu beziehen“ (1896, p. 344). Aber warum dann nicht diese notwendige Ergänzung an der PATERSONSchen Hypothese anbringen? Ich glaube PATERSON wäre damit zweifellos einverstanden gewesen. Die PATERSONSche Hypothese schließt eine Umformung, wie ROSENBERG sie annimmt, nicht aus, nimmt er doch selber eine Umformung an, wenn er auch die ROSENBERGSche Theorie anscheinend nicht vollkommen begriffen hat (vgl. 1893, p. 139). Meiner Meinung nach würde die Umformungstheorie mit Hilfe der PATERSONSchen Hypothese in der oben angedeuteten ergänzten Form an Leistungsfähigkeit nur gewinnen. Ohne diese Ergänzung aber läßt sie uns nicht allein in den oben besprochenen Fällen, sondern auch in anderen, noch wichtigeren Punkten im Stich, wie ich hier kurz darlegen will.

Wie schon oben erwähnt, ist bei der Elster der vorderste Thorakalwirbel der 12. und beim Schwan der hinterste Thorakal-

wirbel der 34. Wir treffen also in der Klasse der Vögel Rippen an wenigstens 23 Wirbeln an. Es würde aber weder ROSENBERG noch irgend einem anderen Anatom einfallen, als Ahnen der Vögel eine Form aufzustellen, deren Brustkorb vom 12. bis 34. Wirbel oder noch weiter nach beiden Seiten hin reichte. Wir wären aber genötigt, dies zu tun, wenn wir eine Neubildung von Rippen leugnen wollten. Da aber der Vorfahr der Vögel aller Wahrscheinlichkeit nach einen Brustkorb besaß, der innerhalb dieser Grenzen lag, jedoch zweifellos aus einer geringeren Anzahl Rippen sich zusammensetzte, so müssen wir eine Neubildung von Rippen sowohl in proximaler als in distaler Richtung annehmen, um so extreme Formen, wie die Elster und den Schwan, zu bekommen. Die Umformungstheorie würde ohne Zuhilfenahme der PATERSONSchen Hypothese, die mir sehr gut fundiert erscheint, uns keine Erklärung für diese Vorgänge bieten können.

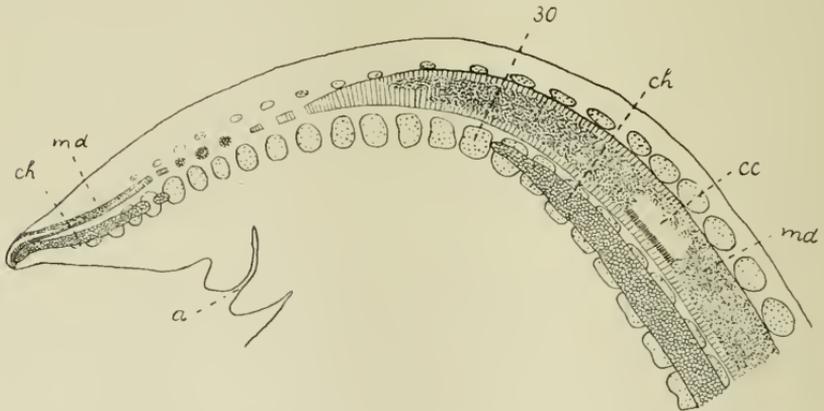
Wir kommen also zu dem Schluß, daß wir jedem Wirbel den Besitz eines Rippenelementes, sowie der Anlagen anderer Wirbelteile (unterer Bogen usw.) zusprechen müssen. Je nach der Lage in der Wirbelreihe und nach den Reizen, die auf die Wirbel ausgeübt werden, können diese latenten Anlagen zu einer größeren oder geringeren Entfaltung gelangen. Sobald eine Anlage zur Ausbildung gekommen ist, kann sie entsprechend den veränderten Bedingungen eine weitere Umformung erleiden.

Nach diesen Erörterungen kann das Auftreten der Parapophysen am 29. Wirbel bei den drei erwähnten Objekten nicht mehr so befremdend wirken. Es wäre eben nur die Entfaltung eines latent vorhandenen Rippenelementes, das durch die vorgerückte Lage des Acetabulum zur Ausbildung angeregt wurde.

Es bleibt noch eine Frage zu erledigen: Ist das Vorkommen von Parapophysen am 29. Wirbel bei Embryonen häufiger als bei Erwachsenen? Eine Entscheidung dieser Frage wäre nur möglich unter Berücksichtigung eines weit größeren Materials als das, worüber ich verfügte. Theoretisch betrachtet muß die Frage meines Erachtens verneint werden. Wozu soll die Ausbildung dieser Parapophysen, die dem Acetabulum zur Stütze dienen sollen, beim Embryo, nehmen wir an durch die Lage des Acetabulum, angeregt werden, um dann beim Erwachsenen, bei dem sie ja erst ihre Funktion ausüben können, sich wieder rückzubilden? Andererseits aber scheinen die wirklichen Befunde eher

für eine Beantwortung der Frage im bejahenden Sinne zu sprechen. Unter Skeletten von Erwachsenen, deren ich eine große Anzahl untersuchte, fand ich diesen Zustand nur einmal, und zwar bei einem Kaulhuhn, bei dem die Bildung ohne weiteres plausibel erscheint als Folge der starken Verkürzung der Wirbelsäule. Von den hier in Frage kommenden Embryonalstadien habe ich eine viel geringere Anzahl untersucht und dieses Verhalten nichtsdestoweniger zweimal angetroffen, einmal bei einem Kaulembryo, das andere Mal selbst bei einem normalen Embryo (der Italienerasse). Es ist hier zu bemerken, daß die Feststellung des Verhaltens der Querfortsätze auf diesen jungen Stadien oft große Schwierigkeiten bietet, ja bei ungünstig geschnittenen Serien überhaupt nicht möglich ist, so daß es nicht ausgeschlossen ist, daß noch andere der untersuchten Objekte diese Eigentümlichkeit aufweisen würden. Ich will diese Frage aber doch als unentschieden betrachten.

Ich glaube mit dem Gesagten eine genügende Vorstellung von den Vorgängen in der Entwicklung und Reduktion der Quer-



Textfig. 14. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil und den Schwanz eines 8 Tage alten normalen Hühnerembryos.

fortsätze der synsakralen Wirbel gegeben zu haben und wende mich nun den übrigen Entwicklungsvorgängen des 8. Brütages an Hand eines Sagittalschnittes durch den Synsacral- und Schwanzteil eines 8 Tage alten normalen Hühnerembryos zu. In dem Schnitt (Textfig. 14) sind 45 Wirbelkörper angedeutet. Hinter dem letzten wird die Chorda von einer knorpeligen Schicht umgeben, die eine Verschmelzung des 46. und 47. Wirbels darstellt. Das Chordastäbchen ragt noch weiter nach hinten und weist

Reduktionserscheinungen auf. Das Chordastäbchen biegt sich etwas ventralwärts in dem Schwanzknöpfchen, das hier gut ausgebildet ist.

Die Einschnürungen der Chorda sind zwar nicht sehr ausgesprochen, aber man sieht doch deutlich im hinteren *Synsacralteil* die inter- und intravertebrale Einengung. In der *Thoracalregion* gibt es, wie PARKER (1887) zuerst nachgewiesen hat, in jedem Wirbelkörper zwei Einschnürungen und außerdem eine intervertebrale, so daß auf jeden Wirbel drei Einschnürungen kommen. Dieser Zustand hat PARKER veranlaßt (1888), die Vermutung auszusprechen, jeder Thorakal- (und Cervikal-) Wirbel des rezenten Vogels entspräche beim Vorfahr drei Wirbeln, jeder *Synsacralwirbel* zwei und jeder *Kaudalwirbel* einem. So gelangt er (1888) beispielsweise für den Vorfahr des Schwanes zu einer Wirbelzahl von 145. Diese Ansicht jedoch wurde von allen anderen Forschern abgelehnt.

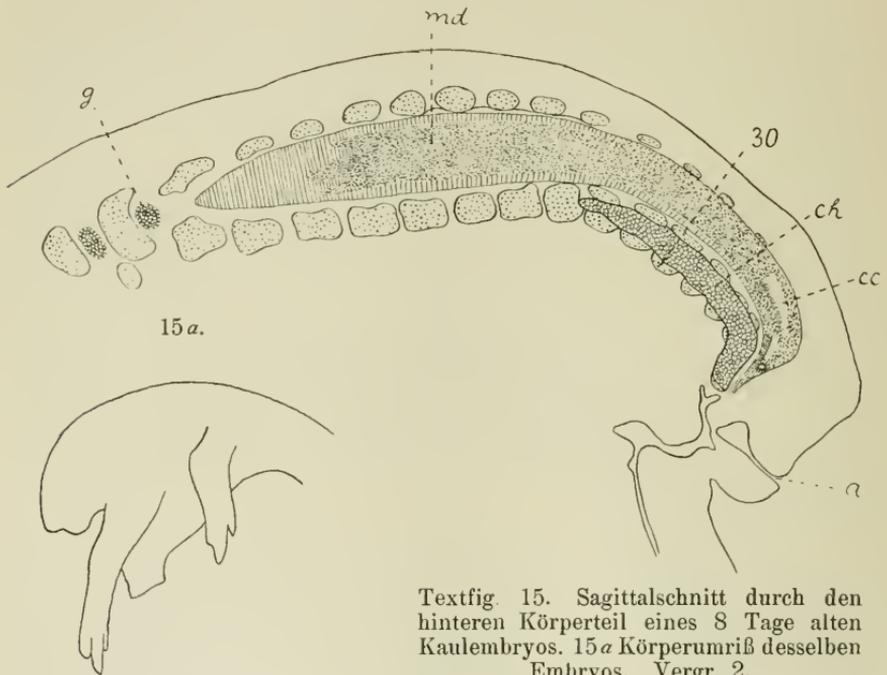
Seitlich vom Rückenmark können wir 42 Spinalganglien feststellen, das letzte allerdings nur schwach angedeutet. Das Rückenmark ist im hinteren *Kaudalbezirk* dünn ausgezogen und schwillt erst in dem *Endbläschen* wieder etwas an, welches letztere bei diesem Objekt besonders schön ausgebildet ist. Es umgibt die Spitze des Chordastäbchens in Form einer Kappe. Die äußere Wand des *Endbläschens* ist außerordentlich dünn, und läßt sich als eine einzige Zellschicht mit abgeplatteten Kernen unter dem Epithel nachweisen.

Dieses Objekt zeigt bezüglich der Querfortsätze ein konservatives Verhalten. Am 22. Wirbel ist ein normal ausgebildetes Rippenpaar vorhanden. (Bei drei anderen gleich alten Embryonen fehlten sie vollständig.) Der Querfortsatz des 23. Wirbels zeigt schon eine Verschmelzung von Di- und Parapophyse. Der 25. Wirbel weist starke Parapophysen auf, diejenigen des 30. Wirbels sind bedeutend schwächer als die des 31.

Der Körperumriß ändert sich etwas im Laufe des 8. Brütages, indem der Schwanz eine geringere Krümmung aufweist als beim 7tägigen Embryo. Von diesem Stadium an nimmt die Verschiedenheit im Aussehen zwischen normalem Embryo und *Kaulembryo* zu (vgl. Textfig. 15 a).

Textfig. 15 zeigt einen *Sagittalschnitt* durch den hinteren Körperabschnitt eines 8tägigen *Kaulembryos*. Die Reduktion der Wirbelsäule ist eine sehr starke. In der Medianebene sind nur 33 Wirbelkörper getroffen. Zu beiden Seiten der Chorda sieht

man noch den verknorpelten Körper des 34. Wirbels, der also nicht geschlossen ist. Zwischen dem 33. und 34. Wirbel macht die Chorda die schon oft beobachtete ventrale Knickung und strebt direkt der Kloakenhöhle zu. Das Chordastäbchen ist hier fast vollkommen reduziert, nur an der hinteren Chordaspitze sitzt etwas zur Seite ein Knöpfchen, das aus in Reduktion begriffener Chordasubstanz besteht und den Rest des Stäbchens darstellt. Der in dem Schnitt getroffene Teil des Chordaendes verschmilzt wahrscheinlich unter Verknorpelung mit dem 34. Wirbel und bildet einen hinteren Fortsatz desselben. An der unteren Kante



Textfig. 15. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 8 Tage alten Kaulembryos. 15a Körperumriß desselben Embryos. Vergr. 2.

der Spitze tritt schon Verknorpelung des umgebenden Gewebes ein.

Das Rückenmark verhält sich normal bis etwa in die Gegend des 33. Wirbels, woselbst eine plötzliche Erweiterung des Zentralkanals eintritt. Das Rückenmark verjüngt sich dann und zieht als dicker Strang links an der Chordaspitze vorbei (deshalb nicht im Schnitt getroffen) ventralwärts zur Kloakenhöhle, um sich hier zu verlieren. Im Anfange dieses Stranges befindet sich ein Ausläufer des Zentralkanals.

Bei diesem Kaulembryo ist der 31. Wirbel der letzte, dessen Neuralbogen oben geschlossen ist, während beim normalen Embryo

der Verschuß bis in die Kaudalregion reicht. Die hintersten Neuralbogen sind in der Mittellinie äußerst dünn. Weiter ist zu bemerken, daß dieser Kaulembryo am 22. Wirbel keine Rippen und am 25. keine Parapophysen hat.

Als wichtigste Entwicklungsvorgänge während des 8. Brüttagcs möchte ich folgende hervorheben:

1. Die Verknorpelung der Wirbelkörper und Wirbelbogen geht weiter vor sich, so daß am Ende des 8. Brüttagcs letztere bis in die Kaudalregion geschlossen sind.

2. In der Synsakral- und Kaudalgegend zeigt die Chorda noch die inter- und intravertebrale Einengung.

3. Beim normalen Embryo sind Endknöpfchen und Endbläschen jetzt deutlicher als am 7. Brüttagc. Das Chordastäbchen zeigt sowohl beim normalen, als beim Kaulembryo eine fortschreitende Reduktion.

4. Die Rippe, die am 22. Wirbel angelegt wurde, wird jetzt in den meisten Fällen rückgebildet, ebenso die Parapophyse des 25. Wirbels. Die Querfortsätze aller Wirbel nähern sich jetzt dem Verhalten beim erwachsenen Tier.

