Morphologische und funktionelle Analyse der Wirbelsäule des Höhlenbären II.

Von

Hans Bürgl (Kairo).

(Mit 6 Abbildungen.)

4. Die Mechanik der Wirbelsäule.

Die in I* erwähnte Formähnlichkeit der Wirbelsäulen betrifft nicht allein die des Höhlen- und des Braunbären, sondern die der Bären überhaupt. Ein Versuch, durch Vergleich der Bärenwirbelsäulen zu einem Verständnis ihrer wesentlichen Merkmale zu gelangen, muß deshalb erfolglos bleiben. Dies nötigt uns, den Rahmen der Vergleichsobjekte zu erweitern und alle Carnivoren ins Auge zu fassen. Ein Vergleich verschiedener Wirbelsäulen erhält jedoch erst dann tiefere Bedeutung, wenn wir imstande sind, die Ursachen der Verschiedenheit zu erklären. Es ist deshalb notwendig, sich vorerst ganz allgemein über die die Form der Wirbel bestimmenden Faktoren Klarheit zu verschaffen.

Die Grundlage jeder Organbildung, das Bauschema sozusagen, ist die ererbte Form. Sie stellt das primär Gegebene dar, die Basis, auf welcher sich alle anderen auf die Form des Organs einflußnehmenden Momente auswirken. Somit dürfen wir bei näher verwandten Arten a priori eine größere Formähnlichkeit erwarten als bei nicht näher verwandten. Vergleichen wir jedoch die Wirbelsäule eines Bären mit der eines Feliden oder Caniden und mit der des Beutelbären *(Phascolarctos)*, so müssen wir einerseits weitgehende Unterschiede in der Form der Bärenwirbel gegenüber der der anderen Carnivoren konstatieren, während uns anderseits in den Wirbeln von *Phascolarctos* geradezu überraschende Ähnlichkeiten mit Ursiden entgegentreten. Dies läßt uns erkennen, daß die ererbte Form in weitestgehendem Maße durch einen anderen Faktor, der den endgültigen Ausschlag für den Gesamthabitus des Wirbels gibt, umgestaltet zu werden vermag. Dieser mächtige Gestaltungsfaktor ist im weitesten Sinne die Lebensweise, im engeren die Lokomotionsart des Tieres, die auch hier bei den Wirbeln durch die besondere Beanspruchung

* Mit I ist stets Bezug genommen auf: H. Bürgl, Morphologische und funktionelle Analyse der Wirbelsäule des Höhlenbären I. Diese Z. **6**, 65—110.

deren Form bestimmt. Je nach dem, ob die ererbte Form der Lebensweise des Tieres entspricht oder nicht, wird sie im Laufe der ontogenetischen Entwicklung verstärkt oder abgeändert; somit kann sich die ererbte Form der funktionellen Beanspruchung fördernd oder hemmend gegenüberstellen.

Wir erblicken mithin in einem Wirbel weder die reine ererbte Form noch die bei der besonderen Beanspruchung denkbar günstigste, sondern die durch die funktionelle Beanspruchung im Laufe der ontogenetischen Entwicklung veränderte ererbte Form.*

Die Beanspruchung der Wirbelsäule als Ganzes.

Die Wirbelsäule ist bei allen Säugetieren die Hauptstütze des Körpers. Sie hat die Form eines mehr oder minder gekrümmten Stabes, der sich vom Hinterende des Kopfes bis in die Schwanzregion erstreckt. Der Kopf und alle Weichteile des Rumpfes sind direkt oder indirekt an ihr befestigt, und die Wirbelsäule überträgt deren Gewicht auf die — beim stehenden Tier — dem Boden aufruhenden Extremitäten. Durch jene beiden Stellen, an welchen die Wirbelsäule ihr Gewicht und das der an ihr befestigten Körperteile auf die Extremitäten überleitet, wird sie in mehrere Abschnitte gegliedert, deren Funktion durchaus verschieden ist. Der vor der Vorderextremität liegende Teil — die Halswirbelsäule — übernimmt die Aufgabe, den Kopf zu tragen und vom Rumpf abzuspreizen. Der mittlere Abschnitt — die Rumpfwirbelsäule — spannt sich wie eine Brücke von einem Extremitätenpaar zum anderen, während der hinter der Hinterextremität liegende Teil — die Schwanzregion — beim ruhenden Säugetier fast funktionslos ist und erst beim sich bewegenden Bedeutung gewinnt.

Die Extremitäten schließen jedoch nicht direkt an die Wirbelsäule an, sondern durch Vermittlung des Schulterblattes und des Beckens. Aber auch das Schulterblatt steht nicht in fester Verbindung mit der Wirbelsäule selbst, es liegt lose auf einigen ihrer seitlichen Fortsätze, den Rippen, und ist nur durch Muskel mit ihr verbunden. Anders das Becken. Dieses

* W. MARINELLI sagt in ähnlichem Sinne (27, S. 468): „Eine Schwierigkeit bei der Übertragung des Konstruktionsschemas auf den einzelnen Schädel liegt darin, daß dieser fast nie ausschließlich den für unser Schema in Betracht gezogenen Beanspruchungen gerecht wird, sondern durch die Lage bestimmter Organe oder durch mechanische Nebenaufgaben oft nur auf Umwegen das Ziel erreichen kann, welches dort am geraden Wege liegt. Derartige Hindernisse wurzeln oft auch in der ererbten Form, die ja nach unserem deszendenztheoretischen Anschauungen der neuen Funktion erst angepaßt wurde. Immer wieder erkennen wir, daß die mechanischen Konstruktionen am Organismus nicht das technisch erreichbare Ideal verwirklichen, sondern Produkte eines historischen Umwandlungsprozesses sind. Das Leben schafft seine Formen nie aus einem Gusse, sondern stets nur durch Umbau von bereits gegebenen. Dies lehrt uns auch eindringlichst die Ontogenie der Organismen.“

tritt in innigste Verbindung mit (meist) zwei Wirbeln, den echten Kreuzbeinwirbeln, mit welchen noch einige folgende Wirbel (Pseudosakralwirbel), an denen das Becken mittels Bändern befestigt ist, zum Kreuzbein verschmelzen. Letzteres liegt nun als vierte unterscheidbare Region zwischen Rumpf und Schwanzwirbelsäule, während vorne, mangels einer direkten Verbindungsstelle des Schulterblattes mit der Wirbelsäule, die Rumpfregion direkt an die des Halses grenzt.

Man muß also wohl unterscheiden: Die Wirbelsäule *hängt* vorne zwischen den Schulterblättern, während sie hinten den Ilia fest aufruht. Diese verschiedene Befestigungsweise muß uns unverständlich bleiben, solange wir das Tier in Ruhestellung betrachten. Denn der Schwerpunkt des ganzen Körpers liegt bei allen Quadrupeden stets unterhalb der Rumpfwirbelsäule, also zwischen beiden Extremitätenpaaren, und nähert sich nie so sehr dem hinteren, daß dort der Druck der Wirbelsäule eine derartig starre Verbindung nötig machte. Die Ursachen dieser verschiedenen Befestigung werden uns erst klar, wenn wir das Tier in Bewegung betrachten.

Bei der Vorwärtsbewegung des Tieres kommen den beiden Beinpaaren ganz verschiedene Funktionen zu. Das vordere ist durch seine Lage zum Körper dazu bestimmt, den Rumpf hinter sich herzuziehen; das hintere Beinpaar hingegen schiebt den Körper vorwärts. Somit muß sich die von den Vorderbeinen ausgehende lokomotorische Kraft auf die Wirbelsäule als Zug, die von den Hinterbeinen ausgehende als Druck äußern. Die ziehenden Kräfte werden nun auf die Wirbelsäule mittels auf Zug beanspruchbarer Gewebe, der Muskel, übertragen, die drückenden hingegen können nur in einer geschlossenen Knochenreihe fortgepflanzt werden. Es ist im Grunde dasselbe wie bei einem Wagen, der fortbewegt werden soll. Soll die fortbewegende Kraft vorne sein, dann kann man Ketten oder Riemen verwenden, um das Zugtier oder die Maschine vorzuspannen. Soll sie aber hinten angreifen, so bedarf es einer starren Verbindung zwischen dem lokomotorischen Zentrum und dem Wagen, wie wir es beim Automobil antreffen. Und so wie bei letzterem den Vorderrädern die Aufgabe der Lenkung zugewiesen wird, so stellen sich auch die Vorderbeine der meisten Säuger mehr in den Dienst dieser Funktion, während die Hinterbeine den größeren Teil bei der Fortbewegung auf sich nehmen.

Ähnlich, in Einzelheiten aber abweichend, schreiben auch Hesse und Doflein[22] (a. a. O. S. 214): „Wo die Gliedmaßen aber den Leib hochtragen, ist die Rolle der beiden Paare bei der Bewegung durchaus verschieden. Die Hintergliedmaßen stemmen den Leib nach vorne, sie übernehmen die Hauptarbeit bei der Fortbewegung. Wenn daher die Fortbewegung am Boden nur mit einem Gliedmaßenpaar geschieht, wie bei hüpfenden und aufrecht gehenden Wirbeltieren, z. B. Fröschen, Känguruhs, allen Vögeln, dem Menschen, so sind dafür stets die Hintergliedmaßen, nie die vorderen

in Anspruch genommen. Die Vordergliedmaßen der Vierfüßler wirken zwar hie und da ziehend,* in der Hauptsache aber sind sie bei der Bewegung passiv und helfen nur die Last des Körpers tragen.“ Sonderbarerweise setzen aber jene Autoren dann fort: „Daher ist eine stärkere Belastung der Vordergliedmaßen zugunsten der hinteren bei der vierfüßigen Fortbewegung von Vorteil, weil dann die Hintergliedmaßen einen größeren Teil ihrer Kraft für die Vorwärtsbewegung verwenden können.“ Es ist doch klar, daß die den Organismus fortbewegende Kraft um so wirkungsvoller ist, je näher dem Schwerpunkte sie angreift. Anderseits muß im Interesse der Statik der Schwerpunkt des ganzen Körpers in die Nähe jener Stelle verlagert werden, von wo die Hauptkraft bei der Fortbewegung ausgeht. Dieser letztzitierte Satz steht also theoretisch in Widerspruch mit sich selbst und widerspricht auch den Bauplänen der Tiere. Denn gerade bei den bipeden Formen sehen wir das Gewicht des Körpers auf den Hinterbeinen lasten und diese auch für die Fortbewegung am Boden allein von Bedeutung. *Eine stärkere Belastung eines Extremitätenpaares bedeutet also gleichzeitig dessen stärkeren Anteil an der Fortbewegung* und nicht umgekehrt, wie mit dem zitierten Satz behauptet wird.