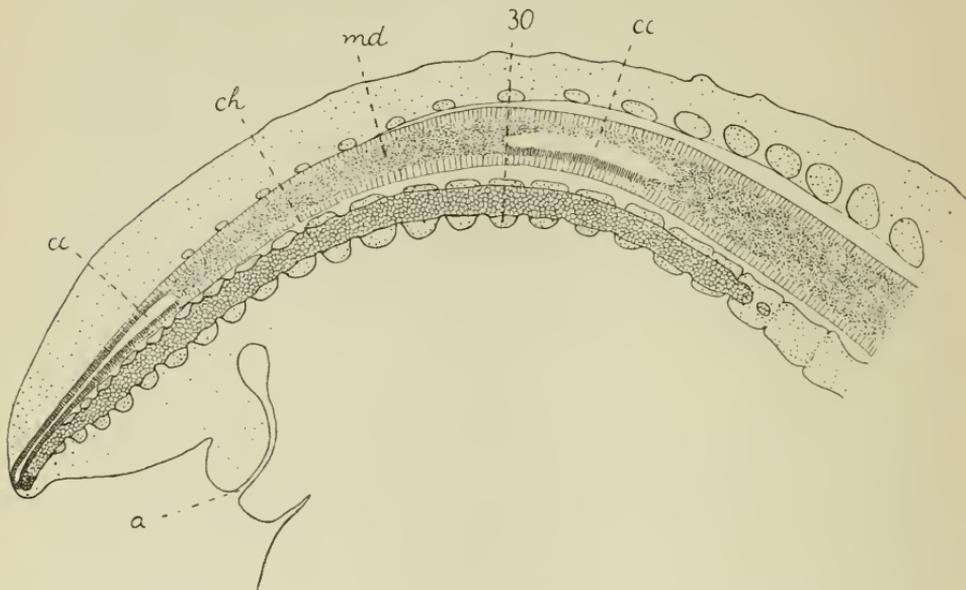
### 9. und folgende Brüttagc.

Wir haben gesehen, daß die Becken- und Schwanzwirbelsäule am Ende des 8. Brüttagcs in vielen Punkten schon der erwachsenen Wirbelsäule nahesteht, so daß wir die Entwicklungsstadien des 9. und der folgenden Brüttagc in einem Kapitel abhandeln und die uns hier interessierenden Vorgänge in Zusammenhang betrachten können. Textfig 16 ist aus 12 aufeinanderfolgenden, 10  $\mu$  dicken Schnitten eines 9 Tage alten normalen Embryos kombiniert. In der Medianebene kann man nur 44 Wirbelkörper feststellen, in den seitlichen Schnitten aber ist der 45. Wirbel noch deutlich differenziert, m. a. W. der Boden des 45. Wirbels ist noch nicht ausgebildet. Das hintere Chordaende ist ringsherum von einer knorpeligen Schicht umgeben. Dieser Teil repräsentiert das Verschmelzungsprodukt des 46. und 47. Wirbels. Das Chordastäbchen ist schon fast vollständig reduziert. Nur an der hinteren Spitze der Chorda sitzt eine Kappe aus in Reduktion begriffener Chordasubstanz, die auch bald der Resorption anheimfällt.

In der Kaudalregion ist die Einschnürung auf diesem Stadium am deutlichsten. Mit schematischer Regelmäßigkeit sieht man die inter- und intravertebrale Einengung, deren letztere am

stärksten auffällt. Es kommen somit in der Kaudalregion, wie in der Synsakralregion, auf jeden Wirbel zwei Einengungen, nicht aber nur eine, wie PARKER (1888) in seinen Ausführungen über die Phylogenie der Vogelwirbelsäule annahm (vgl. oben). Das Schwanzknöpfchen ist hier noch angedeutet, jedoch weniger ausgesprochen, als auf dem jüngeren Stadium.

Das Rückenmark ist an seinem hinteren Ende nur wenig erweitert. Die Außenwand dieses Endbläschens ist innig mit dem Körperepithel verwachsen. Das letzte gut entwickelte Spinal-



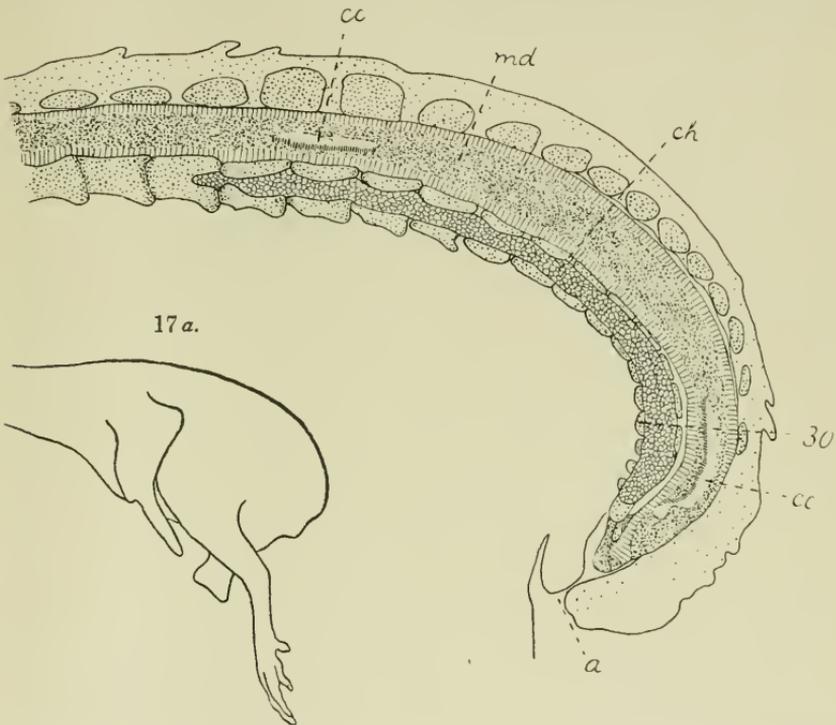
Textfig. 16. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil und den Schwanz eines 9 Tage alten normalen Hühnerembryos — aus 12 Schnitten kombiniert.

ganglion ist das 39. Reste des 40. und 41. Spinalganglions lassen sich noch in Form zerstreut liegender Ganglienzellen nachweisen. Die betreffenden Spinalnerven sind noch deutlich, wenn auch schwach ausgebildet. In dieser Hinsicht hat sich also der Embryo ebenfalls dem Verhalten des Erwachsenen genähert. Beim 7- und 8 tägigen Embryo können wir noch 42 Spinalganglien feststellen, beim 9tägigen dagegen nur 39 wie beim Erwachsenen. Dieses Verhalten der Spinalganglien erinnert an die Befunde, die ZIETSMANN (1902) für Säugetierembryonen beschreibt.

Der Verschluß der Wirbelbogen ist kaudalwärts nicht viel weiter vorgeschritten als beim 8tägigen Embryo, wogegen die knorpeligen Bogen beträchtlich an Stärke zugenommen haben.

Es möge ferner das Verhalten der Querfortsätze erwähnt werden. Der 22. Wirbel hat keine Rippen. Der 23. und 24. Wirbel haben starke Parapophysen, der 25. entbehrt solcher. Der 30. und 31. Wirbel tragen starke Parapophysen.

Vom Ende des 9. Brüttagcs habe ich zwei Kaulembryonen untersucht. Der eine ist in Textfig. 17a in Umrissen dargestellt, von dem zweiten habe ich einen Sagittalschnitt in Textfig. 17 abgebildet. Beim ersteren ist die Reduktion eine starke, trotzdem habe ich den zweiten zur genaueren Darstellung gewählt, wegen des Verhaltens des Rückenmarkes, worauf ich gleich zu sprechen



Textfig. 17. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 9 Tage alten Kaulembryos. 17a Körperumriß eines anderen 9tägigen Kaulembryos. Vergr.  $2\frac{1}{2}$ .

kommen werde. Auch das Verhalten der Chorda ist in diesem Falle ein recht merkwürdiges.

In dem Schnitt, der die Schwanzpartie ziemlich genau median trifft, sind 33 Wirbelkörper sichtbar, deren zwei letzte die Chorda nur an ihrem Boden und ihren beiden Seiten umgeben. Hinter dem 33. Wirbel liegt die Chordaspitze nach rechts, so daß der Schnitt nur die seitliche, verkorpelte Wand dieser Spitze getroffen hat. An dieser Partie sitzen seitlich einige kleine

Knötchen, ähnlich denen, die wir bei erwachsenen Skeletten angetroffen haben. Diese Knötchen dürfen kaum mit Wirbelquerfortsätzen verglichen werden, da, nach meinen Befunden, kein Verschmelzungsprozeß am Hinterende der Wirbelsäule des Kaulhuhns statthat. Sie stellen einfach Unregelmäßigkeiten in der Verknorpelung der Chordaspitze dar. Vielleicht verdanken sie ihre Entstehung mechanischen Reizen. Zwischen diesen Knötchen treten keine Nerven aus dem Rückenmark aus. Die Chordaspitze ist, wie erwähnt, nach rechts gebogen. An ihrem Ende ist sie leicht angeschwollen und von einer dünnen Knorpelschicht überzogen. Das Chordastäbchen ist gänzlich resorbiert.

Der letzte geschlossene Neuralbogen ist der 31. Seitwärts verlängert er sich nach hinten und verschmilzt mit dem 32. Neuralbogen.

Das Rückenmark verhält sich normal bis etwa in die Gegend des 32. Wirbels, wo der Zentralkanal unregelmäßige Ausbuchtungen aufzuweisen beginnt, und zu beiden Seiten des Rückenmarkes Nervenstränge austreten. Das Rückenmark setzt sich dann bis in die Kloakenhöhle fort, um hier in Form eines Hügelchens abzuschließen. Letzteres wird von keinem anderen Gewebe umgeben. Zur Erklärung dieses eigentümlichen Verhaltens des Rückenmarkes würde man in erster Linie wohl an einem mechanischen Insult als Ursache denken, wenn diese Stelle nicht besonders gut geschützt wäre, und das Objekt auch sonst keine Spuren irgendwelcher Verletzungen aufwies. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß dieser Teil des Rückenmarkes resorbiert worden wäre, wenn der Embryo zum Ausschlüpfen gekommen wäre. Der ventrale Teil der weißen Substanz des Rückenmarkes verdickt sich kolbenartig in diesem Hügelchen grauer Substanz.

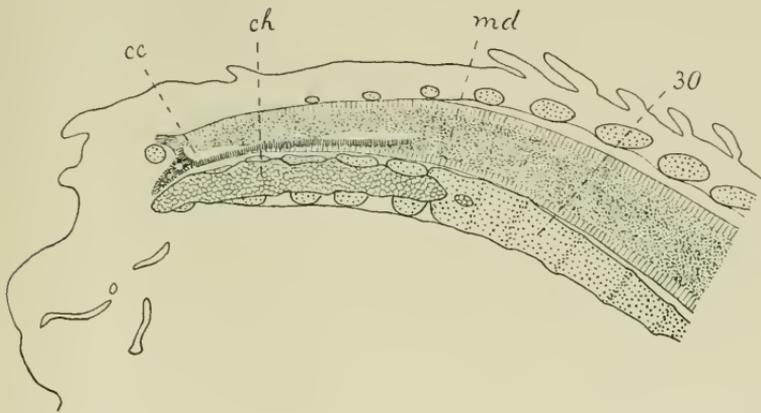
Zu bemerken ist ferner, daß an diesem Exemplar die Parapophysen des 30. Wirbels vollständig fehlen, ein Verhalten, das ich sonst nur einmal bei einem Kaulskelett verzeichnen konnte.

Bei dem anderen 9tägigen Kaulembryo (Textfig. 17 *a*) sind nur 32 Wirbel ausgebildet, hinter denen sich die Chorda noch eine Strecke weit fortsetzt und an ihrem Ende noch einen Rest des Chordastäbchens aufweist. Chorda und Rückenmark ragen nicht bis in die Kloakenhöhle vor, sondern verhalten sich bezüglich ihrer Lage etwa so, wie dies oben für den 8tägigen Kaulembryo (Textfig. 15) beschrieben wurde.

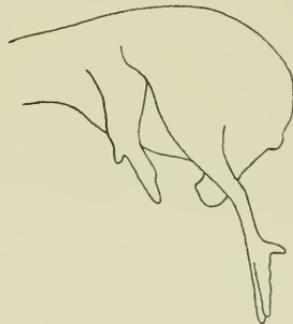
Am anderen Ende der Variationsreihe in bezug auf Wirbelzahl steht ein 10tägiger Embryo (Textfig. 18 *a*). Einen Sagittalschnitt durch das Hinterende desselben bietet uns Textfig. 18.

Die Wirbelkörper sind hinten ziemlich unregelmäßig, jedoch lassen sich an Hand der Querfortsätze und Neuralbogen 37 Wirbel feststellen. Bis zum 35. Wirbel sind die Querfortsätze stark und typisch. Ihre Anordnung entspricht schon derjenigen am erwachsenen Synsacrum. Die Querfortsätze des 36. und 37. Wirbels sind distalwärts verschmolzen und treten wahrscheinlich nicht mit dem Ilium in Verbindung. Zwischen beiden tritt ein Nervenstrang aus, der in seinem Innern ein Lumen aufweist. Dasselbe stellt einen Ausläufer des Zentralkanals dar.

Der Neuralbogen des 33. Wirbels ist der letzte, der oben noch geschlossen ist; bei den folgenden berühren sich die seit-



18a.

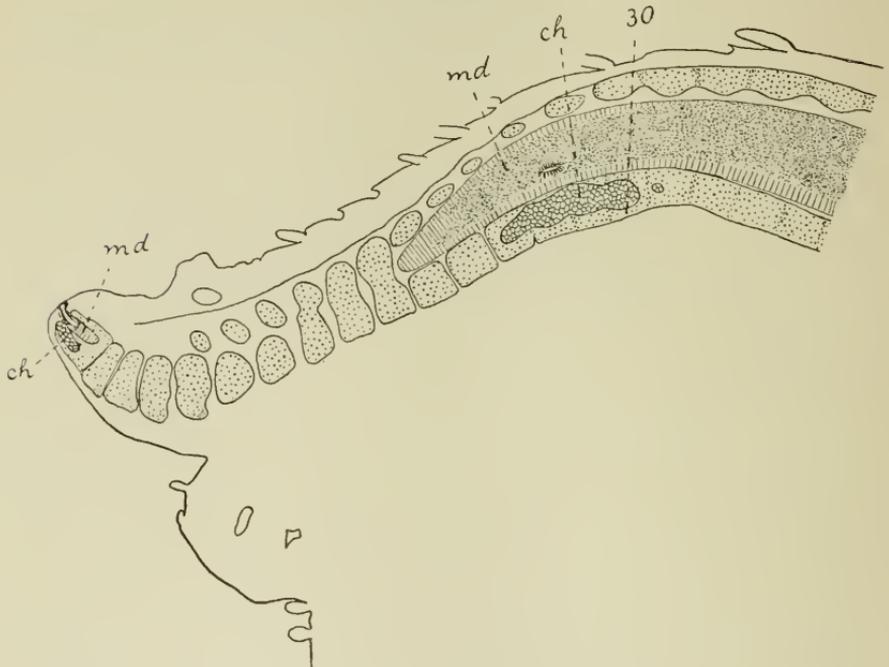


Textfig. 18. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 10 Tage alten Kaulembryos. 18a Körperumriß desselben Embryos. Vergr. 2.

lichen Partien in der Dorsalmediane nicht mehr. Der letzte Wirbel, der 37., weist im Gegensatz zu seinen Vorgängern einen starken, runden, ringförmig geschlossenen Neuralbogen auf, an dem sich einige nach hinten gerichtete Knötchen befinden.

Die Chordaspitze ragt, etwas nach links geneigt, über den 27. Wirbel hinaus und wird wohl später nur ein kleines Knötchen darstellen. Von einem Chordastäbchen ist nichts mehr zu sehen,

Das Rückenmark verläuft ziemlich normal bis ans Ende des Wirbelkanals, wo es, im Bereiche des 37. Wirbels, fast plötzlich abbricht. Über den Neuralbogen des letzten Wirbels zieht ein Nervenstrang nach hinten, der sich in dem schon fast verschwundenen Schwanzhöcker auflöst. Durch die hintere Öffnung des Wirbelkanals tritt ebenfalls ein Nervenstrang hindurch, der wahrscheinlich später resorbiert wird. In seinem Innern finden sich Reste des Zentralkanals.



Textfig. 19. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil und den Schwanz eines 11 Tage 7 Stunden alten normalen Hühnerembryos.

Am Ende des 9. Brüttagcs haben wir beim normalen Embryo alle Wirbel des Pygostyls, mit Ausnahme der beiden hintersten, frei angetroffen. Bei einem 11 Tage 1 Stunde alten Embryo sind nur die beiden vordersten (der 42. und 43. Wirbel) vollständig frei. Der 43. Wirbel ist am ventralen Teil seines Körpers mit dem 44. verbunden, dieser ist mit dem 45., letzterer wieder mit dem 46., der 46. endlich mit dem 47. innig verschmolzen. Dennoch kann man in diesem Falle alle sechs Wirbel deutlich unterscheiden. Das Chordastäbchen ist noch nicht vollständig reduziert. Das Endbläschen hat beträchtlich an Größe abgenommen.

Die Synsakralwirbel sind vom 23. bis zum 34. miteinander verwachsen. Ein 40. Spinalganglion ist noch vorhanden.

In Textfig. 19 ist ein Sagittalschnitt durch die hintere Körperregion eines 11 Tage 7 Stunden bebrüteten Embryos dargestellt. Wie in dem eben erwähnten Falle sind auch hier die drei hinteren Wirbel des Pygostyls (Nr. 45, 46 und 47) miteinander verschmolzen, wobei die Verwachsung zwischen dem 44. und 45. keine sehr innige ist, und die beiden vorderen noch vollständig frei sind. In diesem Falle scheint es höchstwahrscheinlich, daß der 41. Wirbel mit den hinteren zum Pygostyl verschmolzen wäre. In der Medianebene liegt sein Körper dem des 42. Wirbels sehr nahe; außerdem zeigt er, wie die vorderen Wirbel des Pygostols, jene Knorpelverdickung an seiner vorderen unteren Kante, die die einzige Andeutung einer Hämaphyse beim Huhn darstellt. Beim erwachsenen Huhn haben wir diese Hämophysen nur an den vorderen Pygostylwirbeln angetroffen, und zwar waren sie dort verlängert und dienten der Befestigung der Schwanzmuskeln.

Das Chordastäbchen ist bei diesem Objekt vollständig resorbiert, das Endbläschen sehr klein geworden. Ein 40. Spinalganglion ist auch hier, wenn auch von geringer Größe, vorhanden.

Bei diesen beiden Embryonen vom Anfang des 12. Brütages zeigt die Chorda noch die doppelte Einschnürung, doch ist jetzt deutlich zu beobachten, daß in der vorderen Synsakralregion die intervertebrale Einschnürung überwiegt, während in der Schwanzgegend die intravertebrale vorherrscht. Dieses Verhalten der Chorda kommt in Fig. 25 auf Taf. XIV einigermaßen zum Ausdruck. Dieselbe stellt die Becken- und Schwanzwirbelsäule eines 12 Tage alten Embryos dar. Die Figur ist nach einem nach der in der Einleitung erwähnten Aufhellungsmethode behandelten Präparat gezeichnet. Die Chorda tritt deutlich hervor und kann bis zur Spitze des Pygostyls verfolgt werden.

GEGENBAUR (1871) hat schon darauf hingewiesen, daß die „Lendenanschwellung“ der Wirbelsäule beim Embryo im Verhältnis zur Synsakrallänge größer ist als beim Erwachsenen. Bei letzterem entspricht das Verhältnis etwa 2 : 17. Dagegen ergab eine Messung des vorliegenden 12 tägigen Embryos ein Verhältnis von etwa 2 : 7. Was die Querfortsätze anbetrifft, so ist nur zu bemerken, daß am 25. Wirbel die Parapophysen fehlen.

Zum Vergleiche sei das Synsacrum eines gleichalterigen Kaulembryos abgebildet (Taf. XIV, Fig. 26). Die Schwanzwirbelsäule, die die intervertebrale Einschnürung der Chorda

zeigen soll, fehlt hier, so daß nur die intervertebrale Einengung zum Ausdruck kommt. Den Querfortsätzen nach wären nur 36 Wirbel vorhanden. Hinter dem 36. ragt die Wirbelsäule noch um etwa zwei Wirbellängen nach hinten vor. Die Chorda zeigt in diesem Präparat hinten keinen Abschluß. Der 25. Wirbel hat hier gut entwickelte Parapophysen. Die Parapophysen des 30. Wirbels sind ebenfalls stark entwickelt, vielleicht sogar stärker als beim normalen Embryo. Bemerkenswert ist ferner, was schon am erwachsenen Kaulskelett häufig beobachtet wurde, die Tatsache, daß die Querfortsätze der Synsakrokaudalwirbel einem Punkt zustreben.

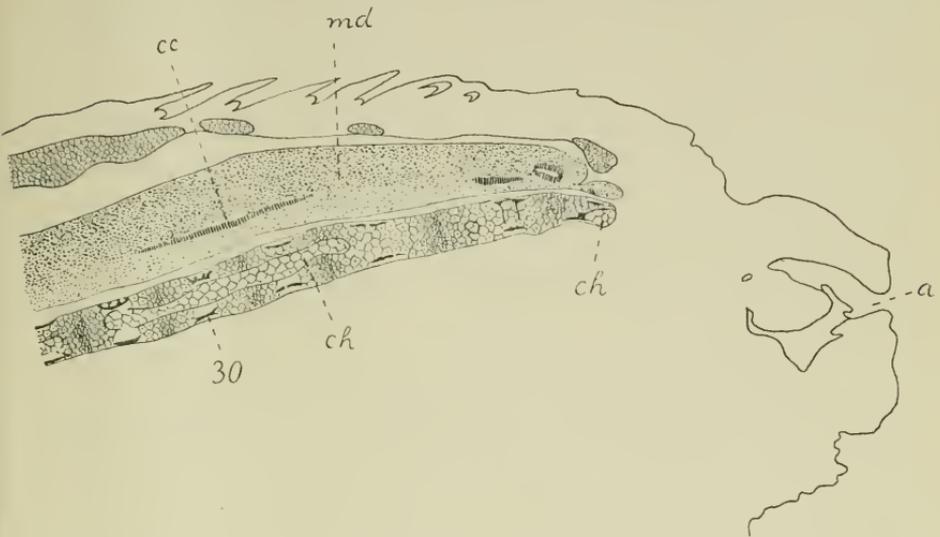
Vom Ende des 15. Brüttagcs habe ich einen Kaulembryo untersucht und das Synsacrum nach dem aufgehellten Präparat abgebildet (Taf. XIV, Fig. 27). Den Querfortsätzen nach sind 35 Wirbel vorhanden. Ein 36. Wirbel ist jedoch noch angedeutet. Verknöcherung der Wirbel ist eingetreten, und zwar in der bekannten Weise, um die Chorda herum. In jedem der hier vorhandenen Wirbel ist ein Knochenkern wahrzunehmen. Diejenigen des 32.—35. Wirbels scheinen ineinander überzugehen. An Hand einer Schnittserie werden wir weiter unten diesen Vorgang genauer betrachten.

Die Chorda zeigt hier nur noch die intervertebrale Einengung. In dem Knochenkern eines jeden Wirbels befindet sich eine Anschwellung der Chorda. Das Verhalten der Querfortsätze bietet nichts Auffallendes: Der 22. Wirbel ohne Rippen, der 25. mit Parapophysen, der 30. und 31. mit stark hervortretenden Parapophysen; die hinteren Querfortsätze streben einander zu.

Textfig. 20 stellt einen Sagittalschnitt durch den hinteren Rumpfteil eines 16tägigen Kaulembryos dar. Einen mehr seitlich gelegenen Schnitt durch denselben Embryo zeigt uns Textfig. 21. Unter Berücksichtigung der Spinalganglien lassen sich in diesem letzteren Schnitt 35 Wirbel feststellen. Distalwärts sind die Querfortsätze aller dieser Wirbel frei. Der 30. und 31. Wirbel haben stark entwickelte, doppelte Querfortsätze. Die Querfortsätze des 32. und 33. Wirbels verschmelzen nahe an den Wirbelkörpern miteinander, ebenso diejenigen des 34. und 35. Wirbels, wie aus Textfig. 21 ersichtlich. Das Verschmelzen dieser Querfortsätze miteinander deutet auf eine nähere Zusammengehörigkeit der betreffenden Wirbel hin.

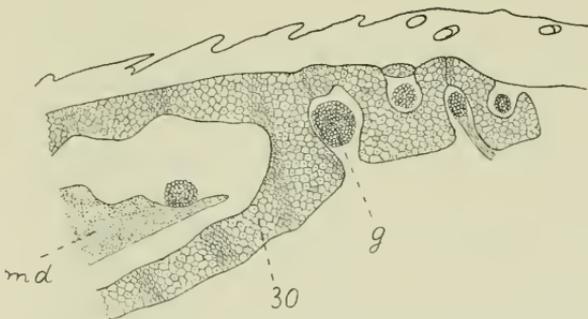
Fassen wir jetzt Textfig. 20 genauer ins Auge. Die verknöcherten Partien der Wirbelkörper sind hier getroffen, und

zwar sehen wir die Verknöcherung in der Mitte eines jeden Wirbelkörpers beginnen. Wollen wir nun aber die Zahl der Wirbel nach den Verknöcherungen feststellen, so erhalten wir



Textfig. 20. Sagittalschnitt durch den hinteren Körperteil eines 16 Tage alten Kaulembryos.

nur 34. Verfolgen wir die Serie, so finden wir, daß der 32. und 33. Wirbelkörper verschmolzen sind und zusammen nur einen Knochenkern besitzen, ebenso der 34. und 35. Demnach ist der



Textfig. 21. Ein seitlicher Sagittalschnitt durch den gleichen Embryo.

letzte, hier zu beobachtende, Wirbel der 36. und nicht der 34., wie es auf den ersten Blick zu sein scheint. Derselbe besitzt nur schwache Querfortsätze.

Dieser Befund ist insofern interessant, als er uns zeigt, daß zwei selbständig angelegte Knorpelgebilde später miteinander

verschmelzen und von einem einzigen Knochenkern aus ossifizieren können.

Die Chorda zeigt bei diesem Objekt nur die intervertebrale Einschnürung. Hinten setzt sie sich bis in die Spitze des Körpers des 36. Wirbels fort, wo sie nur von einer dünnen Membran umgeben wird. Im 36. Wirbel durchbricht sie an einer Stelle die Knorpelhülle und tritt an der Ventralseite aus.

Der Neuralbogen des 32. Wirbels ist oben geschlossen, derjenige des 33., 34. und 35. aber nicht. Der Neuralbogen des 36. Wirbels ist wieder geschlossen, und zwar so, daß nur eine verhältnismäßig kleine Öffnung für den Durchtritt des Rückenmarks frei bleibt. Das Rückenmark sendet einen angeschwollenen, offenbar in Reduktion begriffenen Nervenstrang durch diese Öffnung hindurch.

Von einem gleichalterigen normalen Embryo habe ich Querschnitte durch den 30., 31. und 32. Wirbel angefertigt und den hinteren Teil der Wirbelsäule in Sagittalschnitte zerlegt. Die Querschnitte sollten Auskunft erteilen über die Art und Weise, wie die Verknöcherung in den Parapophysen der Acetabularwirbel und der Synsakraudalwirbel erfolgt, und die Sagittalschnitte über die Entwicklungsvorgänge im Schwanze.

Die Verknöcherung hat in den Parapophysen noch nicht eingesetzt, trotzdem zeigt die Anordnung und Größe der Knorpelzellen mit aller Deutlichkeit, daß die Parapophysen des 30. und 31. Wirbels von einem eigenen Knochenkern aus ossifizieren werden. Die Knorpelzellen sind im Innern der Parapophysen groß und locker verbunden und durch eine Zone kleiner, dichtgedrängter, quergelagerter Zellen von dem in Verknöcherung begriffenen Wirbelkörper getrennt. Der Querfortsatz des 32. Wirbels ist durch eine kleine, rundliche Durchbrechung in Di- und Parapophyse gesondert, deren letzter ganz allmählich in den Wirbelkörper übergeht und zweifellos von diesem aus verknöchert.

Die Längsschnitte weisen ebenfalls interessante Verhältnisse auf. Die hinteren Synsakraudalwirbel sind auch hier alle miteinander verwachsen, mit Ausnahme des letzten (Nr. 36), der noch von dem vorhergehenden Wirbel getrennt ist. Die Chorda ist noch kontinuierlich und zeigt die intervertebrale Einschnürung. Sie wird besonders von den beiden Seiten und von oben her eingengt. Sie erstreckt sich bis in die Spitze des Pygostyls, und tritt vermittelst einer Durchbrechung der dorso-posterioren Wand des letzten Wirbelkörpers mit dem Wirbelkanal in Verbindung.

Die äußerste, dorsalwärts geneigte Spitze der Chorda ist also von Knorpelsubstanz nicht bedeckt.

Die Verknöcherung ist schon bis zum 43. Wirbel fortgeschritten. Auch die Beschaffenheit der Knorpelzellen der übrigen Wirbel des Pygostyls weist auf die bevorstehende Verknöcherung hin. Im Pygostyl ist nur der 1. Wirbel (Nr. 42) noch frei, der 2. ist nur vermittels seiner Hämaphyse mit seinem vorderen Nachbarn verwachsen. Zwischen dem 2. und 3. ist nur um die Chorda herum eine Trennungsnah wahrzunehmen. Die drei hinteren (Nr. 45, 46 und 47) sind eng miteinander verwachsen, obwohl auf diesem verknöcherten Stadium die einzelnen Elemente viel deutlicher zu unterscheiden sind, als auf den früheren Stadien.

Die Wirbelbogen sind jetzt alle geschlossen, mit Ausnahme derjenigen des 44., 45. und 46. Wirbels, an denen in der dorsalen Mittellinie eine geringe Unterbrechung zu konstatieren ist. An seinem Ende ist der Wirbelkanal ringförmig, und öffnet sich fast ohne Einschnürung nach hinten. Eine andere in Querschnitte zerlegte Serie eines 16 Tage 1 Stunde alten Embryos erteilt über diese Verhältnisse genaue Auskunft.