Aber nicht bei allen Säugetieren geht die Hauptkraft bei der Fortbewegung von den Hinterbeinen aus. Bei den meisten aquatischen Formen ist die lokomotorische Funktion dem Schwanze übertragen. Während dabei die Vorderbeine als Seitensteuer verwendet werden, verlieren die Hinterbeine — abgesehen von Pinnipediern — viel oder ganz an Bedeutung und verfallen der Reduktion wie bei Cetaceen und Sirenen. Damit besteht auch kein Grund mehr für die enge Anlehnung des Beckens an die Wirbelsäule. Auch das Becken wird bei spezialisierten Formen reduziert, die Sakralwirbel werden selbständig und nehmen die Form ihrer Nachbarwirbel an. Bei den Chiropteren hingegen besorgen die Vorderextremitäten die Fortbewegung, und dasselbe erfolgt, wenn auch in viel schwächerem Maße, bei den hängekletternden Baumfaultieren und einigen Primaten. Und selbst die terrestrischen Formen zeigen in diesem Punkte nicht durchwegs das gleiche Verhalten. Bei vielen Läufern sind beide Beinpaare in annähernd gleicher Weise an der Vorwärtsbewegung beteiligt; die Springer — terrestrische sowohl wie arborikole — hingegen verlegen das Hauptgewicht bei der Lokomotion in die Hinterextremität, und dieser Spezialisationsweg führt bei extremer Entwicklung schließlich zur Bipedie. Unter besonderen Umständen können aber auch schreitende oder laufende Formen sekundär zur bipeden Fortbewegungsweise übergehen, und wir sehen diesen Spezialisationsweg beispielsweise bei den Dinosauriern realisiert.

---

* Beide Autoren sprechen also den Vordergliedmaßen eine Zugwirkung nur in geringerem Ausmaße zu, als wir es oben getan haben.

Diese verschiedenen Fortbewegungsarten spiegeln sich auch in den Wirbelsäulen der betreffenden Tiere wieder. Es kann jedoch nicht Aufgabe dieser Arbeit sein, alle dadurch bedingten verschiedenen Wirbel- und Wirbelsäulenformen zu behandeln; ich will mich vielmehr im folgenden hauptsächlich auf die Carnivoren beschränken.

Versuchen wir nun, uns ein Bild zu machen, in welchem Grade sich bei diesen die Extremitätenpaare an der Fortbewegung beteiligen. Viele Raubtiere, besonders die katzenartigen, springen ihre Beute an, und, wie stets beim Sprunge, geht auch bei ihnen dabei die Hauptkraft von den Hinterbeinen aus. Viele benutzen die Vorderbeine zum Graben oder als Waffen, und die Geschicklichkeit, mit der sie diese verwenden, wird nur dadurch ermöglicht, daß die Hauptlast des Körpers auf den Hinterbeinen ruht. Während also bei Katzen, Bären, vielen Marderartigen diese allem Anschein nach mehr der Fortbewegung dienen, sehen wir bei Läufern, wie den Hunden und Hyänen, die Vorderbeine weit stärker bei der Fortbewegung beansprucht und dadurch weit weniger zu anderen Funktionen geeignet wie bei ersteren. Da sich aber die Hunde und Hyänen nicht nur schreitend und trabend, sondern auch galoppierend, d. h. im Sprunglauf, vorwärtsbewegen, dürfen wir auch bei ihnen eine etwas stärkere Anteilnahme der Hinterbeine an der Fortbewegung annehmen.

Größe der Wirbelkörper.

Es scheint, daß bei jedem sich vorwärtsbewegenden Raubtier der vom Becken kommende Druck größer ist als der von der Scapula auswirkende Zug. Wenn wir uns nun vor Augen halten, daß der Körper den von hinten kommenden Druck mit einer diesem gleichgroßen Kraft entgegenwirkt, so folgt weiter daraus, daß sich der Druck in der Wirbelsäule gegen das Sacrum zu steigern muß. Denn es liegt beim sich vorwärtsbewegenden Tier im Grunde dasselbe Verhalten vor wie beim aufrechtstehenden. Bei letzterem muß sich der Druck in der Wirbelsäule vom Kopf gegen das Kreuzbein hin entsprechend dem Eigengewicht der Wirbel und dem der an ihnen befestigten Organe steigern. Dies aber gilt auch für die Wirbelsäule eines quadruped-schreitenden Tieres, bei dem der Hauptantrieb von der Hinterextremität ausgeht.

Auf diesen gegen das Sacrum hin zunehmenden Druck reagiert die Wirbelsäule durch in gleicher Richtung fortschreitende Vergrößerung ihrer Querschnittsfläche. Vor allem die Wirbelkörper, die mechanischen Zentren der Wirbelsäule, werden davon betroffen, und wir finden deshalb bei den Raubtieren im allgemeinen im kaudalen Teil des Rumpfabschnittes größere Wirbelkörperquerschnitte als in dessen kranialem Teil. Die Zunahme der Querschnittsgröße wird bei den einzelnen Formen durch den Anteil der Hinterextremität an der Lokomotion bestimmt, was später an konkreten Beispielen noch genauer dargelegt werden soll.

Die Halswirbelsäule braucht sich dieser Stufenreihe der Wirbelkörperquerschnitte nicht einzuordnen. Denn sie findet meist ihre Stütze in der Vorderextremität. Dort, wo dies nicht der Fall ist, bei bipeden Formen also, gliedern sich auch die Halswirbel dieser progressiven Reihe ein.

Bei bipeden Formen aber muß das Anwachsen der Querschnittsgrößen der Rumpfwirbel gegen das Sacrum zu am deutlichsten in Erscheinung treten, da bei ihnen die Körperlast allein von den Hinterbeinen getragen wird. So klar jedoch der Unterschied zwischen bipeden und quadrupeden Formen in ihrer Fortbewegungsart in Erscheinung tritt, in ihrer Wirbelsäule besteht kein fundamentaler Gegensatz. Hier bedeutet Bipedie die völlige Übernahme des Körperdruckes durch die Hinterbeine, zu der jedoch eine geschlossene Stufenreihe von den Formen, bei denen die Vorderextremität mehr belastet erscheint (z. B. Baumfaultiere, Nashorn), über die, bei denen das Körpergewicht mehr oder minder gleichmäßig verteilt ist (z. B. Pferd), und über jene, bei welchen die Hinterbeine mehr belastet erscheinen (z. B. Kaninchen, Katze), führt.

Schon aus dem oben Gesagten folgt, daß die Raubtiere in dieser Stufenreihe nahe an die bipeden Formen grenzen. Bei ihnen ist der Unterschied in der Querschnittsgröße zwischen einem vorderen und einem hinteren Rumpfwirbel ziemlich groß, besonders bei den vorzüglich springenden Katzen und den Bären mit ihrem ausgeprägten Aufrichtungsvermögen. Kleiner ist er hingegen bei den laufenden Formen, als deren typischen Vertreter man den Hund ansehen kann. Bei diesem sind sogar die Querschnitte der vordersten Brustwirbel ein wenig größer als die der unmittelbar folgenden, entsprechend der relativ stärkeren Anteilnahme der Vorderextremität an der Fortbewegung.

Diese Größenunterschiede zeigen sich jedoch nur in den Wirbelkörpern freier Rumpfwirbel und somit nicht im Sacrum. Wenn auch der von den Hinterbeinen ausgehende Druck durch Vermittlung der Ilia direkt auf die beiden ersten Sakralwirbel einwirkt, genügt doch die Tatsache, daß hier eine mechanische Einheit vorliegt, um Größenreduktionen zu gestatten. Dies wirkt sich auch auf die letzten Lendenwirbel aus, welche durch Bänder mit dem Ilia verspannt sind, wodurch ein Teil ihres Gewichtes in Form eines Zuges auf die kranialen Teile der Ilia übertragen wird. Dadurch wird das Maximum der Wirbelkörperquerschnitte etwas nach vorne (meist auf den vorletzten oder den diesem voranstehenden Rumpfwirbel) verlegt, während die letzten oder der letzte Rumpfwirbel einen Übergang zu den kleineren Sakralwirbeln darstellen.

Die Gliederung der Wirbelsäule.

Zu einem weiteren Verständnis des Baues der Wirbelsäule können wir vordringen, wenn wir uns vor Augen halten, daß die Säugerwirbelsäule

nicht allein als Ganzes bewegt wird, sondern auch in sich beweglich sein muß. Bei den Vögeln beispielsweise ist dies nicht der Fall. Dort erfordert das Flugvermögen einen starren Körper, der dadurch erreicht wird, daß ein Teil der Rumpfwirbel ebenso wie die sehr zahlreichen Sakralwirbel zu einer Einheit verwachsen. Der Hals hingegen wird dort um so beweglicher gestaltet, um dem Kopfe die Möglichkeit zu geben, von dem starren Rumpfe weg sich der Nahrung zu nähern. Bei den meisten Säugetieren hingegen kommt — wie erwähnt — den Vorderextremitäten die Aufgabe der Lenkung des Körpers zu; hier muß die Wirbelsäule beweglich sein, und es ist deshalb nötig, sie unter diesem Gesichtspunkte zu betrachten.

Dieser Notwendigkeit einer Eigenbewegung entspricht die Wirbelsäule vor allem durch die Gliederung in einzelne Wirbel, die durch Gelenkfortsätze und durch die Zwischenwirbelscheiben in Verbindung treten. Zwar kommt es auch unter den Säugetieren zu Wirbelverschmelzungen, so im Lenden- und Halsabschnitt der Glyptodonten und ihrer rezenten Verwandten, im Halse gewisser Wale u. a., abgesehen von der regelmäßigen Verschmelzung der Kreuzbeinwirbel. Doch bei den Carnivoren sind Hals-, Rumpf- und Schwanzwirbel in der Regel frei, und Verwachsungen stellen dort pathologische Erscheinungen dar (BREUER,[5] BAUDOUIN,[3] VIRCHOW[37]).

Die Zahl der Einzelglieder der Wirbelsäule zeigt innerhalb der Säugetiere beträchtliche Schwankungen, ist hingegen bei den Raubtieren ziemlich konstant, indem dort meist 27 präsakrale Wirbel auftreten (vgl. I, S. 66ff.). Die Länge der einzelnen Wirbel richtet sich meist einerseits nach der Hals- und Rumpflänge, anderseits auch nach den Querschnittsdimensionen, so zwar, daß bei den Raubtieren gewöhnlich im vorderen Rumpfabschnitt kurze Wirbel mit kleinem Querschnitt, im hinteren lange Wirbel mit großem Querschnitt liegen. Dieses allgemeine Verhalten kann aber in manchen Fällen durch besondere Bewegungsfaktoren abgeändert sein, und wir werden ein Beispiel hierfür bei der Katze antreffen.

Die Wirbelkörper sind bei den Säugern nicht durch Gelenke, sondern durch Bandscheiben verbunden, deren Fasern sich ringförmig um den Nucleus pulposus anordnen. Die Endflächen der Wirbelkörper sind innerhalb der Säuger sehr verschieden gestaltet; so sind die Halswirbel der Artiodactylen stark opisthocoel, während sie bei *Halmaturus* wieder in sehr eigenartiger Weise an die Sattelgelenke der Vögel erinnern. Bei den Raubtieren sind die Endflächen der Halswirbel nur sehr schwach gewölbt, die der Rumpfwirbel fast plan.

Bei den meisten Reptilien, besonders den molch- oder eidechsenförmigen, herrschen im Rumpfe laterale Biegungen vor. Wesentlich anders ist es bei den Säugetieren, welche den Rumpf über dem Boden erhoben

tragen. Hier gewinnen sagittale Biegungen ganz besondere Bedeutung, und diese Tatsache macht wieder verschiedene Spezialisationen in der Wirbelsäule notwendig. Während nämlich die Rippen laterale Flexionen höchstens einschränken, sind sie bei sagittalen, besonders wenn sie ventral geschlossen sind, ein ausgesprochenes Hindernis. Wir finden deshalb bei den Säugern gleichzeitig mit der Steigerung sagittaler Biegungsfähigkeit eine Reduktion der Rippen der hinteren Rumpfregion gegenüber den Reptilien. Dies führt schließlich zu einer Scheidung der Rumpfwirbelsäule in zwei Regionen: in die vordere, Rippen tragende Brustregion und die anschließende rippenlose Lendenregion. Die Lendenregion wird damit zu einem Abschnitt, wo stärkere sagittale Biegungen möglich sind. Da sie aber durch den Verlust der Rippen viel an Festigkeit verliert, benötigt sie anderer Einrichtungen, die diesen Verlust wettmachen. Denn die Lendenwirbelsäule bedarf großer Festigkeit, um den vom Sacrum kommenden Druck auf die vorderen Körperpartien übertragen zu können, um also gewissermaßen eine Verbiegung der Wirbelsäule infolge der von hinten kommenden Kraft zu verhindern. Deshalb kann die Ausbildung stärkerer sagittaler Biegsamkeit nur auf Kosten anderer Beugungsmöglichkeiten erfolgen. So sehen wir, daß Rotation und laterale Flexion auf die Brustregion beschränkt werden, während die Lendenwirbelsäule ganz einseitig für sagittale Beugungen geformt erscheint.

Die Stellung der Gelenkflächen.

Die Art der Bewegung zwischen benachbarten Wirbeln wird durch die Stellung der Gelenkflächen bestimmt. Diese befinden sich auf eigenen Fortsätzen (Zygapophysen) des Neuraldaches, und zwar so, daß die hintere Gelenkfläche eines Wirbels über die vordere des nachfolgenden zu liegen kommt. Durch diese dachziegelartige Aneinanderreihung der Gelenkflächen wird erreicht, daß der Druck jedes Wirbels gegen das Sacrum weitergeleitet wird, was uns einen neuen Beweis dafür liefert, daß wir im Kreuzbein das Druckzentrum des Rumpfes zu erblicken haben.

Allgemein unterscheidet man in der Wirbelsäule folgende Flexionsarten (A. FICK,[18] W. KRÜGER[25]):

dorsale Flexion,
ventrale Flexion,
laterale Flexion,
Rotation,
Neigungskreiseln;

letztgenanntes kann zweierlei Art sein, und zwar:

a) eine Kombination von Rotation mit lateraler und dorsaler Flexion,
b) eine Kombination von Rotation mit lateraler und ventraler Flexion.

Ich möchte die erste Art als dorsales, die zweite als ventrales Neigungskreiseln bezeichnen.

Die Achse für die Gesamtheit der gegenseitigen Bewegung zweier Wirbel ist der Chordakanal, der an den Endflächen jedes Wirbelkörpers

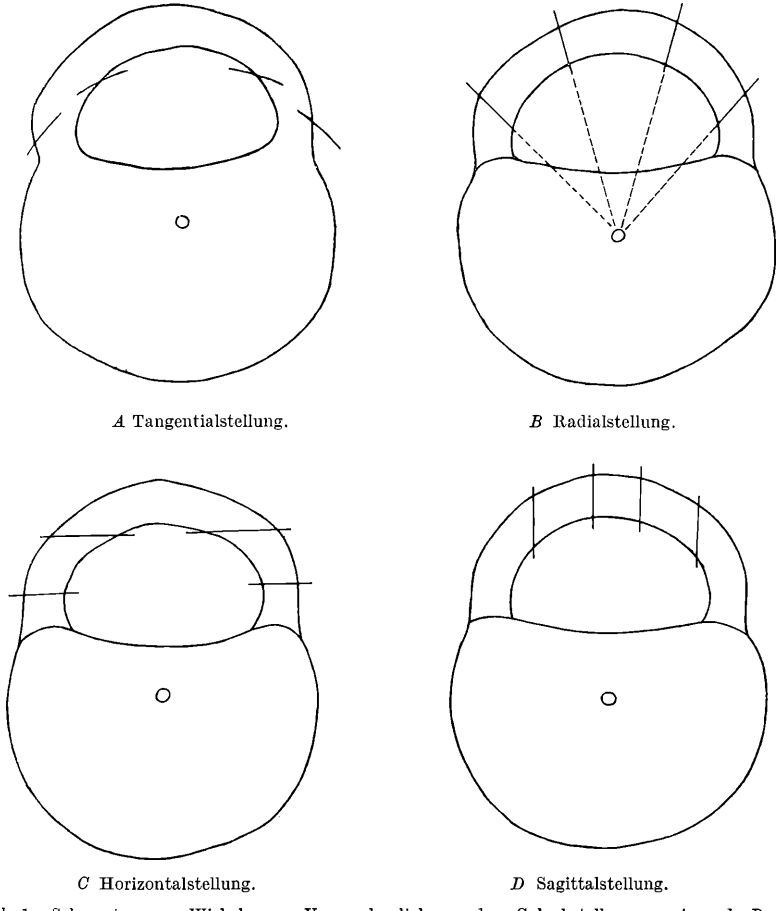


Abb. 1. Schemata von Wirbeln zur Veranschaulichung der Gelenkstellungen. *A* und *B* nach H. VIRCHOW, *C* und *D* in Anlehnung an die VIRCHOWschen Darstellungen.

durch ein kleines Grübchen markiert ist. Es ist jedoch klar, daß diese allgemeine Achse nicht bei jeder Flexionsart als Achse fungieren kann. Nur die Rotationsachse deckt sich vollständig mit dem Chordakanal, während die Achse bei dorsaler Flexion etwas dorsal-, bei ventraler etwas ventral-, bei lateraler etwas lateralwärts verschoben wird. Zieht man aber aus den verschiedenen Achsenlagen das Mittel, dann liegt dieses im Chordakanal.

H. VIRCHOW hat bezüglich der Stellung der Gelenkflächen zwei Typen unterschieden[37] Die Kreisbogenstellung und die Radiusstellung* (Abb. 1). Diese beiden extremen Typen sind dadurch grundsätzlich verschieden, daß Kreisbogenstellung (= Tangentialstellung) Rotation weitgehend begünstigt, während Radiusstellung (= Radialstellung) diese vollständig ausschließt. Ebensolche Extremstellungen, wie sie VIRCHOW bezüglich der Rotation aufstellte, kann man aber auch für die anderen Grundflexionen konstruieren. Z. B. für laterale Flexion: bei dieser liegt die Beugungsebene horizontal, also senkrecht zur Sagittalebene; sollen Gelenkflächen diese Beugung ermöglichen, so müssen sie in der Beugungsebene, mithin horizontal liegen (Abb. 1 *C*). Senkrecht dazu, mithin parallel zur Sagittalebene stehende Gelenkflächen (Abb. 1 *D*) machen laterale Flexion absolut unmöglich. Diese gestatten dafür sagittale Flexionen, die wieder durch horizontale Lage der Gelenkflächen verhindert werden. Wir können somit für jede Grundflexion eine günstigste und eine am wenigsten günstige Gelenkflächenstellung konstruieren, was in nebenstehender Aufstellung versucht werden soll.

Art der Flexion	Günstigste Gelenkflächenstellung	Ungünstigste Gelenkflächenstellung
Rotation (Drehung) . .	tangential	radial
Laterale Flexion	horizontal	sagittal
Sagittale Flexion .	sagittal	horizontal

Diese „reinen Typen" treten uns jedoch nur recht selten entgegen. Viel öfter finden wir Zwischenstellungen, welche aber auf obige Grundtypen zurückführbar sind. Vergleichen wir in der Abb. 1 die Typen *A* und *C*, so können wir feststellen, daß sich tangentiale und horizontale Gelenkflächenstellung immer ähnlicher werden, je mehr sich die Gelenkflächen der Medianebene nähern. Denn in der Medianebene hat die Tangente an den Kreisbogen um das Drehungszentrum horizontale Lage, und daraus folgt, daß eine an der Medianebene liegende tangentiale Gelenkfläche auch laterale Flexion ermöglichen muß. Wir hätten damit eine Grenzstellung, bei welcher zwei Flexionen ausgeführt werden können.

Ebenso gibt es eine Grenzstellung zwischen dem radialen und sagittalen Typus (Abb. 1, *B*, *D*); auch hier werden durch radiale Stellung auch sagittale Flexionen ermöglicht, wenn die Gelenkflächen nahe der Medianebene stehen, weil dort die Unterschiede zwischen radialer und sagittaler Stellung verschwinden.

Diese Grenzstellungen finden wir schon bedeutend häufiger realisiert. So ist die Stellung zwischen radialer und sagittaler typisch für die Lendenregion, die zwischen tangentialer und horizontaler typisch für die Brust-

* W. KRÜGER[25] schlägt für dieselben Begriffe die Termini Tangential- und Radialstellung vor, die ich in der Folge häufiger anwenden werde.

region. Doch finden wir in dieser meist noch eine kleine, aber sehr wichtige Abänderung. Es sind nämlich die Gelenkflächen in der Brustregion selten genau horizontal gestellt, sehr häufig senken sie sich etwas nach vorne zu; dadurch ist den Gelenkflächen die Möglichkeit gegeben, sich etwas kranial- oder kaudalwärts zu verschieben, wodurch sagittale Beugungen zustande kommen können. Gefördert werden letztere noch dadurch, daß die hinteren Gelenkflächen der Wirbel häufig konkav, die vorderen hingegen konvex sind. Etwas Ähnliches liegt auch in der Lendenregion vor; rücken nämlich dort die Gelenkflächen aus der genauen Parallellage zur Sagittalebene heraus, so daß sie kaudalwärts ein wenig konvergieren, dann werden hier auch laterale Flexionen möglich, besonders wenn die Gelenkflächen nicht plan sondern gewölbt sind. Diese verschiedenen feinen Modifikationen sind sehr häufig vorhanden und für die Flexionsmöglichkeit des Wirbels von großer Bedeutung, hindern uns jedoch selten, den Grundtypus der Gelenkflächenstellung und damit die vorherrschende Flexionsfähigkeit mit Leichtigkeit zu erkennen.

Der Abstand der Gelenkflächen von der Medianebene hat aber noch eine andere Bedeutung, auf welche ebenfalls bereits VIRCHOW hinwies[36]. Aus dem oben Besprochenen folgt, daß eine bestimmte Beugungsart um so schärfer und präziser durchgeführt werden muß, je weiter die Gelenkflächen von der Medianebene entfernt sind, während bei Annäherung an diese die Art der Flexion unbestimmter wird. Soll also zwischen zwei Wirbeln nur eine bestimmte Flexionsart ermöglicht, jede andere aber ausgeschaltet werden, so kann dies dadurch erreicht werden, daß die Gelenkflächen auseinanderrücken. Dies bedingt jedoch gleichzeitig einen höheren Grad der Festigkeit zwischen den betreffenden zwei Wirbeln. „Das weite Auseinanderstehen der Gelenkflächen an den Abschnitten der Wirbelsäule, an denen die Drehung ausgeschlossen ist (wie durch die Stellung der Gelenkflächen auf den Radien der Drehung erwiesen ist), möchte ich vergleichen mit dem weiten Auseinanderstehen der Ausleger an einem Boote, welches dadurch gegen seitliches Kippen geschützt werden soll" sagt VIRCHOW[36] und meint damit offenbar, daß durch großen Abstand der Gelenkflächen von der Medianebene die Stabilität zwischen zwei Wirbeln erhöht wird.