Der Zentralkanal endigt etwa im Bereiche des vorletzten Pygostylwirbels. Das ganze Rückenmark kommt unmittelbar darauf zum Abschluß und läßt nur einen unscheinbaren Nerven durch die hintere Öffnung des Wirbelkanals in die umgebenden Gewebspartien austreten. Dieser Nerv weist Reduktionserscheinungen auf und kann nur eine kurze Strecke verfolgt werden. Ich glaube nicht, daß wir es hier mit einer Zurückziehung des Endbläschens in das Innere des Wirbelkanals zu tun haben, sondern daß hier eine Resorption des hinteren Endes des Rückenmarkes, ähnlich dem bei Säugetierembryonen beobachteten, vorliegt, zumal wir früher schon beobachtet haben, daß dasselbe überall, wo es nachweisbar ist, eng mit dem Körperepithel verwachsen ist und hier an Ort und Stelle an Größe abnimmt.

Auf Taf. XIV, Fig. 28 ist die Becken- und Schwanzwirbelsäule eines aufgehellten 17 tägigen Embryos dargestellt. Die Verknöcherung der Wirbelkörper (in der Zeichnung weiß gelassen) ist unter der Lupe bis zum Anfange der Kaudalregion zu konstatieren, in Wirklichkeit aber hat sie schon sämtliche Wirbel ergriffen. Die Chorda bietet folgendes Bild: intervertebral ist sie eingeengt, und zwar vorn mehr als hinten, intravertebral dagegen leicht angeschwollen.

Am 25. Wirbel fehlen die Parapophysen, im übrigen sind die Querfortsätze normal. Die Parapophysen des 30. und 31. Wirbels sind stark und übertreffen sämtliche übrigen Querfortsätze an Länge. Die vier vorderen Wirbel des Pygostyls sind deutlich voneinander abgegrenzt, die beiden letzten dagegen verwachsen.

Das Verhältnis zwischen Breite der Lendenanschwellung und Länge der Beckenwirbelsäule ist kleiner als beim 12tägigen Embryo. Dort ergab sich ein Verhältnis von 2:7, hier beträgt es 2:8.

An Längsschnitten durch einen gleichalterigen Embryo kann man erkennen, daß jetzt alle sechs Wirbel des Pygostyls miteinander verwachsen sind, obwohl die Trennungsnähte an den vorderen noch sehr deutlich sind. Am hinteren Ende des Pygostyls zeigt der Wirbelkanal eine Einengung, die später verschlossen wird. Das Rückenmark erstreckt sich bis in die Nähe dieser Öffnung, sendet aber keinen Nerven hindurch. Der Zentralkanal schließt sich etwas weiter vorn als beim 16tägigen Embryo.

Die Chorda ist durch die ganze Wirbelsäule hindurch zu verfolgen und öffnet sich im letzten Wirbel nach außen, jedoch nicht wie beim 16tägigen Embryo nach oben, sondern nach unten. Dieser Unterschied ist von nebensächlicher Bedeutung.

Die Verknöcherung der Wirbelkörper greift jetzt rasch um sich. Bei einem 19tägigen Kaulembryo (Taf. XIV, Fig. 29) ist zwischen je zwei Wirbelkörpern nur ein Streifen Knorpelsubstanz übrig geblieben. Die Querfortsätze verhalten sich normal. Der 22. Wirbel ist rippenlos, der 25. besitzt Parapophysen und der 30. und 31. doppelte Querfortsätze. Diese beiden letzten Wirbel, die Acetabularwirbel, zeigen jetzt erst dasjenige Merkmal, auf Grund dessen sie sich von den folgenden Wirbeln unterscheiden, indem nämlich ihre Parapophysen von einem besonderen Ossifikationspunkte aus verknöchern, nicht dagegen vom Wirbelkörper aus, wie das für die Querfortsätze der übrigen Wirbel gilt. Daß diese selbständig ossifizierenden Parapophysen Rippenrudimente darstellen, ist schon erwähnt worden. Ich komme unten nochmals auf diesen Punkt zurück.

Im ganzen lassen sich 35 Wirbel mit ausgebildeten Querfortsätzen feststellen. Dann folgt noch einer, bei dem aber nur die seitlichen Partien ausgebildet sind. Diese würden beim Erwachsenen wahrscheinlich nur als hintere Fortsätze des 35. Wirbels erscheinen.

Es verdient ferner unsere Aufmerksamkeit das Verhalten der Chorda. Im hinteren Synsakralbezirk verhält sie sich noch wie früher, d. h. stellt einen zusammenhängenden, intervertebral eingeengten, intravertebral angeschwollenen Strang dar. Die intervertebrale Einschnürung wird weiter vorn immer stärker, bis diese Partie der Chorda vollständig verdrängt wird. Wir sehen also in dem vorderen Synsakralteil die intravertebralen Anschwellungen noch deutlich, die intervertebralen Partien dagegen verschwunden.

Zum Vergleiche habe ich einen unmittelbar vor dem Auschlüpfen stehenden normalen Embryo abgebildet (Taf. XIV, Fig. 30). Über das Synsacrum ist betreffs Verknöcherung, Verhalten der Chorda, der Querfortsätze usw. nichts zu dem über das letzte Stadium Gesagten hinzuzufügen. In der Schwanzwirbelsäule kann die Chorda bis zur Spitze verfolgt werden. Die Verknöcherungen der Wirbelkörper sind hier schon bei Lupenvergrößerung in den Wirbeln des Pygostyls zu sehen. Das Verhältnis von Breite der Lendenanschwellung zur Länge der gesamten Beckenwirbelsäule beträgt etwa 2:10 (wie dies schon GEGENBAUR [1871] angab).

Obgleich die Herstellung von Mikrotomschnitten von einer auf diesem Stadium stehenden, sehr stark verknöcherten Wirbelsäule mit großen Schwierigkeiten verbunden ist, ist es mir doch gelungen, Serien von 20  $\mu$  dicken Längsschnitten durch den Schwanz zweier 22 Tage alten, schon 1 Tag ausgeschlüpfen Hühnchen zu erhalten. Dieselben belehren uns über das Verhalten der Schwanzspitze bei den Kücken. Die Chorda ist, wo noch vorhanden, verknorpelt und durchzieht mit ihren typischen Anschwellungen und Einschnürungen die vorderen freien Schwanzwirbel. In den hinteren Wirbelkörpern fällt die intervertebrale Anschwellung der Verknöcherung anheim. In den Wirbeln des Pygostyls ist diese Partie nicht mehr zu erkennen. Die intervertebrale Partie ist als dünner Knorpelstrang zwischen allen Wirbelkörpern, mit Ausnahme der beiden letzten, die einheitlich ohne Zwischenknorpel verknöchert sind, nachweisbar. Es ist auffallend, daß, obwohl die Verknöcherung der Wirbel von vorn nach hinten fortschreitet, die Wirbel des Pygostyls denen der Kaudalregion jetzt in der Verknöcherung voraus sind.

Der Wirbelkanal ist hinten, obwohl eng, doch noch offen. Das Rückenmark reicht bis an die Öffnung und scheint sogar einige Nervenfasern in das die Öffnung verschließende Gewebe

zu schicken. Der Teil des Rückenmarkes, der im Pygostyl liegt ist im Vergleich zum 17tägigen Embryo bedeutend reduziert.

Das letzte Entwicklungsstadium, das ich untersucht hatte, ist ein 16 Tage altes Kücken. Becken und hintere Wirbelsäule desselben sind auf Taf. XIII, Fig. 31 dargestellt. Die Zeichnung wurde nach einem mit Methylgrün und Alizarin gefärbten und in Benzol und Schwefelkohlenstoff aufgehellten Präparat ausgeführt. Knorpel habe ich grün dargestellt.

Die Verknöcherung der Wirbelkörper ist, wenigstens in der vorderen Synsakralregion, nicht viel weiter vorgeschritten, als beim eben ausgeschlüpften Hühnchen. Die Verknöcherung der Wirbelbogen hat sich bedeutend nach unten ausgedehnt, so daß man sie jetzt in der Ventralansicht sehen kann. Nur ein Knorpelstreifen ist zwischen den verknöcherten Wirbelkörpern und Wirbelbogen übrig geblieben. Die Querfortsätze des 21., 22. und 23. Wirbels verknöchern von dem Neuralbogen aus. An ihren Enden befinden sich noch Knorpelreste. Die Parapophysen des 24. und, wenn solche vorhanden, auch diejenigen des 25. Wirbels sind auf diesem Stadium noch vollkommen knorpelig. Auch bei einem einen Monat alten Hühnchen, dessen Becken in gleicher Weise behandelt wurde, fand ich diese Parapophysen noch knorpelig. Es ist zu erwarten, daß sie, ähnlich wie es PARKER (1891) für *Apteryx* angibt, vom Wirbelkörper aus ossifizieren werden. Es fehlen mir aber weitere Belege für diese Annahme. Sicher ist, daß sie keinen eigenen Knochenkern besitzen.

Die Parapophysen der Acetabularwirbel (Nr. 30 und 31) zeigen in sehr schöner Weise ihre selbständigen Verknöcherungen. Die Querfortsätze aller Synsakrokaudal- und Kaudalwirbel (mit Ausnahme der Diapophysen des 32. Wirbels [s. unten]) verknöchern vom Wirbelkörper aus.

Die Diapophysen einer ganzen Anzahl Synsakralwirbel verknöchern, wie die Parapophysen der Acetabularwirbel, von einem selbständigen Ossifikationspunkte aus. Dieses eigentümliche Verhalten ist, meines Wissens, noch bei keinem Vogel beobachtet worden, obwohl ich überzeugt bin, daß es sich bei vielen anderen Vögeln ebenfalls wird nachweisen lassen. Wie aus Fig. 31, Taf. XIII und in noch klarerer Weise aus Fig. 32, Taf. XIII, die die Dorsalansicht eines Ausschnittes aus der vorigen Figur darstellt, zu ersehen ist, sind es die Diapophysen des 27.—32. Wirbels, die diese Eigentümlichkeiten aufweisen. Es fragt sich nun, ob diese Erscheinung im gleichen Sinne gedeutet werden muß, wie

die selbständige Verknöcherung der Parapophysen des 30. und 31. Wirbels, d. h. ob diese Diapophysen als Rippenrudimente aufgefaßt werden müssen. Diese Auffassung wird aber sofort hinfällig, wenn wir in Betracht ziehen, daß wir dann zwei Rippenrudimente am 30. und 31. Wirbel hätten. Meiner Ansicht nach handelt es sich einfach um selbständig ossifizierende Epiphysen, die, infolge der eigentümlichen Ausgestaltung und Befestigungsart des Beckens, sich stark verlängerten. Selbständig ossifizierende Epiphysen kennen wir auch aus der Lendengegend der Säugetiere, weiter von den vielen Röhrenknochen. Außerdem kennen wir Fälle von einheitlichen Knochen, die von mehreren Ossifikationspunkten aus verknöchern, so z. B. das Olekranon (vgl. FAWCETT, 1905) und verschiedene Schädelknochen, besonders die Hinterhauptsschuppe, die normalerweise sechs solcher Kerne aufweist (vgl. STIEDA, 1892). Wir brauchen also für diese überzähligen Knochenkerne der Diapophysen der Synsakralwirbel keine neu hinzukommenden Elemente anzunehmen, sondern dürfen ihr Verhalten als eine Anpassungserscheinung an ihre Länge auffassen.

Das Pypostyl dieses 16 Tage alten Hühnchens setzt sich aus fünf Knochenelementen zusammen. Wir haben in der Entwicklung beobachten können, wie das letzte Stück aus zwei verschmolzenen Wirbeln entsteht, so daß die fünf Knochenelemente sechs Wirbeln entsprechen.

Ein entsprechendes Stadium eines 10 Tage alten Kaulhühnchens ist auf Taf. XIII, Fig. 33 abgebildet. Am 25. Wirbel sind Parapophysen ausgebildet, die wie diejenigen des 24. noch knorpelig sind. Die Diapophysen des 27.—32. Wirbels sind wieder selbständig verknöchert. Bei diesem Exemplar fehlen die Parapophysen am 30. Wirbel, ein Verhalten, daß ich bei Kaulhühnern sonst nur einmal, und zwar bei einem 9tägigen Embryo gefunden habe. Die Parapophysen des 31. Wirbels haben eigene Knochenkerne, wogegen die Querfortsätze der hinteren Wirbel, wie beim normalen Hühnchen, vom Wirbelkörper aus verknöchern.

Das Verhalten der Parapophysen der Acetabularwirbel bei diesem Objekt würde dafür sprechen, daß der 30. und 31. Wirbel immer die primären Sakralwirbel repräsentieren, so daß, wenn der 30. seine Parapophysen einbüßt, die Synsakrosakralregion nicht einfach um einen Wirbel nach hinten verschoben wird, und der nächstfolgende Wirbel (Nr. 32) die Merkmale eines Acetabularwirbels übernimmt. Inwieweit diese Voraussetzung, die natürlich für die ROSENBERGSCHE Auffassung der Wirbelhomologie

sprechen würde, gerechtfertigt ist, werden wir weiter unten unter Berücksichtigung der Verhältnisse bei einer größeren Anzahl Individuen erörtern.

An dem Synsacrum dieses 10tägigen Kaulhühnchens sind 35 Wirbel ausgebildet, deren beide letzte einen einheitlichen Knochenherd aufweisen, ähnlich dem des oben besprochenen 16tägigen Kaulembryos. Der Wirbelkanal ist hinten offen.

Zu bemerken ist noch, das die Crista ischiosacralis hier beim Hühnchen keinen selbständigen Knochenkern aufweist, wie HAY (1885 und 1887) für eine Reihe von Vögeln angibt.

Zur Entscheidung des oben berührten Problems habe ich noch eine Reihe ausgeschlüpfter, nach der Aufhellungsmethode behandelter Hühnchen untersucht. Auf eine ausführliche Darstellung der einzelnen Objekte verzichte ich. Es soll nur das Wesentliche aus den Ergebnissen dieser weiteren Untersuchungsreihe Erwähnung finden.

Bei der Mehrzahl der untersuchten Objekte wiesen nur der 30. und 31. Wirbel Sakralrippen auf, d. h. nur die Parapophysen dieser Wirbel zeigten eine selbständige Verknöcherung. Dieses Verhalten ist nach GEGENBAUR (1871) die Regel. Auf diesem Verhalten basieren seine Ausführungen über die Homologie der primären Sakralwirbel. Nun haben meine Untersuchungen aber ergeben, daß recht beträchtliche Abweichungen von diesem Verhalten vorkommen können. Ich zähle die Variationen ihrer numerischen Sukzession entsprechend auf:

Bei einem Kaulhühnchen sind nur die Parapophysen des 30. Wirbels selbständig verknöchert, diejenigen des 31. aber vom Wirbelkörper aus, d. h. nur der 30. Wirbel besitzt Sakralrippen.

Hierauf folgt das normale Verhalten mit Sakralrippen am 30. und 31. Wirbel.

Daran schließt sich das oben beschriebene Kaulhühnchen, bei dem die Parapophysen des 30. Wirbels fehlen, und nur der 31. Wirbel Sakralrippen besitzt.

Es folgt ein normales Hühnchen, bei dem die Parapophysen des 30. Wirbels ebenfalls fehlen, dagegen der 31. und 32. Wirbel Sakralrippen aufweisen.