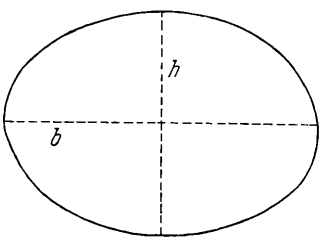
Kleiner Abstand der Gelenkflächen von der Medianebene dient also der Beweglichkeit der Wirbelsäule, großer der Festigkeit. Wir sehen somit, daß diese beiden — Beweglichkeit und Festigkeit — entgegengesetzte Momente der Wirbelformung sind. Soll zwischen zwei Nachbarwirbeln die höchstmögliche Festigkeit bestehen, dann muß die Beweglichkeit gleich Null sein und umgekehrt. Die starr verbundenen Kreuzbeinwirbel bieten ein Beispiel für höchste Festigkeit, die lose aneinanderschließenden Wirbel am Schwanzende ein solches für höchste Beweglichkeit. In allen Wirbeln können wir dieses Widerspiel jener beiden Gegen-

pole der Wirbelsäule feststellen. Die Faktoren, welche hohe Festigkeit zwischen zwei Wirbeln zu erzielen trachten, werden gewöhnlich als *statische* bezeichnet und den *mechanischen*, worunter jene verstanden werden, welche die Beweglichkeit der Wirbel zum Ziele haben, gegenübergestellt. Meiner Ansicht nach umfaßt jedoch der Begriff „mechanisch" auch die statischen Faktoren, weshalb ich an seiner Stelle den Ausdruck *kinetische Faktoren* anwenden will. Statische Faktoren sind also jene Formungsmomente, welche die Festigkeit, kinetische jene, welche die Eigenbewegung der Wirbelsäule betreffen.

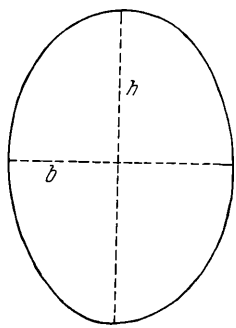
Haben also die Gelenkflächen eines Wirbels großen Abstand von der Medianebene, dann dürfen wir auf ein Vorherrschen der statischen Faktoren schließen. Je kleiner dieser Abstand aber ist, desto mehr kommen kinetische Momente zur Auswirkung. Aber nicht nur in den Gelenkflächen, sondern an allen Wirbelteilen können wir das Wirken jener polar entgegengesetzten Faktoren beobachten.

Die Form der Wirbelkörper.

Wir sahen früher (S. 51ff.), daß die Wirbelkörper in weitem Maße durch statische Faktoren beeinflußt werden; ihre Form steht aber auch in engem Zusammenhang mit der Kinetik der Wirbelsäule. Man kann auch hier theoretisch zwei Typen unterscheiden, die allerdings nicht in gleichem Maße realisiert sind. Abb. 2 stellt zwei schematische Wirbelkörperquerschnitte von verschiedener Form



A Breitovaler Typus.



B Hochovaler Typus.

Abb. 2. Schemata zweier extremer Wirbelkörperquerschnittformen.

dar. Bei *A* ist die Breite größer als die Höhe, bei *B* umgekehrt die Höhe größer als die Breite. Es ist klar, daß Wirbelkörper mit derartigen Querschnitten zu ganz verschiedenen Flexionen disponiert sind, und zwar jeweils zu jener Flexion, deren Achsenebene durch den kleineren Durchmesser hindurchgeht. Die Querschnittsform *A* (breitovaler Typus) begünstigt mithin sagittale — also dorsale und ventrale — Flexionen, die Querschnittform *B* (hochovaler Typus) hingegen

laterale. Ein Wirbelkörper mit kreisförmigem Querschnitt nimmt die Mitte zwischen beiden Extremen ein, erlaubt also dorsoventrale und laterale Flexionen in gleichem Maße, besonders aber Rotation und das mit dieser verbundene Neigungskreiseln. Wir finden deshalb breitovale Wirbelkörper in der Hals- und in der Lendenregion der Raubtiere, wo sagittale Flexionen vorherrschen, die Mittelform, mehr oder minder kreisförmige Querschnitte aber in der Brustregion, wo verschiedene Flexionen ermöglicht werden. Das Fehlen hochovaler Wirbelkörper erklärt sich daraus, daß unter den Säugetieren stets sagittale Flexionen vorherrschen, laterale aber in keiner Wirbelregion ausschließlich vorkommen.

In vielen Fällen sind wir berechtigt, die *Größe* der Wirbelkörperquerschnitte auf *statische*, deren *Form* aber auf *kinetische* Faktoren zurückzuführen.

Die Wirbelfortsätze.

Um die Wirbel gegeneinander bewegen zu können, sind Muskel nötig; die Wirbelkörper und Neuralbogen allein aber bieten ihrem Ansatze nicht genügend Raum. Deshalb entwickeln die Wirbel Fortsätze, und zwar bei den Säugetieren im Prinzip einen dorsal und zwei seitlich gerichtete, den Dornfortsatz und die Querfortsätze. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß diese Wirbelteile nur kinetischen oder dynamischen Funktionen dienen, auch sie können statische Funktionen übernehmen und werden somit ebenfalls in Form, Größe und Stellung von beiden Faktorengruppen bestimmt.

So gewinnen die Dornfortsätze immer mehr an statischer Bedeutung, je länger und breiter sie sind. In extremen Fällen können sie so groß werden, daß die mehrerer benachbarter Wirbel zu einer Platte verschmelzen, wie dies im Lendenteil der Glyptodonten der Fall ist. Dort werden sie dadurch zu einer wichtigen Stütze der Wirbelsäule. Ein ähnlicher Zusammenschluß benachbarter Wirbeldorne findet sich in der Halsregion von *Didelphis*. Durch kurze oder schlanke Dornfortsätze hingegen wird die Beweglichkeit der Wirbelsäule weitgehend erhöht. Aber auch dort, wo lange Dorne erforderlich sind — z. B. in den vorderen Brustwirbeln zum Ansatz des Ligamentum nuchae —, können diese der Bewegung benachbarter Wirbel gegeneinander großen Spielraum lassen, wenn sie gegen ihr distales Ende zu schmäler werden, also mehr oder minder spitz endigen. Ihre Bedeutung für die einzelnen Flexionen kann aber eine durchaus verschiedene sein. So sind lange, aufrecht stehende Dorne kein Hindernis für laterale Flexionen, wohl aber für Rotation, weil sich bei gleichem Drehungswinkel deren Spitzen weit mehr voneinander entfernen als bei kurzen Dornen. Lange Dorne begünstigen dann Drehung, wenn sie sich kranial- oder kaudalwärts neigen; denn dann nähert sich die Dornenachse der Rotationsachse der Wirbel, und Drehung bewirkt nur

geringes Auseinandertreten der Dornenenden. Solche schräggestellte Dorne aber hindern dafür wieder laterale Flexionen und dadurch, daß sie nahe aneinander zu liegen kommen, auch sagittale. Im allgemeinen aber kann man sagen, daß — soweit es auf die Dornfortsätze ankommt — die Wirbel um so beweglicher sind, je größer der die Dorne trennende Zwischenraum im Verhältnis zur Größe der Dorne ist.

Auch die Querfortsätze dienen stets und in erster Linie dem Ansatze von Muskeln. Mitunter aber treten sie noch mehr als die Dornfortsätze in direkte Beziehung zur Mechanik der Wirbelsäule. So gewinnen sie oder vielmehr ihre Teile im mittleren Rumpfabschnitt der Katzen und Bären ganz besondere Bedeutung. Dort legen sich die stark entwickelten Anapophysen so eng an die Metapophysen der folgenden Wirbel, daß diese zwischen den Anapophysen und Zygapophysen der vorhergehenden Wirbel förmlich eingekeilt erscheinen. Dadurch erhält dieser Wirbelsäulenabschnitt noch größere Festigkeit gegenüber lateraler Flexion und Rotation, als durch die Gelenkflächen allein sichergestellt ist.

Aber schon die Tatsache, daß sich die Rippen mit ihrem Tuberculum den Querfortsätzen der Brustwirbel anlehnen, macht diese zu wichtigen Stützen der vorderen Rumpfhälfte. Diese Anteilnahme der Querfortsätze an der Mechanik der Wirbel soll später noch eingehender behandelt werden (S. 71).

Form und Mechanik des einzelnen Wirbels.

Versuchen wir nun, alle jene Merkmale, welche große Beweglichkeit der Wirbel gegeneinander ermöglichen, zusammenzufassen. Dabei müssen wir solche Wirbel als Grundlage benutzen, welche dem Allgemeinfall gerecht werden, also Gelenk-, Dorn- und Seitenfortsätze besitzen, mit einem Wort vollständige Wirbel, und nicht etwa distale Schwanzwirbel, die, nur aus Wirbelkörpern bestehend, Wirbelsäulenglieder von extremer Beweglichkeit darstellen. Wenn man aber einen vollständigen Wirbel zur Grundlage nimmt, so ergibt sich aus dem oben Gesagten, daß man bei einem solchen auf Grund seiner Form kaum von größtmöglicher Beweglichkeit sprechen kann, sondern nur von größter Beweglichkeit in bezug auf eine bestimmte Richtung. Ebenso kann man bei einem freien (nicht mit Nachbarn oder anderen Knochen verschmolzenen) Wirbel nur von Festigkeit gegenüber einer bestimmten Flexionsart sprechen, und diese betreffenden Formen müssen dann das Gegenteil jener sein, welche große Beweglichkeit in einer bestimmten Richtung bedingen.

Die folgende Zusammenstellung soll deshalb versuchen, jene Merkmale aufzuzeigen, welche bei freien, vollständigen Wirbeln größte Beweglichkeit bezüglich einer bestimmten Flexionsart zulassen. Der größten Festigkeit gegenüber der selben Flexionsart entsprechen dann jeweils Ausbildungsformen, welche von den angeführten am weitesten abweichen.

Art der Flexion	Gelenkstellung	Form der Präzygapophysen	Wirbelkörperquerschnitt	Dornfortsatz Form	Dornfortsatz Stellung	Anapophysen und Metapophysen
Dorsale Flexion	sagittal	plan	breitoval	kurz, spitz	aufrecht	dürfen stark entwickelt u. ineinander verkeilt sein
Ventrale Flexion	sagittal	plan	breitoval	kurz	aufrecht	
Laterale Flexion	horizontal	plan	hochoval	beliebig	aufrecht	dürfen nicht stark entwickelt und keinesfalls ineinander verkeilt sein
Rotation	tangential	transversal konvex	kreisförmig	beliebig	stark geneigt	
Dorsales Neigungskreiseln	radial oder tangential	konkav konkav	kreisförmig	kurz	beliebig	
Ventrales Neigungskreiseln	radial oder tangential	konkav konvex	kreisförmig	kurz	beliebig	

Bei allen diesen Betrachtungen über die Bedeutung der Wirbelformen für die Statik und Kinetik der Wirbelsäule dürfen wir aber nicht außer acht lassen, daß die Wirbel durch mannigfache Bänder und Muskel in Verbindung stehen. Diese erstrecken sich zwischen den Wirbelkörpern, Neuralbogen, Dorn-, Gelenk- und Seitenfortsätzen benachbarter und entfernterer Wirbel und verleihen der Wirbelsäule erst ihren Halt. Würden wir den Versuch unternehmen, aus den knöchernen Wirbeln allein eine Wirbelsäule aufzubauen, dann würde diese schon auf Grund ihres eigenen Gewichtes haltlos in sich zusammenfallen. Wenn aber die Bänder erst die Wirbel zu einer mechanischen Einheit zusammenzufügen vermögen, so folgt daraus, daß sie die Beweglichkeit der Wirbel sehr wesentlich herabsetzen müssen. Dasselbe bewirken auch alle übrigen an den Wirbeln befestigten Organe (mit teilweiser Ausnahme der Muskel), und wir dürfen deshalb, wenn wir von den Wirbelformen auf die Körperbewegungen zu schließen versuchen, nie vergessen, die aus jenen gefolgerten Bewegungsmöglichkeiten graduell bedeutend zu vermindern. Der gesamte Organismus kann keine Eigenbewegung ausführen, welche den zwischen den Wirbeln möglichen Beugungen widerspricht. Wirbelform und Körperbewegung stehen mithin in engster funktioneller Beziehung, und wir sind vollkommen berechtigt, die Grundlage und die Auswirkungen der Bewegung aller von der Wirbelsäule gestützten Körperregionen in den Wirbeln zu suchen.

Die Mechanik der Wirbelsäulenabschnitte.

Diese allgemeinen, die funktionelle Bedeutung der Wirbelformen betreffenden Betrachtungen setzen uns nun in die Lage, die Mechanik der einzelnen Wirbelsäulenabschnitte eingehender zu verfolgen. Gleichzeitig sollen sie, an den Beispielen ausgewählter rezenter Carnivoren erhärtet, helfen, unser Wissen von den kausalen Bedingtheiten der Knochenformen des Höhlenbären zu vervollständigen.

Halsregion. Der cervikale Abschnitt der Wirbelsäule ist bei den einzelnen Carnivoren recht ähnlich gestaltet; wir finden bei weitem nicht so weitgehende Verschiedenheiten, wie sie uns später im Rumpf entgegentreten werden. Die Halsregion umfaßt stets sieben Wirbel, deren Länge innerhalb einer Wirbelsäule ziemlich gleich, aber bei Hunden größer als bei Katzen und Bären ist.

Die beiden ersten Wirbel sind entsprechend ihrer besonderen Funktion von den folgenden weitgehend verschieden. Der erste Halswirbel, der Atlas, ist der einzige Wirbel, dem ein Wirbelkörper fehlt. Dieser ist als Processus odontoideus (Dens epistrophei) mit dem zweiten Halswirbel verschmolzen. Die ventrale Seite dieses Zahnfortsatzes wird von einer Gelenkfläche eingenommen, die mit der dorsalen Fläche der ventralen Atlasspange (Schlußstück) artikuliert. Seitlich geht diese Gelenkfläche in die paarigen Gelenkflächen des Epistropheus über, die wieder mit den kaudal am Neuralbogen des Atlas liegenden Gelenkfacetten in gelenkige Verbindung treten. Die vorderen Gelenkflächen des Epistropheus sind in dorsoventraler und transversaler Richtung ziemlich stark konvex, die kaudalen Gelenkflächen des Atlas jedoch fast plan. Dadurch kommt bei der Bewegung der beiden Wirbel gegeneinander eine Drehung zustande, die aber immer mit einer geringen lateralen Beugung verbunden ist. Bei dieser Drehung rollt der Zahnfortsatz an der dorsalen Fläche der Atlasspange und hindert den Atlas, sich — dem Muskelzuge folgend — dorsalwärts zu verschieben. Ventrale Verschiebung hingegen wird durch starke Bänder am Neuralkanal, an dessen Rändern und an den Ventralflächen der Wirbel verhindert. Auch weitergehende Lateralflexionen als jene, welche die Drehung begleiten, sind durch die schräg gekrümmten Gelenkflächen des Epistropheus unmöglich gemacht. Somit verbleibt von allen Hauptflexionen nur die Drehung, und diese ist es auch, welche die Formen der beiden Wirbel beherrscht. Die Drehung des Atlas gegenüber dem Epistropheus wird hauptsächlich durch die Mm. obliqui capitis inf., die beiderseits an den Seitenflächen des Axisdornes entspringen und an den Rändern der Atlasflügel inserieren, bewirkt. Der Größe dieser Muskel bei den Raubtieren entspricht die beträchtliche Ausdehnung des Epistropheusdorns und der Atlasflügel. Die Umrißform des ersteren aber wird hauptsächlich durch die geraden Hinterhauptmuskel (Mm. rectus capitis post. major et medius) bestimmt, die an seinem Kamm entspringen,

über den Atlas hinweg zur Hinterhauptfläche ziehen und bei Kontraktion den Kopf heben helfen.

Die Vorderfläche des Atlas bildet eine einheitliche, tiefkonkave Gelenkfläche, die in ihrer Mitte so vom Neuralkanal durchbrochen wird, daß nur eine ventrale Verbindung der seitlichen Flächen erhalten bleibt (vgl. I, Abb. 1, S. 74). Versucht man, die vorhandenen Teile dieser gekrümmten Flächen zu ergänzen, dann stimmt die gesamte Gelenkfläche am ehesten mit einer Rotationsfläche überein, die dadurch entsteht, daß man eine Ellipse um ihren längsten Durchmesser rotieren läßt. Da aber die Rotationsachse dieser Drehfläche quer zur Wirbelsäulenachse liegt, werden im Atlanto-Occipitalgelenk Drehungen unmöglich gemacht, sagittale Beugung hingegen zur vorherrschenden Flexion. Diese ist jedoch nicht die einzig mögliche. Gefördert durch die Inkongruenz der vorderen Atlasfläche mit den Hinterhauptkondylen können auch geringe Lateralflexionen ausgeführt werden, die aber immer mit einem sehr schwachen Neigungskreiseln verbunden sind.

An diese beiden atypischen Halswirbel schließen sich die funktionell einander sehr ähnlichen, übrigen Halswirbel an. Bei den Carnivoren sind dies stets freie, vollständige Wirbel, d. h. sie bestehen aus Wirbelkörper, Neuralbogen, Gelenk-, Dorn- und Seitenfortsätzen. Die Wirbelkörper haben breitovalen Querschnitt, was eine Begünstigung sagittaler Flexionen darstellt.

Die Gelenkflächen dieser Halswirbel müssen so gestaltet sein, daß sie dem Halse die Möglichkeit bieten, den Kopf in lateraler und dorsaler, besonders aber in ventraler Richtung gegenüber dem Rumpfe zu bewegen. Drehungsfähigkeit muß nicht vorhanden sein, da dieser das Atlas-Epistropheus-Gelenk in weitem Maß entspricht. Wir sahen nun (S. 57), daß sich im allgemeinen die Flexionsmöglichkeiten mehren, wenn die Gelenke nahe zur Medianebene rücken. Man sollte deshalb erwarten, daß auch im Halse, der doch sehr beweglich gestaltet sein soll, die Gelenkflächen der Wirbel nahe der Medianebene liegen. Wir beobachten jedoch tatsächlich das Gegenteil (vgl. I, Abb. 2, S. 81). Die Gelenkflächen sind sehr weit seitlich gerückt und liegen auf relativ gut abgegrenzten Gelenkfortsätzen, während sie in anderen Wirbelsäulenregionen meist in enger Beziehung zum Neuralbogen stehen. Dieser Widerspruch zwischen den Anforderungen der Beweglichkeit und den realisierten Wirbelformen kann nur dadurch begründet sein, daß die statischen Faktoren hier gegenüber den kinetischen von dominanter Bedeutung sind. Und wir finden auch tatsächlich die Erklärung für die erwähnten Wirbelformen in der besonderen statischen Beanspruchung der Halswirbelsäule.

Wir müssen uns vor Augen halten, daß der Kopf hauptsächlich auf zweierlei Weise am Rumpfe getragen wird: durch die Halswirbelsäule und durch das Nackenband. Die Schwerewirkung zieht den Kopf senkrecht nach unten. Wäre er nur an dem sich an den distalen Enden der

vorderen Brustwirbeldorne anheftenden Nackenbande befestigt, würde er gleichfalls nach unten sinken, aber sich nicht mehr senkrecht, sondern in einer Kreisbahn, deren Mittelpunkt die Dornfortsatzspitze des ersten Brustwirbels darstellt, dem Rumpfe nähern. Dieser Tendenz des Kopfes stemmt sich nun die auf dem Körper und Neuralbogen des ersten Brustwirbels basierende Halswirbelsäule entgegen. Das Gewicht des Kopfes äußert sich nunmehr als Zug mittels des Nackenbandes auf die ersten Brustwirbeldorne, die sich entgegen der Zugrichtung etwas kaudalwärts

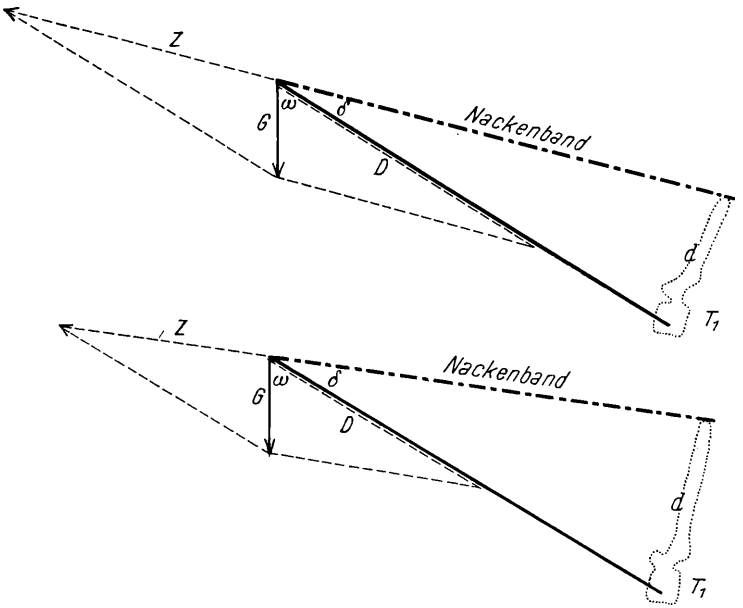


Abb. 3. Konstruktionsschemata der Kopfbefestigung durch Wirbelsäule und Nackenband. D Größe des Kopfdruckes auf die Halswirbel, G Gewicht des Kopfes, T_1 Erster Brustwirbel, Z Größe des Zuges auf das Nackenband, d Dorn von T_1, δ Winkel zwischen Nackenband und Halswirbelsäule, ω Neigungswinkel der Halswirbelsäule.

neigen, und als Druck auf alle Halswirbel und die vordersten Brustwirbel. Dadurch teilt sich die senkrecht gerichtete Schwere des Kopfes in zwei Komponenten, in eine Zugkomponente und eine Druckkomponente. Versuchen wir nun, für diese Kräfteverhältnisse das entsprechende Kräfteparallelogramm zu konstruieren (Abb. 3), wobei wir einige Vereinfachungen vornehmen,* Kopfgewicht und Halslänge als konstant, die

* So ist hier angenommen, daß Nackenband und Halswirbelsäule erst im Schwerpunkt des Kopfes mit diesem in Verbindung treten, was ja tatsächlich nicht der Fall ist, denn die Wirbelsäule grenzt an die Hinterhauptkondylen, das Nackenband aber heftet sich am dorsalen Teil der Hinterhauptsfläche an, um den Schädel in einer bestimmten Lage zu fixieren. Ferner ist hier die Halswirbelsäule als gerader, gewichtsloser Stab gedacht, der nur auf Druck beansprucht werden kann.