Zuletzt kommt der Fall eines normalen Hühnchens, bei dem auch die Parapophysen des 30. Wirbels fehlen, der 31., 32. und 33. Wirbel dagegen Sakralrippen besitzen.

Als erstes Glied in dieser Reihe müßten eigentlich die Fälle stehen, in denen der 29. Wirbel Parapophysen trägt, denn es kann doch keinem Zweifel unterliegen, daß diese Parapophysen Sakralrippen darstellen. Da ich aber keinen solchen Fall auf dem Stadium der Verknöcherung beobachtet habe, kann ich auch keine genauere Angaben über die Sakralrippen dieser Objekte machen.

In dem Kapitel über die Homologie der Wirbel habe ich auf die Schwierigkeit einer Regioneinteilung, infolge der Variabilität der Acetabularwirbel hingewiesen, und der Hoffnung Ausdruck verliehen, die Embryogenese könnte uns eventuell eine Lösung dieses Problems bringen. Diese Erwartung basierte auf folgender Überlegung: Wären der 30. und 31. die einzigen Wirbel, deren Parapophysen, wenn vorhanden, selbständig ossifizieren, d. h., würden nur diese beiden Wirbel Sakralrippen tragen, so hätte man guten Grund, sie unter allen Umständen, wie ihre Querfortsätze auch ausgebildet gewesen sein mögen, als die primären Sakralwirbel aufzufassen. Dem ist nun aber nicht so. Wir haben gesehen, daß der 29.—33. Wirbel Sakralrippen aufweisen können. Es ist kaum zu erwarten, daß eine Wildvogelart eine ebenso starke Variabilität aufweisen wird, wie die domestizierten Hühnerassen, die in bezug auf Acetabularwirbelzahl ausgesprochene Inkonstanz zeigen. Die oben gemachte Angabe, das Huhn besitze nur zwei Acetabularwirbel (Nr. 30 und 31), war, wie ich daselbst schon betonte, durch die Anforderungen einer morphologischen Darstellung, die sich an das Typische zu halten hatte, bedingt.

Die verschiedenartige Ausbildung der Parapophysen der Acetabular- und vorderen Synsakrokaudalwirbel ist, wie früher erwähnt, bedingt durch die Anforderungen, die an das Synsacrum von seiten des Acetabulum gestellt werden. Ist nun die Parapophyse stark ausgebildet und von der Diapophyse getrennt, so wäre der Verknöcherungsprozeß, wollte er vom Wirbelkörper aus die Parapophyse der ganzen Länge nach ergreifen, sehr erschwert. Es ist daher nicht zu verwundern, daß die Verknöcherung dieser langen Stangen von einem in der Mitte gelegenen Punkte aus erfolgt. Aus dem gleichen Grunde wird es verständlich, daß die langausgezogenen Diapophysen des 27.—32. Wirbels von einem eigenen Knochenkern aus ossifizieren.

Beim Huhn hätten wir also eine Acetabularregion, deren Wirbelzahl zwischen 1 und 3 schwankt. Wenn die Variabilität bei einer und derselben Art eine so große ist, kann es uns nicht

wundernehmen, daß die Acetabularwirbelzahl der ganzen Vogelklasse ebenfalls keine konstante ist.

Zum Schlusse gebe ich wieder eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Entwicklungsvorgänge vom 9. Brütstage bis kurz nach dem Ausschlüpfen:

1. Im Verlaufe des 9. und 10. Brütstages werden die Wirbel knorpelig fast vollständig vorgebildet. Am langsamsten erfolgt die Ausbildung der Neuralbogen; am Ende des 16. Brütstages sind diejenigen der mittleren Wirbel des Pygostyls noch nicht ganz geschlossen. Der Verschluß erfolgt erst kurz vor dem Ausschlüpfen.

2. Im Laufe des 9. Brütstages beginnt die Verwachsung der synsakralen Wirbel und zwar in der Synsakrolumbalregion. Am 12. Brütstage ist die Verwachsung bis zum 33. Wirbel vorgeschritten und am 16 bis zum 35. Der 36. Wirbel kann später noch mit den anderen verwachsen, kann aber auch frei bleiben.

3. Die Wirbel des Pygostyls verschmelzen miteinander in der Richtung von hinten nach vorn. Vor dem 9. Brütstage sind nur die beiden hintersten verschmolzen, am Ende des 10. die drei hintersten (Nr. 45, 46 und 47). Im Verlaufe des 12. Brütstages verschmilzt der 44. Wirbel mit den hinteren und am Ende des 16. Brütstages ist auch er vermittels seiner Hämaphyse mit dem 43. verbunden. Am Ende des 17. Brütstages sind alle sechs Wirbel des Pygostyls miteinander verschmolzen. Der 42., 43. und 44. Wirbel (ev. auch der 41.) sind die einzigen, die Hämaphysen besitzen.

4. Die Chorda zeigt am 9. Brütstage, besonders in der Kaudalregion, in sehr schöner Weise die doppelte Einschnürung: eine inter- und eine intravertebrale. Am 12. Brütstage ist in der vorderen Synsakralregion ausschließlich die intervertebrale, in der Kaudalregion dagegen vorwiegend die intravertebrale Einengung zu beobachten. Auf den späteren Stadien ist nur die intervertebrale Einschnürung wahrzunehmen. Die intervertebralen Partien werden gegen Ende des Embryonallebens vollständig verdrängt, so daß nur die intervertebralen Anschwellungen übrig bleiben. Beim ausgeschlüpften Hühnchen ist der noch vorhandene Teil der Chorda zum größten Teil verknorpelt oder verknöchert. An ihrer hinteren Spitze ist die Chorda von Knorpelsubstanz frei. Das Chordastäbchen verschwindet beim normalen, sowie beim Kaulembryo etwa im Laufe des 11. Brütstages.

5. Das Endbläschen des Rückenmarkes behält seine Lage an dem Körperepithel der Schwanzspitze bei. Hier nimmt es an Größe ab, bis zu völligem Schwunde (wahrscheinlich am 14. oder 15. Brüttage). Derjenige Teil des Rückenmarkes, der über den Wirbelkanal hinaus ragt, wird reduziert, so daß am Ende des 16. Brüttages nur ein dünner Nerv durch die hintere Öffnung des Wirbelkanals hindurchzieht. Diese Öffnung wird allmählich enger, jedoch erfolgt der Verschuß derselben erst postembryonal.

6. Gleichzeitig mit der Reduktion des hinteren Endes des Rückenmarkes erfolgt eine Rückbildung der hinteren Spinalganglien. Auf den früheren Entwicklungsstadien gelangen in der Regel 42 Spinalganglien zur Ausbildung. Diese Zahl wird in den späten Embryonalstadien auf 39 reduziert.

7. Die Anschwellung der Wirbelsäule in der Synsakrolumbalgegend ist im späten Embryonalleben eine beträchtlichere als beim erwachsenen Tier. Das Verhältnis zwischen Breite der „Lendenanschwellung“ und Länge der gesamten Beckenwirbelsäule beträgt beim 12tägigen Embryo 2:7, beim 17tägigen 2:8, beim ausgeschlüpften Hühnchen 2:10 und beim erwachsenen Huhn 2:17.

8. Im Verlaufe des 14. Brüttages tritt die Verknöcherung der Wirbelkörper im vorderen synsakralen Abschnitte ein und schreitet dann von vorn nach hinten vor. Am 16. Brüttage ist die Verknöcherung bis zum 43. Wirbel gediehen und am 17. bis zur Spitze des Pygostyls. Der 5. und 6. Wirbel des Pygostyls (Nr. 46 und 47) verknöchern von einem gemeinsamen Kern aus, die übrigen jeder für sich. Beim Kaulembryo verknöchern die hinteren Wirbel gelegentlich auch paarweise von einem Knochenkern aus.

9. Die Querfortsätze des 21., 22. und 23. Wirbels verknöchern vom Wirbelbogen, die Diapophysen des 24. und 25. Wirbels ebenfalls vom Wirbelbogen, ihre Parapophysen dagegen wahrscheinlich vom Wirbelkörper aus. Die Diapophysen des 26. Wirbels verknöchern vom Wirbelbogen aus, dagegen weisen diejenigen des 27. bis 32. Wirbels eigene Knochenkerne auf. Die Parapophysen der Acetabularwirbel haben eigene Knochenkerne, die Rippenrudimente darstellen. Die Querfortsätze der Synsakrokaudal- und Kaudalwirbel verknöchern vom Wirbelkörper aus.

10. In der Regel besitzen der 30. und 31. Wirbel Sakralrippen; es können aber auch Sakralrippen am 29., 32. und sogar

33. Wirbel auftreten. Die Zahl der mit Sakralrippen ausgestatteten Acetabularwirbel schwankt zwischen 1 und 3.

### Rückblick.

Betrachten wir noch einmal im Zusammenhange den Verlauf der Ontogenese unter besonderer Berücksichtigung derjenigen Momente, die in der obigen Darstellung zurücktreten mußten.

Zunächst hebe ich hervor, daß in bezug auf die Schwanzlosigkeit die Embryologie das gleiche Ergebnis gezeitigt hat, wie die Morphologie und die Züchtungsversuche, nämlich, daß wir es hier mit einer rein alternativen Vererbung zu tun haben. Die morphologische Untersuchung hat uns durch die Analyse der Variationsbreite gelehrt, daß keine Übergangsformen vorkommen. Die Züchtungsversuche mit normal beschwänzten Hühnern haben ergeben, daß keine intermediären Bastarde resultieren. Die Embryogenese endlich hat gezeigt, daß wir es bei den jüngsten Embryonen schon mit ebenso ausgesprochen schwanzlosen Individuen zu tun haben, wie bei den Erwachsenen. Es wird die gleiche (reduzierte) Zahl von Wirbeln (im Durchschnitt etwa 35) angelegt, die zur Ausbildung gelangt. Es wird also nicht etwa die normale Zahl angelegt und durch Einwirkung äußerer Faktoren später eine Reduktion eingeleitet.

Verfolgen wir nun das Schicksal der Chorda dorsalis beim normalen Embryo. Schon bei sehr jungen Embryonen treffen wir sie wohl differenziert an. Die charakteristische Vakuolisierung ihrer Zellen beginnt frühzeitig und schreitet von vorn nach hinten fort, wie überhaupt die gesamte Differenzierung und Entwicklung sich in dieser Richtung vollzieht. Im Laufe des 6. Brüttagcs macht sich eine intervertebrale Einschnürung in dem bis dahin einheitlichen Chordastrang bemerkbar. Es tritt dann im Verlauf der nächsten Tage eine intravertebrale Einschnürung zu der intervertebralen hinzu. Dieser Zustand ist etwa am 9. Tage am ausgesprochensten (vgl. Textfig. 16). Die Chorda ist dann perlschnurartig und zwar sind doppelt so viele Perlen als Wirbel (in der Thorakalregion dreimal so viele) vorhanden. Die intravertebrale Einschnürung überwiegt eine zeitlang in der Schwanzregion, tritt dann aber zurück, so daß wir auf späteren Stadien nur eine intervertebrale wahrnehmen. Die intervertebralen Partien der Chorda werden dann vollständig verdrängt, die übrigbleibenden Reste verknorpeln, um schließlich (nach dem Ausschlüpfen) zu verknöchern.

Von diesem Verhalten weicht der Kaulembryo nur insofern ab, als die Chorda bei ihm, entsprechend der geringeren Wirbelzahl, viel kürzer angelegt wird.

Beim normalen, sowie beim Kaulembryo, wird die Chorda „zu lang“ angelegt, d. h. die Chordaspitze ragt in beiden Fällen über den letzten Wirbel nach hinten vor. Dieses „Chordastäbchen“ wird dann etwa bis zum 11. Brütstage völlig resorbiert. Beim normalen Embryo setzt sich die Chorda auf jüngeren Stadien ohne Übergang in die sog. indifferente Schwanzspitze fort (vgl. Textfig. 8); sie verschwindet etwa am 7. Brütstage. Beim Kaulembryo kommt eine indifferente Schwanzspitze nicht vor.

Das Rückenmark geht beim normalen Embryo in die indifferente Schwanzspitze über. Wenn diese verschwindet (im Laufe des 6. oder 7. Brütstages), bildet sich ein sog. „Endbläschen“ am hinteren Ende des Rückenmarkes aus. Dasselbe liegt dem Körperepithel der Schwanzspitze eng an (vgl. z. B. Textfig. 14) und behält diese Lage bei, bis zu seiner Reduktion (etwa am 14. Brütstage).

Das Rückenmark ragt zunächst auch über den letzten Wirbel hinaus. Diese hintere Partie wird später samt „Endbläschen“ reduziert, so daß das Rückenmark beim ausgeschlüpften Hühnchen etwas vor der Spitze der Wirbelsäule endigt. Hand in Hand mit dieser Verkürzung geht eine Reduktion der Spinalganglien. Während etwa 42 angelegt werden, gelangen nur mehr im Durchschnitt 39 zur Ausbildung.

Beim Kaulembryo endigt das Rückenmark, da hier keine indifferente Schwanzspitze vorhanden ist, schon beim 4tägigen Embryo frei im Mesenchymgewebe. Das hintere Ende weist immer Unregelmäßigkeiten auf. Der Zentralkanal ist hier häufig angeschwollen und sendet Ausläufer in die Fortsätze des Rückenmarkes; diese letzteren erfahren eine mehr oder weniger vollständige Reduktion.

Die Wirbel selber bieten die interessantesten Verhältnisse dar. Beim normalen Embryo werden im Durchschnitt etwa 49 Urwirbel angelegt. Es gelangen in der Regel 47 knöcherne Wirbel zur Ausbildung. Auf den jüngsten Stadien entwickeln sich die hintersten Wirbel aus der indifferenten Schwanzspitze heraus.

Im Laufe des 6. Brütstages fangen die Wirbel an zu verknorpeln. Dieser Prozeß ist im 9. Brütstage beendet. Die Verknöcherung der Wirbelkörper beginnt im Laufe des 14. Brütstages

in der synsakralen Region und schreitet in der gleichen Richtung fort, wie die Verknorpelung, also von vorn nach hinten.

Die Verwachsung der synsakralen Wirbel beginnt in der Synsakrolumbalregion und schreitet nach beiden Richtungen hin fort. Am Ende des 16. Brüttagcs ist die Verwachsung bis zum vorletzten Synsakralwirbel (Nr. 35) vorgeschritten.

Die Verschmelzung der Wirbel des Pygostyls geht entsprechend der Phylogenese in der umgekehrten Richtung vor sich. Schon am 8. Brüttage verschmelzen die beiden hintersten Wirbel (Nr. 46 und 47) miteinander. Die Verwachsung schreitet dann von hinten nach vorn fort, bis im Laufe des 17. Brüttagcs der vorderste Pygostylwirbel (Nr. 42) mit den hinteren verschmilzt. Das Pygostyl setzt sich demnach aus sechs Wirbeln zusammen.

Besonders interessant ist die Anlage und Ausbildung der Wirbelquerfortsätze und der Rippen. Wir haben gefunden, daß die Umbildungen, die diese Gebilde im Laufe der Ontogenese durchmachen, uns eine glänzende Bestätigung des biogenetischen „Grundgesetzes“ liefern. Diese Vorgänge sind bei der Darstellung der Entwicklung des 8. Brüttagcs ausführlich erörtert und ihre theoretische Bedeutung hervorgehoben worden. Eine Wiederholung dieser Ausführungen an dieser Stelle dürfte daher überflüssig sein.