Dornlänge des ersten Brustwirbels als variabel annehmen, so ergeben hauptsächlich folgende Beziehungen:

1. Der Druck des Kopfes auf die Halswirbelsäule ist um so kleiner, je länger die Dornfortsätze der ersten Brustwirbel sind.

1 a. Der Zug des Kopfes auf das Nackenband ist um so kleiner, je länger die Dornfortsätze der ersten Brustwirbel sind.

2. Wenn die Halswirbelsäule aufrecht gehalten wird, dann ist der Druck des Kopfes auf die Halswirbelsäule gleich dem Gewicht des Kopfes. $\omega = 0$, $D = G$.

2 a. Wenn die Halswirbelsäule aufrecht gehalten wird, dann ist der Zug des Kopfes auf das Nackenband gleich Null. $\omega = 0$, $Z = 0$.

3. Wenn die Halswirbelsäule vertikal abwärts hängt, dann ist der Druck des Kopfes auf die Halswirbelsäule gleich Null. $\omega = 180°$, $D = 0$.

3 a. Wenn die Halswirbelsäule vertikal abwärts hängt, dann ist der Zug des Kopfes auf das Nackenband gleich dem Gewicht des Kopfes. $\omega = 180°$, $Z = G$.

4. Wenn die Halswirbelsäule horizontal gehalten wird, dann ist der Druck des Kopfes auf die Halswirbelsäule am größten. $\omega = 90°$, $D =$ Maximum.

4 a. Wenn die Halswirbelsäule horizontal gehalten wird, dann ist der Zug des Kopfes auf das Nackenband am größten. $\omega = 90°$, $Z =$ Maximum.

Die gleiche Abhängigkeit des Kopfdruckes von der Neigung des Halses zur Vertikalen ergibt sich, wenn man, wie es meist geschieht, den Hals als Hebel auffaßt und dessen Drehmoment durch die Kopfbelastung berechnet. Dann wird das Drehmoment gleich Null, wenn der Hals senkrecht steht, also der Winkel ω gleich Null (oder 180°) ist. Das größte Drehmoment ergibt sich bei Horizontallage des Kopfes, d. h. wenn ω gleich 90° ist.

Ansonsten aber entspricht die Auffassung des Halses als Hebel nicht dem Wesen der Halskonstruktion, da hierbei die Funktion des Nackenbandes vollständig vernachlässigt wird. Wenn deshalb E. Duerst[9] schreibt: „Die Schwere des Kopfes steht in negativer Korrelation zur Länge des Halses" (a. a. O. S. 213), so ist dies nur ungefähr richtig. Denn aus den genaueren Konstruktionsschemata der Abb. 3 ersehen wir keinen direkten Zusammenhang zwischen Kopfgewicht und Halslänge. Sehr wesentlich aber ist das Verhältnis der Halslänge zur Länge der Brustdorne. Ein schwerer Kopf kann durch einen kurzen Hals kompensiert werden, weil bei gleichbleibender Dornlänge dann das Verhältnis zwischen Halslänge und Dornlänge zugunsten der letzteren korrigiert wird. Ein schwerer Kopf kann aber auch bei gleichbleibender Halslänge durch längere Brustdornfortsätze kompensiert werden. Ein direkter Zusammenhang zwischen

Kopfschwere und Halslänge besteht nur dann, wenn wir die Halslänge nicht im Verhältnis zur Rumpflänge, sondern im Verhältnis zur Brustdornlänge betrachten.

Dabei ist stets vorausgesetzt, daß die Neigung des Halses zur Vertikalen konstant bleibt. Da aber auch diese bei den verschiedenen Tierformen (die dabei immer in Ruhelage, d. h. bei geringster Muskelkontraktion beurteilt werden müssen) ziemlichen Schwankungen unterworfen ist, muß auch dieser Faktor berücksichtigt werden. Ebenso kann die Länge der Brustdorne nur verglichen werden, wenn deren Neigung zur Halswirbelsäule konstant bleibt. Darum dürfen wir niemals von einer Relation zwischen Kopfgewicht und Halslänge oder zwischen Kopfgewicht und Brustdornlänge sprechen, da wir dabei aus einem größeren Komplex zusammenhängender Faktoren zwei beliebige herausfassen, ohne die anderen zu berücksichtigen. Wir müssen deshalb, wenn wir den Einfluß der Kopfschwere auf das übrige Skelett untersuchen wollen, folgende Faktoren in Betracht ziehen:

1. Kopfgewicht;
2. Halslänge;
3. Länge der Brustdorne;
4. Neigung der Brustdorne;
5. Neigung des Halses.

Der eine oder andere dieser Faktoren darf nur dann vernachlässigt werden, wenn er sich bei den verglichenen Organismen als konstant erweist.

Die in Abb. 3 dargestellten Schemata entsprechen ungefähr den Verhältnissen bei den Raubtieren. Dort ist mithin der Druck des Kopfes auf die Wirbelsäule bedeutend größer als sein Gewicht. Gegen den Rumpf zu summiert sich auch das Gewicht der Wirbel, welches ebenfalls mit deren Abstand von der Brustwirbelsäule wächst, zu einer ansehnlichen Größe. Aus all diesen Betrachtungen folgt, daß an die Halswirbel recht beträchtliche statische Anforderungen gestellt werden, und diesen hat die Form der Wirbel zu entsprechen und sie mit den kinetischen zu vereinen.

Dabei besteht die Halswirbelsäule nicht aus einem Knochenstück, sondern ist in mehrere Glieder geteilt. Soll verhindert werden, daß innerhalb der Halswirbelsäule infolge des Druckes Verbiegungen in ventraler oder lateraler Richtung (einer Verbiegung in dorsaler Richtung wirkt die Eigenschwere der Halswirbel entgegen) erfolgen, so müssen die Wirbel in sich wie auch aneinander sehr fest gefügt sein, ohne daß aber ihre gegenseitige Beweglichkeit zu sehr darunter leidet.

Wir fanden bereits (S. 57), daß großer Abstand der Gelenkflächen von der Medianebene die Stabilität benachbarter Wirbel erhöht, weil jeder Körper um so stabiler ist, je weiter seine Unterstützungspunkte

voneinander entfernt oder je größer seine unterstützte Fläche ist. Im Vergleich mit einem Brustwirbel sind die Unterstützungspunkte (Wirbelkörper und Gelenkfortsätze) eines Halswirbels sehr weit voneinander entfernt. Wir sehen, daß bei diesen die Gelenkfortsätze zur Gänze aus dem Neuraldach herausragen. Dadurch aber sind sie aus dem engeren, auf größeren Druck beanspruchbaren Bereich des Neuralbogens losgelöst und bedürfen einer besonderen Stütze. Diese finden sie in den dorsalen Ästen der Seitenfortsätze, also den den Diapophysen der Brustwirbel homologen Teilen der Halswirbel (vgl. H. HAYEK[21]). Diese treten wie die Stützbogen eines Erkers von unten her an die Zygapophysen heran und leiten einen Teil des auf diese ausgeübten Druckes auf die Pleurapophysen und damit auf die Wirbelkörper ab.

Wir sehen mithin in den Halswirbeln der Raubtiere in geradezu beispielhafter Weise, wie die Knochenformen den an sie gestellten divergenten Anforderungen der Statik und der Kinetik weitgehendst gerecht werden.

Teils statischen, teils kinetischen Faktoren ist es zuzuschreiben, daß die Gelenkflächen der Halswirbel denen der schwerbelasteten Lendenwirbel an Größe kaum nachstehen. Bezüglich der Größe der Gelenkflächen sagt VIRCHOW[36] (a. a. O. S. 862f.): „Eine erhebliche Ausdehnung der Gelenkfortsatzflächen kann an sich durch zwei Momente bedingt sein, die voneinander verschieden, ja sogar einander widersprechend sind, und die ich als statisches und mechanisches* unterscheiden möchte. Das erstere besteht darin, daß durch eine ausgedehnte, große und breite Fläche die Stützung des eines Wirbels auf den anderen begünstigt wird, besonders wenn die Bandscheibe zwischen den Körpern nachgiebig ist; das zweite besteht darin, daß eine ausgedehnte Fläche den Gang der Bewegung sichert, falls an dem betreffenden Abschnitt der Wirbelsäule eine größere Exkursion auszuführen ist."

Zur Größe der Gelenkflächen an den Halswirbeln der Raubtiere tritt häufig eine beträchtliche Inkongruenz der vorderen mit den hinteren Gelenkflächen, die besonders beim Hunde deutlich ist. Dort sind die vorderen Gelenkflächen bedeutend länger als die hinteren, wodurch letzteren ein langes Gleiten über erstere ermöglicht wird. Auch dadurch, daß vordere wie hintere Gelenkflächen konkav sind, wird größere Beweglichkeit ermöglicht, als allein durch die Stellung der Artikulationsflächen gegeben wäre. Denn mit dem Vorteil der Stabilität ist für weit auseinanderstehende Gelenkflächen der Nachteil verbunden, daß es sehr schwer ist, an diesen Stellen jene Lage einzunehmen, welche gleichzeitig dorsoventrale und laterale Flexionen ermöglicht. Hier, im Hals der Carnivoren, stehen die Gelenkflächen annähernd radial, wobei sie etwas kranialwärts diver-

* Bezüglich des Terminus „mechanisch" vgl. S. 58.

gieren. Diese Stellung ermöglicht zwar die beiden notwendigen Flexionsarten, aber nur in geringem Grade, und es müssen deshalb jene vorerwähnten besonderen Einrichtungen dazutreten, um ausreichende Exkursionen ausführen zu können.

So ergeben sich in der Region C_3—T_1* der Carnivoren schließlich folgende Bewegungsmöglichkeiten: Vorherrschend Ventralflexion, etwas geringere Dorsal- und Lateralflexion. Rotation ist stets vollkommen verhindert, teilweise aber durch schwaches dorsales Neigungskreiseln ersetzt, das bei Hunden auf Grund der langen vorderen Gelenkflächen in stärkerem Maße möglich ist als etwa bei Katzen und Bären. Dieses Neigungskreiseln tritt auch nach außen hin stärker in Erscheinung als die wenig ausgebildete laterale Flexionsfähigkeit; denn wir können fast bei jedem Raubtiere beobachten, daß es bei stärkerer Seitwärtsbeugung des Halses den Kopf gleichzeitig etwas schräg stellt.