Besonders interessant ist ferner die Art der Verknöcherung der Wirbelquerfortsätze. Es hat sich ergeben, daß die Gestalt des Querfortsatzes bestimmend wirkt auf die Art der Verknöcherung (ob von einem eigenen Knochenkern aus oder nicht). So verknöchern die stark verlängerten und schlanken Diapophysen des 27.—32. Wirbels von einem eigenen Ossifikationspunkt aus, ohne daß wir berechtigt wären anzunehmen, es handle sich hier um selbständige Elemente; dagegen deuten die selbständigen Ossifikationskerne der Parapophysen der Acetabularwirbel auf ihre morphologische Bedeutung als Sakralrippen hin (vgl. Taf. XIII, Figg. 31 und 32 und Taf. XIV, Fig. 30).

Die Zahl der Acetabularwirbel erwies sich in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der morphologischen Untersuchung als eine variable. In der Regel gibt es nur zwei Acetabularwirbel und zwar Nr. 30 und 31. Die Zahl kann aber auch 1 oder 3 betragen. Es können sich der 29.—33. Wirbel zu Acetabularwirbeln ausgestalten. Immer lassen sie sich an dem selbständigen Verknöcherungskern ihrer Parapophysen erkennen.

Von diesen Vorgängen zeigt die Entwicklung des Kaulhuhns keine nennenswerte Abweichung, mit Ausnahme des schon erwähnten Mangels eines hinteren Abschnittes der Wirbelsäule. Über die Faktoren, die diese Verkürzung der Wirbelsäule bedingen, hat uns die Embryologie keinen Aufschluß erteilt. Wir haben nur feststellen können, daß, während beim normalen Embryo eine Neubildung von Segmenten aus der indifferenten Schwanzspitze bis etwa zum Anfange des 5. Brüttagcs erfolgt, diese Bildung beim Kaulembryo schon am Schlusse des 3. Brüttagcs nicht mehr vorhanden ist, daß also beim Kaulembryo der Mutterboden für die Entwicklung neuer Segmente bereits frühzeitig erschöpft ist. Ferner haben wir häufig eine ventrale Knickung der Wirbelsäule ungefähr im Bereiche des 32. oder 33. Wirbels beobachtet und konstatiert, daß diese Knickung die häufige Verlagerung des Endes der Wirbelsäule in die Kloakenhöhle bedingt. Infolge dieser Lage ist ein Weiterwachsen der Wirbelsäule ausgeschlossen. Über die Ursache der Schwanzlosigkeit geben uns jedoch alle diese Beobachtungen keine Auskunft.

Noch eine Schlußbemerkung über die Schwanzlosigkeit. Wir haben gesehen, daß beim Kaulembryo keine sekundäre Reduktion der Wirbel stattfindet, sondern im Durchschnitt etwa 35 Wirbel angelegt werden und zur Ausbildung gelangen. Ferner haben wir im morphologischen Teil gesehen, daß sich fast alle Schwanzmuskeln des normalen Huhns beim Kaulhuhn nachweisen lassen. Nun befinden sich aber die normalen Schwanzmuskeln zum großen Teil hinter dem 35. Wirbel, also an Segmenten, die beim Kaulhuhn nicht vorhanden sind. Es fragt sich nun, ob die rudimentären Muskeln des Kaulhuhns aus anderen Segmenten entstehen als beim normalen Tier und ob sie den Muskeln des letzteren homolog zu setzen sind.

Erstere Frage kann nur gelöst werden, wenn man die Entstehungsweise dieser Muskeln etwa in der Art untersucht, wie Bolk (1894) dies für die Beckenmuskeln des Menschen getan hat.

Daß die Muskeln, ungeachtet der Ergebnisse einer solchen Untersuchung, einander homolog sind, stimmt mit meiner Auffassung der Wirbelhomologie überein, und wird allgemein zugegeben werden müssen, wenn man sich überlegt, daß bei verschiedenen Vogelarten homologe Muskeln aus sehr verschiedenen Segmenten entstehen.

### Literaturverzeichnis.

---

- 1893 ADOLPHI, H., Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. I. *Bufo variabilis*. Morph. Jahrb., Bd. XIX.
- 1895 Ders., II. *Pelobates fuscus* und *Rana esculenta*. Morph. Jahrb., Bd. XXII.
- 1898 Ders., Über das Wandern der Extremitätenplexus und des Sacrum bei *Triton taeniatus*. Morph. Jahrb., Bd. XXV.
- 1905 Ders., Über die Variationen des Brustkorbes und der Wirbelsäule des Menschen. Morph. Jahrb., Bd. XXXIII.
- 1904 BARDEEN, C. R., Numerical vertebral Variation in the human Adult and Embryo. Anat. Anz., Bd. XXV.
- 1856 BARKOW, Syndesmologie der Vögel. Breslau.
- 1886 BAUR, G., Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. Biol. Centralbl., Bd. VI.
- 1891 Ders., On Intercalation of Vertebrae. Journ. of Morph., Vol. IV.
- 1897 BEDDARD, F. E., Note upon Intercentra in the vertebral column of Birds. Proc. zool. Soc. London, Pt. 3.
- 1894 BOLK, L., Beziehungen zwischen Skelett, Muskulatur und Nerven der Extremitäten, dargelegt am Beckengürtel. Morph. Jahrb., Bd. XXI.
- 1897—1900 Ders., Die Segmentdifferenzierung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Morph. Jahrb., Bd. XXV bis XXVIII.
- 1882 BRAUN, M., Die Entwicklung des Wellenpapageis. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. V.
- 1882 Ders., Entwicklungsvorgänge am Schwanz bei einigen Säugtieren. Arch. f. Anat. u. Phys.
- 1860 BRENDDEL, Fr., Zur Anatomie der Vögel. Zeitschr. d. ges. Naturw., Bd. XIII.
- 1880 BUNGE, A., Untersuchungen zur Entwicklung des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien und Vögel. Inaug.-Diss., Dorpat.
- 1910 BÜTSCHLI, O., Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig.
- 1876 CLAUS, C., Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. 1. Rippen und unteres Bogensystem, 2. Verschiebungen des Darmbeines und der Sakralregion der Wirbelsäule von Amphibien. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. LXXIV, 1. Abt.

- 1884 DAMES, W., Über Archaeopteryx. Palaeont. Abh. von Dames und Kayser, Bd. II.
- 1897 Ders., Über Archaeopteryx. Sitzungsber. d. K. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, Bd. XXXVIII.
- 1906 DAVENPORT, C. B., Interitance in Poultry. Washington.
- 1906 DÜRINGEN, Die Geflügelzucht nach ihrem jetzigen rationellen Standpunkt. Berlin.
- 1906 DWIGHT, T., Numerical Variation in the human Spine, with a Statement concerning Priority. Anat. Anz., Bd. XXVIII.
- 1889 v. EBNER, V., Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule (Vögel). Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., Wien.
- 1892 Ders., Über die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., Wien.
- 1896 EISLER, P., Die Homologie der Extremitäten. Biol. Centralbl., Bd. XVI.
- 1900 ENGERT, H., Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln. Morph. Jahrb., Bd. XXIX.
- 1905 FAWCETT, E., The presence of two centres of ossification in the olecranon process of the ulna. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXXIX.
- 1896 FISCHEL, A., Zur Entwicklung der ventralen Rumpf- und Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. XXIII.
- 1906 Ders., Untersuchungen über die Wirbelsäule und den Brustkorb des Menschen. Anat. Hefte, Bd. XXXI.
- 1879 FLESCH, M., Über das Schwanzende der Wirbelsäule. Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges., Würzburg, Bd. XIII.
- 1888 FLOWER, W. H., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Leipzig, 3. Aufl.
- 1883 FOSTER and BALFOUR, The Elements of Embryology. London, 2. Ed.
- 1873 FRENKEL, F., Beiträge zur anatomischen Kenntnis des Kreuzbeins der Säugetiere. Jenaische Zeitschr., Bd. VII.
- 1883 FRORIEP, Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus. I. Beobachtungen an Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Phys.
- 1909 FUCHS, H., Über die morphologische Bedeutung der Sakralrippen. Anat. Anz., Bd. XXXIV.
- 1879 FÜRBRINGER, M., Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morph. Jahrb., Bd. V.
- 1888 Ders., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam.
- 1888 GADOW, H., The morphology of Birds. Nature, Vol. XXXIX.
- 1895 Ders., On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. Proc. Royal Soc., Vol. LVIII.
- 1891 GADOW und SELENKA, Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI. Vögel.
- 1896 GARBOWSKI, Zur Beurteilung vertebraler Regionen bei Vögeln. Anat. Anz., Bd. XI.

- 1896 GAUPP, E., Die Entwicklung der Wirbelsäule. Zool. Centralblatt, 3. Jahrg.
- 1871 GEGENBAUR, C., Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel. Jenaische Zeitschr., Bd. VI.
- 1873 Ders., Zur Bildung lumbosakraler Übergangswirbel. Jenaische Zeitschr., Bd. VII.
- 1898 Ders., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig.
- 1877 GERVAIS et ALIX, Osteologie et Myologie des Manchots. Journ. de Zool., Tome VI.
- 1855 GIEBEL, C. G., Der letzte Schwanzwirbel des Vogelskelettes. Zeitschr. f. d. ges. Naturw., Bd. VI.
- 1878 GOETTE, A., Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XV.
- 1901—1903 GOTO, S., A few cases of meristic variation in the common toad. Annot. zool. japon. Tokyo, Vol. VI.
- 1848 GURLT, E., Anatomie der Hausvögel. Berlin.
- 1873 HASSE, C. und SCHWARCK, W., Studien zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule, insbesondere des Menschen und der Säugetiere. Anat. Studien, Bd. I.
- 1907 HATCHER, MARSH and LULL, The Ceratopsia. U. S. Geol. Survey. Monographs, Vol XLIX.
- 1885—1886 HAY, B., Jemförande studier öfver Foglarnes Bäckén. Lunds Univ. Arsskrift, Tom. XXII.
- 1887—1888 Ders., Bidrag till kännedomen om den morfologiska byggnaden af Ilium hos Carinaterna. Lunds Univ. Arsskrift, Tom. XXIV.
- 1876—1877 HOFFMANN, C. K., Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Amphibien und Reptilien. Nied. Arch. f. Zool., Bd. III.
- 1882 HOLL, M., Über die richtige Deutung der Querfortsätze der Lendenwirbel und die Entwicklung der Wirbelsäule des Menschen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. LXXXV, Abt. III.
- 1906 v. HUENE, F., Über die Dinosaurier der außereuropäischen Trias. Geol. u. palaeont. Abhandl., Bd. XII.
- 1907 u. 1908 Ders., Die Dinosaurier der europäischen Triasformation. Geol. u. palaeont. Abhandl., Suppl.-Bd. I.
- 1908 Ders., Ein Beitrag zur Beurteilung der Sakralrippen. Anat. Anz., Bd. XXXIII.
- 1867 HUXLEY, T. H., On the classification of Birds. Proc. zool. Soc. London.
- 1871 Ders., A Manuel on the Anatomy of vertebrate Animals. London.
- 1878 v. JHERING, H., Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere. Leipzig.
- 1891 KEIBEL, F., Über den Schwanz des menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Phys.
- 1900 KEIBEL und ABRAHAM, Normen tafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes. Jena.
- 1910 KEIBEL und MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

- 1910 KINGSLEY, J. S., Meristic Homologies in Vertebrates. Tufts College Studies, Vol. III.
- 1871 KOSSMAN, R., Über die Talgdrüsen der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXI.
- 1875 KRAUSE, W., Der Ventriculus terminalis des Rückenmarks. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XI.
- 1903 LANGLEY, J. N., On the sympathetic System of Birds and on the Muscles which move the Feathers. Journ. of Phys., Vol. XXX.
- 1894a LÉBOUCQ, H., Die Querfortsätze der Halswirbel in ihrer Beziehung zu Halsrippen. Verhandl. d. anat. Ges.
- 1894b Ders., Zur Frage nach der Herkunft überzähliger Wirbel. Verhandl. d. anat. Ges.
- 1907 LEDERER, R. u. LEMBERGER, F., Zur Frage der doppelten Innervation von Muskeln des Warmblütlers. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. CXIX.
- 1910 LULL, R. S., Die Entwicklung der Keratopsier (Proc. of the 7. intern. zool. Congress 1910). Referat in Naturw. Rundschau, Jahrg. 25.
- 1904 LUNDVALL, H., Über Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anat. Anz., Bd. XXV.
- 1905 Ders., Weiteres über Demonstration embryonaler Skelette. Anat. Anz., Bd. XXVII.
- 1906 LUNGHETTI, B., Konformation, Struktur und Entwicklung der Bürzeldrüse bei verschiedenen Vogelarten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXIX.
- 1903 MÄNNICH, H., Beiträge zur Entwicklung der Wirbelsäule von Eudytes chrysocome. Jenaische Zeitschr., Bd. XXXVII.
- 1893 MARSHALL, A. M., Vertebrate Embryology. London.
- 1871—1873 MARSHALL, W., Beobachtungen über den Vogelschwanz. Nederl. Arch. f. Zool., Bd. I.
- 1895 Ders., Der Bau der Vögel. Leipzig.
- 1904 MARTIN, R., Die vergleichende Osteologie der Columbiformes. Inaug.-Diss., Basel.
- 1825 MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie. Halle.
- 1887 MEHNERT, E., Untersuchungen über das Os pelvis der Vögel. Morph. Jahrb., Bd. XIII.
- 1879 MIVART and CLARKE, On the sacral plexus and sacral vertebrae of Lizards and other vertebrata. Trans. Linn. Soc. London.
- 1907 MOODIE, R. L., The sacrum of the Lacertilia. Biol. Bull. Woods Hall, Vol. XIII. Referat in Zool. Jahresber. 1907.
- 1909 Ders., The Morphology of the vertebrate sacral Rib. Anat. Anz., Bd. XXXIV.
- 1904 VAN OORT, E. D., Beiträge zur Osteologie des Vogelschwanzes. Inaug.-Diss., Bern.
- 1900 OSBORN, H. F., Reconsideration of the evidence for a common Dinosaur-Avian stem in the Permian. Amer. Nat., Vol. XXXVI.
- 1903 Ders., The Reptilian Subclasses Diapsida and Synapsida. Mem. of the Amer. Museum of nat. Hist., Vol. I.

- 1863 OWEN, R., On the Archaeopteryx. Phil. Trans. London.
- 1866—1868 DERS., On the Anatomy of Vertebrates. London.
- 1891 PARKER, T. J., Observations on the Anatomy and Development of Apteryx. Phil. Trans. of the Roy. Soc. London, Vol. CLXXXII (2).
- 1887 PARKER, W. K., On the Morphology of Birds. Proc. Roy. Soc. London, Vol. XLII.
- 1888 DERS., On the vertebral chain of Birds. Proc. Roy. Soc. London, Vol. XLIII.
- 1891 DERS., On the Morphology of the Gallinaceae. Trans. Linn. Soc. London, 2. Series Zool. Vol. V, Pt. 6.
- 1893 PATERSON, A. M., The human Sacrum. Scientific trans. of the Royal Dublin Soc., Vol. V.
- 1888 PECK, J. J., Variations of the spinal Nerves in the caudal region of the domestic Pigeon. Journ. of Morph., Vol. II.
- 1908 PORTA, A., I muscoli caudali e anali nei generi Pavo e Meleagris. Zool. Anz., Bd. XXXIII.
- 1898 PYCRAFT, W. B., Contributions to the Osteology of Birds. Proc. zool. Soc. London.
- 1876 ROSENBERG, E., Über die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morph. Jahrb., Bd. I.
- 1896 DERS., Über die Wirbelsäule der Myrmecophaga jubata, Linné. Festschr. f. Gegenhaur, Bd. II.
- 1907 DERS., Bemerkungen über den Modus des Zustandekommens der Regionen an der Wirbelsäule des Menschen. Morph. Jahrb., Bd. XXXVI.
- 1892 RUGE, G., Der Verkürzungsprozeß am Rumpfe bei Halbaffen. Morph. Jahrb., Bd. XVIII.
- 1893 DERS., Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis der Primaten. Morph. Jahrb., Bd. XX.
- 1908 VAN RYNBERK, G., Versuch einer Segmentalanatomie. Anat. Hefte, Bd. XVIII.
- 1877—1879 SABATIER, A., Comparaison des ceintures thoracique et pelvienne dans la série des vertébrés. Mem. Acad. Sc. Lett. Montpellier. Sect. Sciences, V, 9.
- 1905 SCHAUNSLAND, H., Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Hertwigs Handbuch der vergl. u. exp. Entwicklungslehre, Bd. III, Abt. 2.
- 1893 SCHMIDT, V., Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte.
- 1873 SCHWARCK, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei den Vögeln. Anat. Stud. von C. Hasse, Leipzig.
- 1889 SCHWARZ, D., Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. Nach Beobachtungen an Sela-chiern, Knorpelfischen und Vögeln vergleichend dargestellt. Inaug.-Diss., Straßburg.
- 1908 SHUFELDT, R. W., Osteology of the Gallinae. New York State Museum, 62<sup>nd</sup> Report, Vol. III.

- 1908 SMALLWOOD, The Sacrum of Necturus. Anat. Anz., Bd. XXXIII.  
1892 STIEDA, H., Die Anomalien der menschlichen Hinterhautschuppe. Anat. Hefte, Bd. II.  
1902 STROMER VON REICHENBACH, E., Die Wirbel der Land-Raubtiere. Zoologica, Heft XXXVI.  
1903 VALENTI, G., Sopra il significato delle apofisi laterali delle vertebre lombari e delle masse laterali del Sacro. Rendiconto della R. Acc. delle Scienze. Nuovo Serie, Vol. VII. Bologna.  
1774 VICQ D'AZYR, Memoires pour servir a l'anatomie des oiseaux. Mem. de l'Acad. Royale des Sciences, III. Mem.  
1894 VOGT und JUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, Bd. II.  
1878 WELCKER, H., Zur Lehre von Bau und Entwicklung der Wirbelsäule. Zool. Anz., Bd. I.  
1881 Ders., Die neue anatomische Anstalt zu Halle — durch einen Vortrag über Wirbelsäule und Becken eingeweiht. Arch. f. Anat. u. Physiol.  
1902 WRIGHT, The new book of Poultry. London.  
1831 YARRELL, W., On the anatomy of the Tetrao urogallus. Proc. zool. Soc. London, Vol. I.  
1902 ZIETSCHMANN, O., Rückbildungsvorgänge am Schwanze des Säugetierembryos mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse am Medullarrohre. Arch. f. Anat. u. Physiol.  
1887—1890 VON ZITTEL, K., Handbuch der Paläontologie, Bd. III.

---

## Erklärung der Tafeln.

---

### Tafel XII.

Fig. 1. Ventralansicht des Beckens und der Schwanzwirbelsäule von Gallus domesticus. In dieser und in den nächstfolgenden Figuren geben die Zahlen die Ordnungszahlen der Wirbel in der gesamten Wirbelreihe an. Vergr.  $\frac{4}{5}$ .

Fig. 2. Ventralansicht des Beckens von einem Kaulhuhn. Vergr.  $\frac{4}{5}$ .

Fig. 3. Ventralansicht des Beckens von einem anderen Kaulhuhn. Vergr.  $\frac{4}{5}$ .

Fig. 4. Lateralansicht des Synsacrum und der Schwanzwirbelsäule eines normalen Huhnes. Vergr.  $\frac{4}{5}$ .

Fig. 5. Dasselbe median-sagittal durchschnitten.

Figg. 6—15. Normales Huhn. Vergr.  $\frac{4}{5}$ .

Fig. 6. Dorsalansicht des Schwanzes und des hinteren Körperteiles. M. caud.-il.-flex., Musculus caud.-ilio-flexorius; M. lev.-cocce., Musculus levator coccygis; Sp. il. post., Spina iliaca posterior des Ilium.

Fig. 7. Ansicht direkt von hinten. Der Schwanz ist nach oben gebogen. Is., Ischium, hintere, untere Spitze desselben; M. add. rectr., Musculus adductor rectricum; M. caud-il.-fem., Musculus caudilio-femoralis; M. caud-il.-flex., Musculus caudilio-flexorius; M. contr. cl., Musculus contractor cloacalis; M. pubi-cocc. ext., Musculus pubi-coccygeus externus; M. pubi-cocc. int., Musculus pubi-coccygeus internus; M. sph. ani, Musculus sphincter ani; M. susp. ani, Musculus suspensor ani; M. trans.-an., Musculus transverso-analis; Pu., distales Ende des Pubis; Pyg., Pygostyl; Rectrices, Steuerfedern.

Fig. 8. Seitenansicht des hinteren Körperteiles mit Schwanz. Gl. uropyg., Glandula uropygetica, Bürzeldrüse; Is., hintere, untere Spitze des Ischium; Pu., distales Ende des Pubis; die übrigen Abkürzungen vgl. Figg. 6 u. 7.

Fig. 9. Ventralansicht des Schwanzes, die tiefere Muskulatur zeigend (nach Wegnahme des M. pubi-coccygeus int.) M. depr. cocc., Musculus depressor coccygis; die übrigen Abkürzungen vgl. Fig. 7.

Fig. 10. Ausschnitt aus der hinteren Körperwand mit Anus. Die Anusringmuskulatur ist rechts durchschnitten und umgeklappt. M. dil. ani, Musculus dilatator ani; die übrigen Abkürzungen vgl. Fig. 7.

Fig. 11. Ventralansicht des Beckens und der Schwanzmuskulatur mit Nerven. N. caud., Nervus caudalis; N. cut. ani lat., Nervus cutaneus ani lateralis; N. cut. caud., Nervus cutaneus caudae; N. obt., Nervus obturatorius; N. pud. ext., Nervus pudendus externus; N. pud. int., Nervus pudendus internus; Pl. crur., Plexus cruralis; Pl. ischiad., Plexus ischiadicus; 21, der 21. Wirbel, Vertebra synsacro-thoracalis; 25, der 25. Wirbel, der 4. Synsakrothorakolumbalwirbel; 30, der 30. Wirbel, der 1. Synsakrosakralwirbel; 36, der 36. Wirbel, der 5. Synsakrokaudalwirbel, der letzte Synsakralwirbel.

Fig. 12. Ventralansicht des Beckens und des Schwanzes mit Nerven (links, gelb), Arterien (rot), Venen (blau). 1 und 3, Aorta descendens; 2, Art. ischiadica; 4, Vena hypogastrica; 5, Vena coccygea; 6, Art. pudenda communis; 7, N. pudendus internus, daneben Art. und Vena pudenda interna; 8, Art. coccygea media; 9, M. depressor coccygis; 10, N. pudendus externus, daneben Art. und V. pud. ext.; 11, M. pubi-coccygeus int.; 12, Pubis; 13, Art. und V. cutanea caudae; 14, Art. und V. pudenda externa; 15, Art. und V. pudenda interna; 16, V. pudenda communis; 17, Art. mesenterica inferior; 18, V. coccygo-mesenterica; 19, der erste Acetabularwirbel (Nr. 30).

### Tafel XIII.

Fig. 13. Ansicht wie Fig. 6. 1, Anfangsteil der V. coccygea; 2, Bürzeldrüse; 3, der die Bürzeldrüse innervierende Nerv; 4, 5, 6 siehe Text.

Fig. 14. Ansicht wie Fig. 7. Der M. transverso-analis ist weggelassen. 1, Anfang der V. coccygea; 2, 3, 4, Zweige der V. cutanea caudae; 3, Ramus cutaneus ani dorsalis; 4, Ramus cutaneus ani lateralis; 5, V. pudenda ext.; 6, Ramus cloacalis derselben; 7,

Ramus cutaneus ani ventralis des N. pudendus ext.; 8, Ramus anastomoticus cum Plexo ischiadico des N. pudendus ext.; 9, Ramus cloacalis des N. pudendus ext.; 10, N. pudendus externus, daneben Art. pudenda ext.; 11, Zweige des N. pud. ext., die die Mm. pubi-coccygei innervieren; 12, Ramus cutaneus ani dorsalis des N. cutaneus caudae; 13, N. cutaneus ani lateralis; 14, 15, Zweige des N. cutaneus caudae.

Fig. 15. Ansicht wie Fig. 8. 1, Intervertebralarterie; 2, der die Bürzeldrüse innervierende Nerv; 3, N. cutaneus caudae, daneben Art. und V. cut. caudae; 4, die die Bürzeldrüse versorgende Arterie; 5, Bürzeldrüse; 6, Anfang der V. coccygea; 7, Ramus muscularis caudae; 8, Ramus cutaneus ani lateralis; 9, N. cutaneus ani lateralis; 10, die die Mm. pubi-coccygei innervierenden Nerven; 11, Ramus cloacalis des N. pudendus ext., daneben die Rami cloacales der Art. und V. pud. ext.; 12, Ramus cutaneus ani ventralis des N. pud. ext.; 13, das Ende des M. transverso-cloacalis; 14, Ramus anastomoticus cum Pl. ischiadico des N. pud. ext.; 15, N. pudendus ext., daneben Art. und V. pud. ext.

Fig. 16—19. Kaulhuhn. Vergr.  $\frac{4}{5}$ .

Fig. 16. Ansicht von hinten und oben. Abkürzungen vgl. Figg. 6—8.

Fig. 17. Seitenansicht des hinteren Körperteils. Abkürzungen vgl. Figg. 6—8.

Fig. 18. Ventralansicht des Beckens mit der hinteren Körperwand. 1, Rippe des Synsacrothorakalwirbels (Nr. 21); 2, Plexus cruralis; 3, 7, Aorta descendens; 4, N. obturatorius; 5, Plexus ischiadicus; 6, Parapophyse des 29. Wirbels; 8, Art. pudenda communis; 9, Art. coccygea media; 10, N. cutaneus caudae, daneben Art. und V. cut. caudae; 11, N. pudendus ext., daneben Art. und V. pud. ext.; 12, M. pubi-coccygeus int.; 13, Rectum; 14, Anusöffnung; 15, N. pudendus int.; 16, Art. cutanea caudae, daneben V. cut. caudae; 17, Art. pudenda ext., daneben V. pud. ext.; 18, Art. pudenda int., daneben V. pud. int.; 19, Vena coccygea; 20, Art. mesenterica inferior; 21, V. coccygo-mesenterica; 22, V. hypogastrica; 23, Art. ischiadica.

Fig. 19. Ansicht wie Fig. 16. Der M. transverso-analis ist weggelassen. 1, Zweig der V. coccygea; 2, V. cutanea caudae; 3, Spina iliaca posterior des Ilium; 4, V. pudenda ext.; 5, Ramus cloacalis derselben; 6, R. cutaneus ani ventralis des N. pud. ext.; 7, R. cloacalis des N. pud. ext.; 8, R. anastomoticus cum Plexo ischiadico des N. pud. ext.; 9, N. pudendus ext.; 10, Art. pudenda ext.; 11, Art. cutanea caudae; 12, Intervertebralarterie.

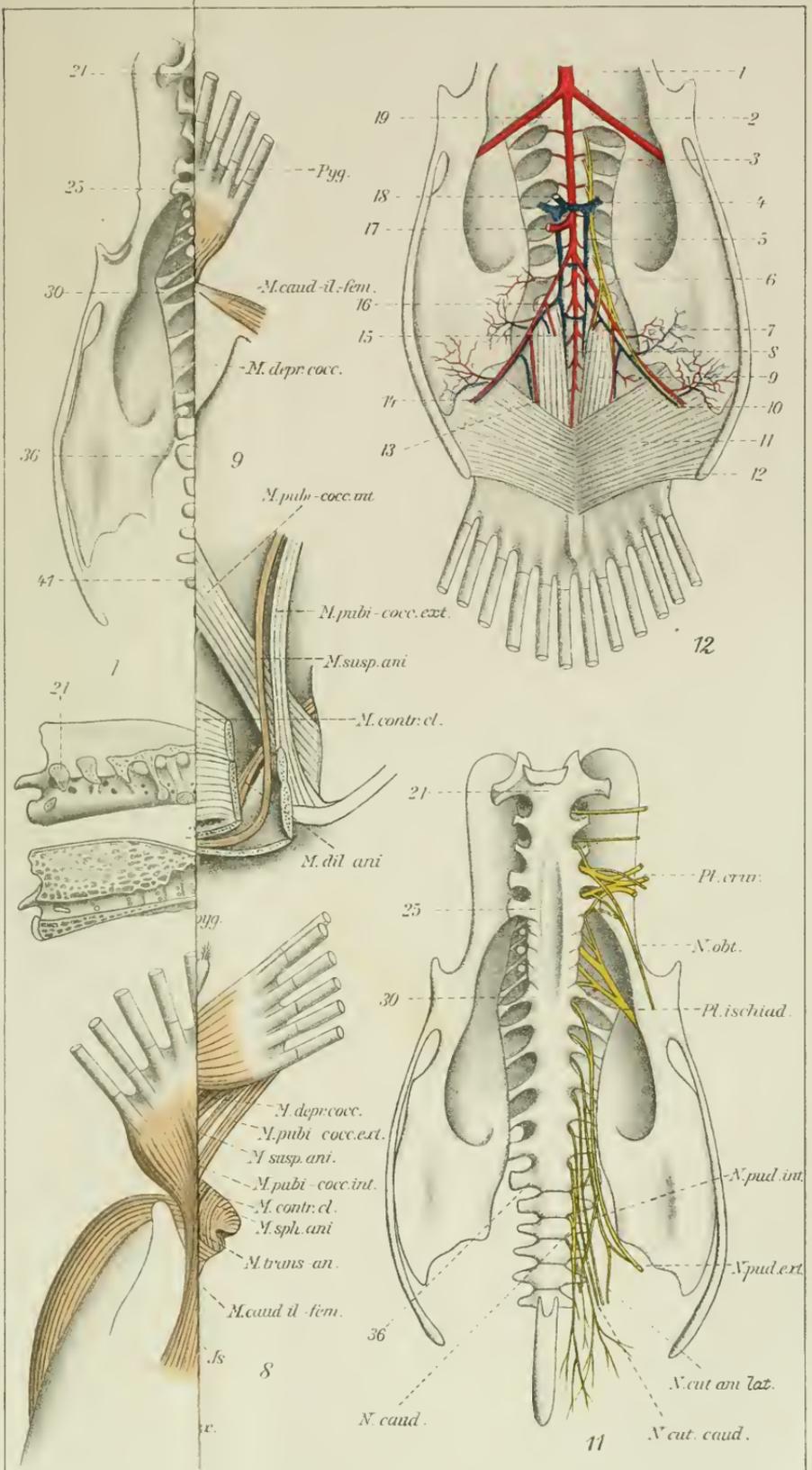
#### Tafel XIV.