Rumpfregion. Der Rumpfabschnitt der Carnivorenwirbelsäule zerfällt in zweierlei Hinsicht in zwei Teilregionen. Einerseits unterscheidet man rippentragende und rippenlose Wirbel und teilt demnach die Rumpfwirbelsäule in Brust- und Lendenregion. Die Grenze zwischen diesen liegt zwischen letztem Brust- und erstem Lendenwirbel. Anderseits sind die Rumpfwirbel in solche mit tangential-horizontalen Gelenkflächen und solche mit radial-sagittalen Gelenkflächen geschieden. Die Grenze zwischen diesen Abschnitten geht mitten durch einen Wirbel hindurch, den VIRCHOW[37] Wechselwirbel nannte. Die Platzziffer dieses Wirbels schwankt bei den Carnivoren. So ist es bei Feliden der T_{10}, bei Caniden und den meisten Ursiden der T_{11}, bei *Melursus* und *Helarctos* der T_{12} (vgl. I, S. 72). Da aber bei den Raubtieren meist 14 oder 15 Brustwirbel (also rippentragende) vorhanden sind, sehen wir, daß die Grenzen dieser nach den beiden Gesichtspunkten geschiedenen Wirbelsäulenregionen nicht zusammenfallen, sondern daß sie sich in einem mittleren Abschnitt der Wirbelsäule überschneiden, d. h. daß dort Wirbel liegen, welche radiale Stellung der Gelenkflächen mit dem Besitz von Rippen verbinden. Diesen thorakolumbalen Wirbeln stehen also die „vorderen" Thorakalwirbel voran und folgen die lumbalen Wirbel nach.

Für die mechanische Betrachtung der Rumpfwirbelsäule sind nicht beide Unterscheidungsarten von gleichem Wert. Wir werden zwar sehen, daß der Besitz von Rippen mechanisch von großer Bedeutung ist; jedoch nur jener Rippen, welche mit dem Brustbein in direkter Verbindung stehen. Die Rippen eines thorakolumbalen Wirbels aber vermögen dessen Charakter nicht zu beeinflussen, und deshalb wird für uns die Unterscheidung nach der Stellung der Gelenkflächen von weit größerer Bedeutung sein. Aus diesem Grunde aber alle auf den Wechselwirbel folgenden

* Für die Bezeichnungen der Wirbel und Wirbelregionen vgl. I, S. 66, Anm. 3.

Wirbel als Lendenwirbel zu bezeichnen, wie es GIEBEL und LECHE taten[19], scheint mir wohl etwas zu weitgehend. Hier sollen als Brustwirbel alle jene Wirbel bezeichnet werden, welche Rippen tragen. Für die Trennung nach der Stellung der Gelenkflächen soll die VIRCHOW-KRÜGERsche Terminologie in etwas abgeänderter Form Anwendung finden.

Untersuchen wir nun die tangentialen Wirbel (d. h. jene mit tangentialen Gelenkflächen) im Hinblick auf ihre statischen und kinetischen Fähigkeiten. Die mediane und tangential-horizontale Stellung der Gelenkflächen allein charakterisiert schon diese Wirbel als sehr bewegliche. Auch die sich meist der Kreisform nähernden Querschnittsformen der Wirbelkörper sowie die zwar langen, aber sehr schlanken Dornfortsätze setzen keiner Flexion bedeutende Hemmung entgegen, begünstigen aber besonders Rotation und laterale Flexion. Alle Teilformen dieser Wirbel zeigen ein Vorwalten kinetischer Faktoren. Beugungsversuche, die ich an einem Bänderpräparat einer Malayenbärenwirbelsäule ausführen konnte, zeigten ebenfalls in klarster Weise, daß wir im vorderen Brustabschnitt einen sehr vielseitig beweglichen Teil der Wirbelsäule vor uns haben.

Die hohen kinetischen Qualitäten dieses Abschnittes ziehen aber natürlich den Nachteil sehr geringer Festigkeit nach sich. Ein derartig gestalteter Wirbelsäulenabschnitt wäre allein niemals fähig, den statischen Anforderungen zu entsprechen. Dies ist jedoch in der Brustwirbelsäule auch gar nicht nötig. Hier sind die statischen Anforderungen wesentlich vermindert, denn diesen dient die gesamte Brustkorbkonstruktion. Brustwirbel, Rippen und Brustbein stehen in engstem funktionellem Zusammenhang, die einen wären ohne die anderen undenkbar. Jeder Wirbel bildet mit seinen Rippen einen im Sternum geschlossenen Ring; alle Ringe sind untereinander dorsal in der Wirbelsäule und ventral durch das Brustbein verbunden. So stellt das Thorakalskelett (die knorpeligen Partien einbezogen) eine geschlossene Einheit dar; ohne daß seine Festigkeit darunter leidet, ist es imstande, Eigenbewegungen auszuführen. Deren wichtigste ist die Atembewegung, bei der die Rippen nach vorne bewegt werden; da dabei immer eine größere Rippe (samt Knorpelteil) ungefähr an jene Stelle, die bei der Ruhelage eine kleinere Rippe einnahm, zu liegen kommt, wird der Brustkorb erweitert. Bei der Rückwärtsbewegung der Rippen erfolgt wieder eine Verengung (Exspiration). Da bei lateralen Beugungen des Brustkorbes die Rippen der einen Seite einander genähert werden müssen, können wir den allgemeinen Satz aufstellen, daß Lateralflexion im Brustabschnitt um so besser möglich sein wird, je geringer dessen transversaler Durchmesser ist. Der seitlich komprimierte Brustkorb der Carnivoren disponiert somit zu guter Lateralflexion. Auch Rotation ist in diesem Abschnitt gut möglich, wobei jede Drehung der Wirbelsäule auf die eine Seite durch eine Verschiebung des Sternums

auf die andere Seite kompensiert wird. Sagittalen Beugungen aber wird durch das starre Brustbein großer Widerstand entgegengesetzt; anderseits aber ist das Brustbein infolge seiner Starrheit imstande, der wenig stabilen Brustwirbelsäule ein festes Widerlager zu bieten.

Nur diese engen Beziehungen zwischen den vorderen Brustwirbeln und den übrigen Teilen des Brustkorbes können uns eine Erklärung der Wirbelformen dieser Region geben. Denn nur dadurch, daß das Brustbein und die Rippen die Wirbel gegen Verschiebungen verstreben, also die statischen Funktionen der letzteren übernehmen, können deren Gelenkflächen jene Stellung einnehmen, welche zwar weniger der Statik, um so mehr aber der Kinetik dient. Sahen wir, daß der Brustkorb besonders laterale Flexion und Rotation ermöglicht, so finden wir auch dasselbe bei den Gelenkflächen der Wirbel jener Region.

Aus diesen Beziehungen zwischen Wirbel und Rippen folgt aber auch, daß sich die Wirbelformen wesentlich ändern müssen, sobald die Rippen ihre feste Verbindung mit dem Brustbein aufgeben und daher nicht mehr fähig sind, die statischen Funktionen zu erfüllen. Wir sehen deshalb, daß der Wechselwirbel, also die Grenze zwischen Tangential- und Radialgelenken, stets dort liegt, wo die Verbindung zwischen Rippen und Sternum loser wird. Die Grenze stimmt zwar nicht genau mit der zwischen wahren und falschen Rippen überein, meist gehören noch die ersten oder die ersten und zweiten falschen Rippen, die noch relativ fest mit dem Brustbein verbunden sind, Wirbeln mit tangentialen Gelenkflächen an.

Die folgenden Wirbel aber sind gezwungen, die statischen Funktionen allein zu übernehmen. Dazu tritt noch die Notwendigkeit sagittaler Beugungen, die bei jenen Tieren, bei denen die Rumpfmuskulatur an der Sprungbewegung beteiligt ist, besonders ausgeprägt ist. Eine zum Sprung ansetzende Katze z. B. krümmt den Rücken, entspannt dadurch die Streckmuskulatur, um sie dann beim Losschnellen mit voller Energie zur Wirkung bringen zu können; denn aus einer Streckstellung heraus kann nie ein Sprung ausgeführt werden. Auch beim Sprunglauf (Galopp) krümmt jedes dazu fähige Tier seinen Rücken, um die beiden Extremitätenpaare einander möglichst zu nähern. Beim Schreiten und Tragen hingegen ist eine bedeutendere Krümmung des Rückens nicht vonnöten, weshalb bei dieser Fortbewegungsart die Wirbelsäule meist gestreckt gehalten wird. Da aber die Rippen sagittale Rumpfbewegungen hemmen (siehe oben), sehe ich in deren Notwendigkeit die Ursache der Rippenreduktion im kaudalen Teil der Rumpfwirbelsäule.

Diese kinetische Anforderung verlangt sagittale Stellung der Gelenkflächen bei den Lendenwirbeln (vgl. Tabelle, S. 61). Die Statik aber fordert, daß die Wirbel gegen ein sagittales Abgleiten geschützt werden. Beiden Faktoren wird nun dadurch entsprochen, daß die Gelenkflächen nicht genau parallel zur Sagittalebene stehen, sondern etwas dorsalwärts

divergieren. Außerdem sind sie ein wenig in dorsoventraler Richtung gekrümmt, so daß die hinteren Gelenkflächen jedes Wirbels durch den ventralen Teil der vorderen des folgenden Wirbels gestützt werden, mit ihrer Hauptfläche aber Sagittalflexion auszuführen vermögen. Die Stellung der Gelenkflächen ist aber keine strenge Sagittalstellung, sondern nähert sich der Radialstellung. Ähnlich den Diapophysen der Halswirbel legen sich in den Rumpfwirbeln mit radialen Gelenkflächen die Metapophysen (also Teile des Querfortsatzes) gleich Stützbogen an die Gelenkfortsätze an und übertragen den auf diesen lastenden Druck auf Querfortsatz und Wirbelkörper, der schließlich alle Drucklinien des Wirbels in sich vereinigt (I, S. 97).

Die radiale Stellung der Gelenkflächen der thorakolumbalen und lumbalen Wirbel hat aber noch eine sehr wichtige Bedeutung. Ich bemerkte bereits (S. 51/52), daß bei den Raubtieren der von den Hinterbeinen ausgehende Druck auf die Wirbelsäule relativ hoch ist. Die Lendenwirbelsäule kann aber diesen Druck nur dann auf die vorderen Körperpartien übertragen, wenn sie in der Richtung des Druckes fixiert ist. Wäre dies nicht der Fall, dann bestünde die Gefahr, daß die Wirbelsäule seitlich verbogen würde. Es müssen also in den Wirbeln der Lenden- und hinteren Brustregion Formen entwickelt werden, welche laterale Beugungen verhindern oder doch bedeutend einschränken. Solche sind vor allem durch die radial-sagittal gestellten Gelenkflächen gegeben. Bei jenen Formen aber, bei denen der vom Sacrum kommende Druck besonders groß ist, bei den springenden Katzen z. B., genügt die radiale Gelenkstellung zur Fixierung der kaudalen Rumpfwirbelsäule nicht. Wir finden deshalb bei diesen — wie bereits erwähnt (S. 60) — sehr stark entwickelte Anapophysen, die sich so eng an die Außenflächen der Metapophysen des folgenden Wirbels anlehnen, daß letztere zwischen Anapophyse und Postzygapophyse des vorhergehenden Wirbels festgeklemmt sind. Eine derartige Verzahnung benachbarter Wirbel macht laterale Flexionen absolut unmöglich. Dieselbe Erscheinung finden wir bei den Bären, also auch bei *Ursus spelaeus* (vgl. I, Abb. 5, S. 97) in etwas schwächerer Ausbildung, und ich glaube, daß dies bei ihnen mit der Fähigkeit sich aufzurichten und mit dem Klettervermögen in kausalem Zusammenhang steht.