Fig. 20. Normaler Hühnerembryo, 67 Stunden alt. Nach KEIBEL und ABRAHAM, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes, 1900, Taf. III, Fig. 18a. Vergr. 10.

Fig. 21. Kaulembryo, 3 Tage (72 Stunden) alt. Vergr. 16.

Fig. 22. Kaulembryo, 3 Tage 11 Stunden alt. Vergr. 16.

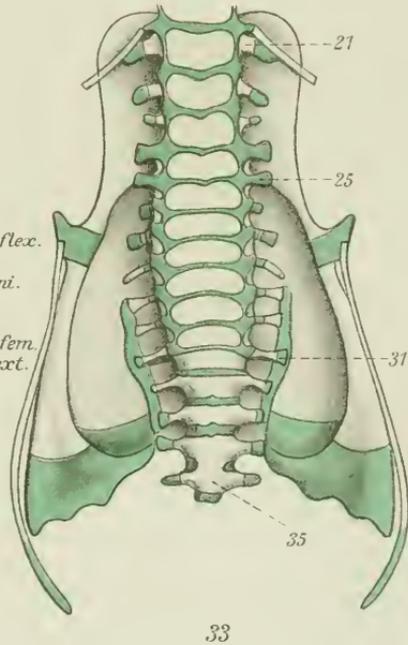
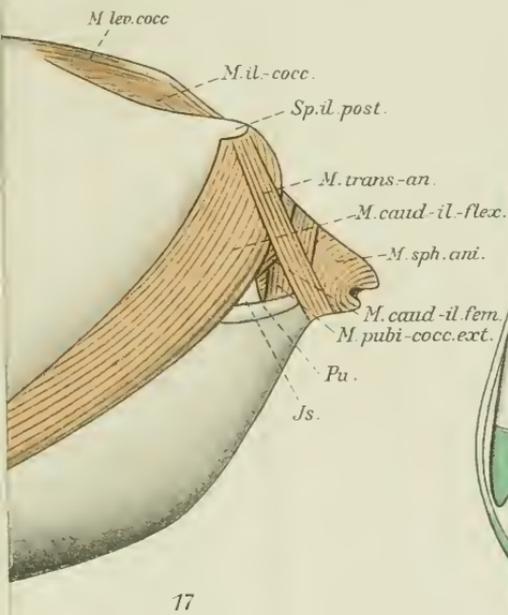
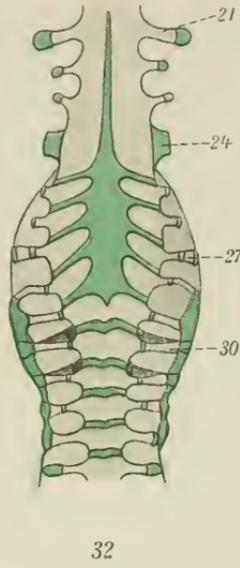
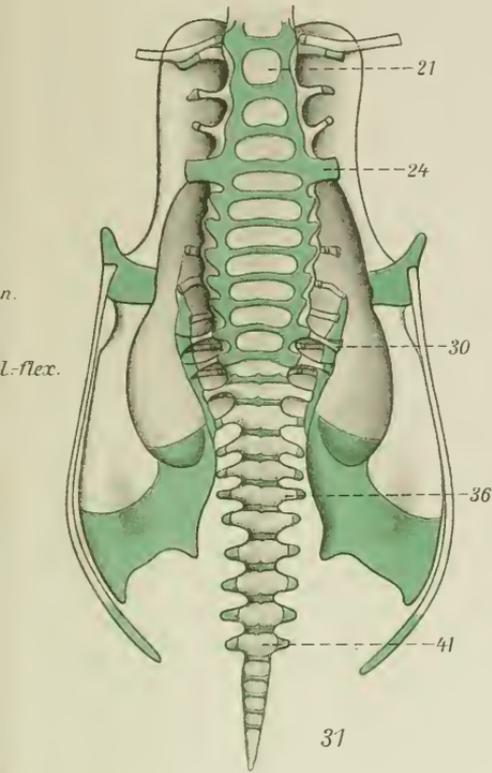
- Fig. 23. Kaulembryo, 4 Tage alt. Vergr. 16.  
Fig. 24. Kaulembryo, 4 Tage 11 Stunden alt. Vergr. 16.  
Fig. 25. Synsacrum und Schwanzwirbelsäule eines 12 Tage  
alten normalen Embryos. Vergr. 5.  
Fig. 26. Synsacrum und Schwanzwirbelsäule eines 12 Tage  
alten Kaulembryos. Vergr. 5.  
Fig. 27. Synsacrum und Schwanzwirbelsäule eines 15 Tage  
alten Kaulembryos. Vergr. 5.  
Fig. 28. Synsacrum und Schwanzwirbelsäule eines 17 Tage  
alten normalen Embryos. Vergr. 5.  
Fig. 29. Synsacrum und Schwanzwirbelsäule eines 19 Tage  
alten Kaulembryos. Vergr. 5.  
Fig. 30. Synsacrum und Schwanzwirbelsäule eines 21 Tage  
alten normalen Embryos. Vergr. 5.  
Fig. 31. Ventralansicht des Beckens und der Schwanzwirbel-  
säule eines 16 Tage alten Hühnchens. Knorpel grün. Vergr. 2.  
In dieser und in den nächstfolgenden Figuren dieser und der  
dritten Tafel geben die Zahlen die Ordnungszahlen der Wirbel resp.  
Urwirbel in der gesamten Wirbelreihe an.  
Fig. 32. Dorsalansicht eines Teiles der Fig. 31. Vergr. 2.  
Fig. 33. Ventralansicht des Beckens eines 10 Tage alten  
Kaulhühnchens. Vergr. 2.
-



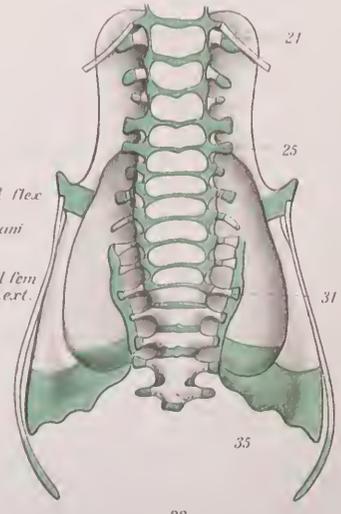
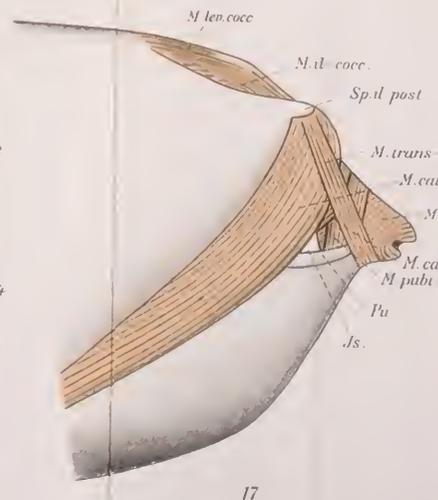
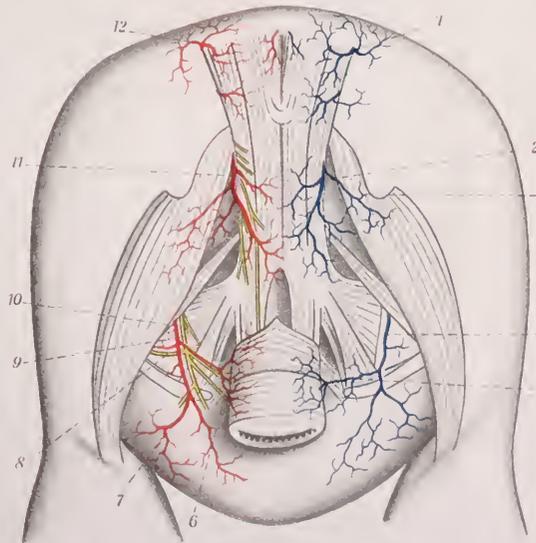
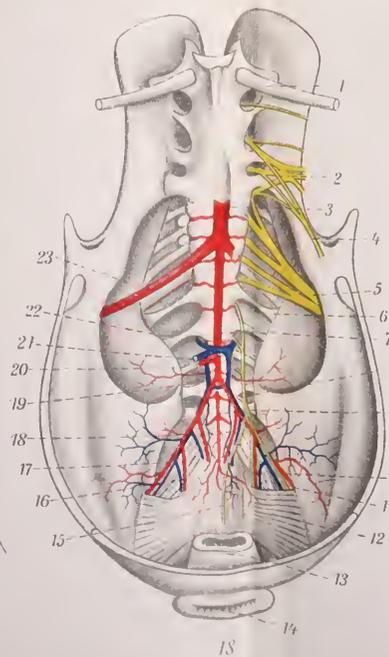
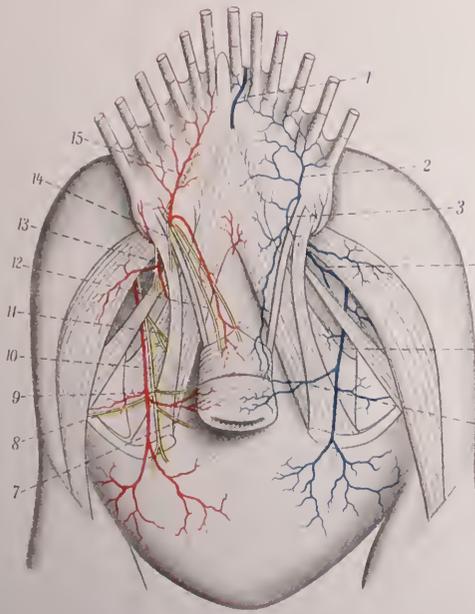
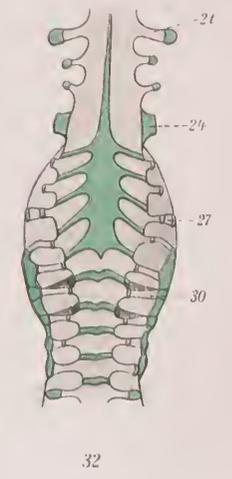
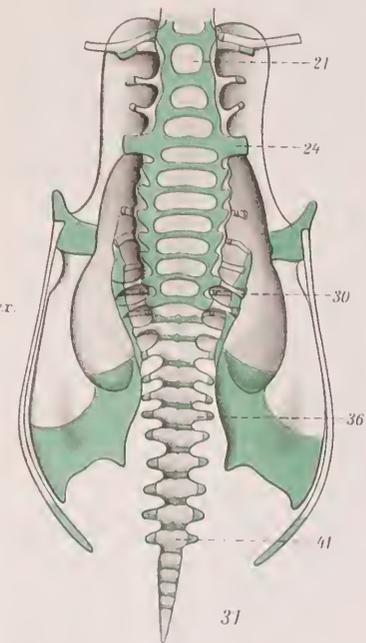
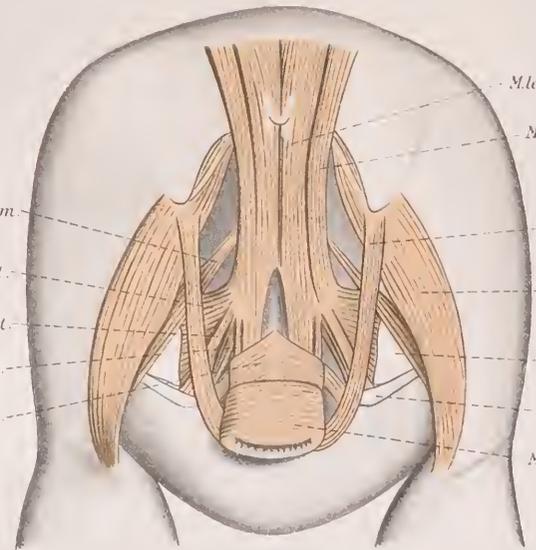
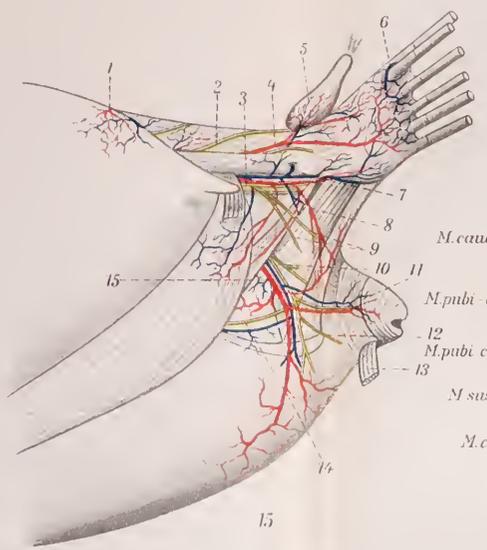
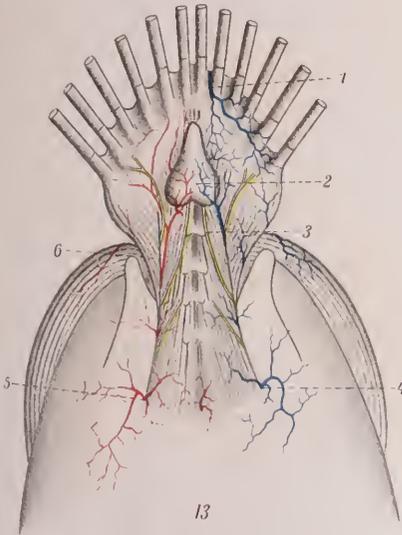












M. caud. il. fem.  
 M. pubi. coc. int.  
 M. pubi. coc. ext.  
 M. susp. ani.  
 M. contr. il.

M. lev. coc.  
 M. il. coc.  
 M. trans. an.  
 M. caud. il. flex.  
 Js.  
 Pu.  
 M. sph. ani.

M. len. coc.  
 M. il. coc.  
 Sp. il. post.  
 M. trans. an.  
 M. caud. il. flex.  
 M. sph. ani.  
 M. caud. il. fem.  
 M. pubi. coc. ext.  
 Pu.  
 Js.