Damit kämen wir auf die Frage zu sprechen, welche Formen die kinetischen Faktoren in den übrigen Teilen der Rumpfwirbel bei den Raubtieren bewirken. Hier wäre zunächst die Querschnittsform der Wirbelkörper zu erwähnen. Wenn diese auch bei unseren Beispielen recht verschieden sind — bei der Katze am niedrigsten, beim Bären am höchsten — so kann man doch ganz allgemein feststellen, daß die Wirbelkörper sakralwärts an Breite zunehmen. Die diesbezüglichen Unterschiede zwischen den einzelnen Tierformen könnte man durch deren verschiedenes

Körpergewicht wie auch durch den verschiedenen Grad der sagittalen Beugungsfähigkeit erklären. Der Unterschied in der Querschnittsform zwischen vorderen und hinteren Rumpfwirbeln *einer* Wirbelsäule ist aber nur durch deren verschiedene Beugungsfunktion zu erklären. Die kaudalen Rumpfwirbel bedingen durch ihre ausschließliche oder vorherrschende Sagittalflexion größere Breite als Höhe im Vergleich zu den vorderen Brustwirbeln. Es darf uns nicht wundernehmen, wenn diese kinetisch bedingten Unterschiede nur wenig zum Ausdruck kommen, da die Wirbelkörper als statische Zentren der Wirbel in weit höherem Maße von statischen Faktoren beeinflußt werden als von kinetischen.

Die Dornfortsätze der Wirbel mit tangentialen und radialen Gelenken sind deutlich differenziert. Die der ersteren lang, schlank, stets etwas kaudalwärts geneigt (vgl. I, S. 88). Mitunter sind die der Region T_5—T_{10} etwas gekrümmt, was VIRCHOW der Wirkung der Mm. rotatores zuschreibt[37]. Im Gegensatz dazu stehen die breiten, jedoch relativ kurzen Dorne der Lendenwirbel.

Sehr bedeutsame Zusammenhänge mit der Art der Fortbewegung ergeben sich, wenn wir die Längen der Brust- und der Lendenwirbelsäulen bei verschiedenen Raubtieren messen und miteinander vergleichen. Man findet da z. B. nebenstehende Längenverhältnisse.

	Brust-region	Lenden-region
Felis pardalis	1,0 : 1	
Canis familiaris	1,4 : 1	
Ursus spelaeus	1,7 1	
Phoca hispida sibir.	2,0 : 1	

Wir ersehen daraus eine wachsende Anteilnahme des Brustabschnittes an der gesamten Rumpflänge in der Reihe Katze—Hund—Bär—Seehund. Halten wir uns beim Versuch, diese Verhältniszahlen zu erklären, an HESSE-DOFLEIN[22] (a. a. O. S. 143 ff.), dann müssen wir die Ursache hier für in der Ernährungsart suchen; denn diese Autoren schreiben: „Auch beim Tragen der Baucheingeweide sind wenigstens die hinteren Rippen beteiligt; unter den Säugern reichen daher bei Tieren mit schweren Eingeweiden, also bei den großen Pflanzenfressern, wie bei den Dickhäutern, Einhufern und Wiederkäuern, die Rippen weiter nach rückwärts als bei den Fleischfressern; letztere haben daher eine längere Lendenwirbelsäule.“ Ich will nicht leugnen, daß die Ernährungsart mit dem Längenverhältnis des Brust- und Lendenabschnittes in einem gewissen Zusammenhang steht; als direkte Ursache dieser Relation darf sie jedoch nicht betrachtet werden. Denn einerseits finden wir bei Pflanzenfressern sehr verschiedene Längenverhältnisse, die durchaus nicht mit verschiedener Ernährungsart verbunden sind. So zeigen Hirsche, Antilopen, Ziegen und Schafe meist eine relativ kürzere Brustwirbelsäule als etwa Rinder oder Pferde. Anderseits finden wir ebensolche Verschiedenheiten unter den Carnivoren, wie uns die obige Reihe zeigt. Die Nahrungsweise kann nur indirekt mit

den Längen der Rumpfabschnitte in Zusammenhang gebracht werden, und zwar auf dem Weg über die Fortbewegungsart.

Um die wahren Ursachen dieser Verhältnisse kennenzulernen, wollen wir uns vor Augen halten, daß sich in ähnlicher Weise wie die Längenverhältnisse der Brust- und Lendenwirbelsäule auch die der Abschnitte mit radialen und tangentialen Gelenken darstellen. Der Unterschied zwischen beiden Messungen liegt ja nur darin, daß wir die Längen der thorakolumbalen Wirbel mit denen des Lendenabschnittes summieren und diese Längen von neuem vergleichen. Hier ergibt sich dieselbe Reihe (s. nebenstehende Tabelle).

	Abschnitt mit	
	Radialgelenken	Tangentialgelenken
Felis pardalis	0,5 : 1	
Canis familiaris	0,7 : 1	
Ursus spelaeus	1,0 : 1	
Phoca hispida sibir. .	2,0 : 1	

Wir konstatieren wieder eine Zunahme der Länge des Abschnittes mit radialen Gelenken auf Kosten der des anderen in der Reihe Katze—Hund—Bär—Seehund. Einer Erklärung dieser Verhältnisse können wir näherkommen, wenn wir die Extreme dieser Reihe gesondert analysieren.

Die Katze hat eine relativ stark gekrümmte Wirbelsäule. Die Krümmung ist jedoch nicht gleichmäßig (Abb. 4). Die Brustregion steigt

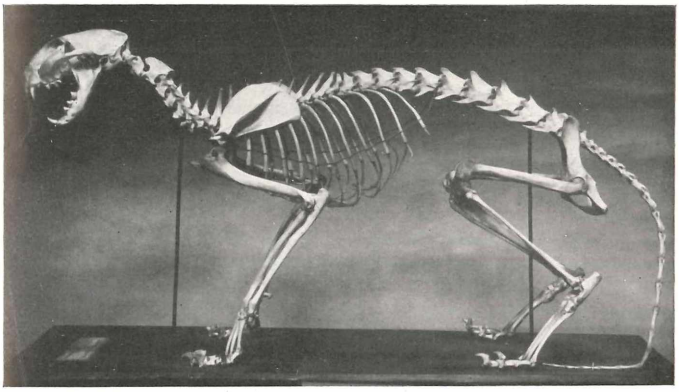


Abb. 4. Skelett von *Felis domestica* L. (Orig. i. Paläont. u. Paläobiolog. Inst. d. Univ. Wien).

ziemlich gerade an, der letzte Brustwirbel und die ersten Lendenwirbel, die ungefähr in der Mitte der Rumpfregion liegen, bilden einen ventralwärts stark konkaven Bogen, während die mittlere Lendenregion (L_3—L_6) geradegestreckt ist; der letzte Lendenwirbel (L_7) bildet mit dem Sacrum eine schwache Lordose. Die starke Krümmung in der Mitte der Rumpf-

region prägt sich auch in der Form der Wirbelkörper aus, indem dort deren Endflächen nicht parallel zueinander liegen, sondern ventralwärts konvergieren. Dieser ziemlich jähe Knick inmitten der Rumpfwirbelsäule kann nur auf die springende Lebensweise zurückgeführt werden. Denn beim Schreiten und beim Traben hält ja die Katze die Wirbelsäule stets gestreckt, beim Sprung und beim Sprunglauf (Galopp) aber knickt sie sie ab. Dieser Knick hat in der Mitte des Rumpfes zweifellos seine günstigste Lage, da dadurch der Rumpf in zwei gleichlange Teile zerfällt, die beim Sprung in gleicher Weise in Anspruch genommen werden können. Dieser Knick könnte sich jedoch an dieser Stelle niemals derartig ausbilden, wenn sich hier — wie bei allen Laufformen — rippentragende oder gar tangentiale Wirbel befinden würden, da diese — wie wir gesehen haben — keine so starke Ventralflexion zulassen. Wir sehen deshalb, daß jene Wirbel, welche nicht die morphologischen Grundlagen für die beim Sprung in der Mitte des Rumpfes erforderliche Ventralflexion bieten, im ersten, aufsteigenden Drittel der Rumpfregion zusammengedrängt werden. Die Brustwirbel sind deshalb bei der Katze sehr kurz im Vergleich zu den Lendenwirbeln, wie auch aus Abb. 5 erhellt. Beim Seehund hingegen fehlt die Notwendigkeit eines derartigen Knickes in der Wirbelsäule. Denn die Gelenke der Wirbel sind hier, durch das Leben in einem dichteren Medium statisch nur wenig beansprucht, weitgehend gelockert; niemals passen die kaudalen Gelenkflächen so scharf in die vorderen des folgenden Wirbels, wie etwa im Lendenabschnitt der Landraubtiere. Anapophysen und Metapophysen sind nicht ineinander verkeilt wie bei jenen und hindern nie die gegenseitige Bewegung benachbarter Wirbel. Vielleicht steht auch das späte Verwachsen der Epiphysen mit den angrenzenden Wirbelteilen mit der geringen statischen Beanspruchung in Zusammenhang.* Da alle Gelenke der Rumpfwirbel relativ große und verschiedenartige Flexionen zulassen, ist es nicht nötig, die sagittalen Beugungen an einer Stelle zu konzentrieren. Am Lande zwar biegt *Phoca* bei ihrer spannerraupenartigen Fortbewegungsweise ebenfalls den Rumpf in der Mitte ab; doch das Leben im Wasser ist bei ihr das normale, die Anpassungen bestimmende, nicht das Landleben. So wie wir bei der Katze die Wirbelformen nur aus der springenden Bewegungsart, niemals aus dem Schreiten verstehen können,

	Brust-wirbel	Lenden-wirbel
Felis pardalis ..	13	7
Canis familiaris	13	7
Ursus spelaeus ..	14	6
Phoca hispida sibir.	15	5

* Es ist jedoch auch sehr gut denkbar, daß das späte Verwachsen der Epiphysen mit den Wirbelkörpern und auch das der Sakralwirbel auf die Wirkung innersekretorischer Drüsen, deren Funktion durch das Wasserleben beeinflußt wurde, zurückgeht.

so können wir die des Seehundes nur durch das Wasserleben, nie durch sein terrestrisches Leben erklären.

Fehlt also beim Seehund einerseits die Notwendigkeit einer besonderen Lokalisierung der Sagittalbeugung, so müssen wir anderseits das Vorhandensein eines langen Brustkorbes, wenn auch vielleicht als ein nicht unbedingt nötiges (vgl. Cetaceen), so doch als nicht schädigendes Merkmal, betrachten. Hier bei *Phoca* erfolgt auch der Gelenkwechsel nicht am T_{10} wie bei Katze und Hund, sondern am T_{11} wie bei den Bären. Aber nicht allein die vorderen Brustwirbel sind größer an Zahl, sondern auch die thorakolumbalen, so daß sich insgesamt 15 rippentragende Rumpfwirbel vorfinden.

Die Zahl der Brust- und Lendenwirbel steht

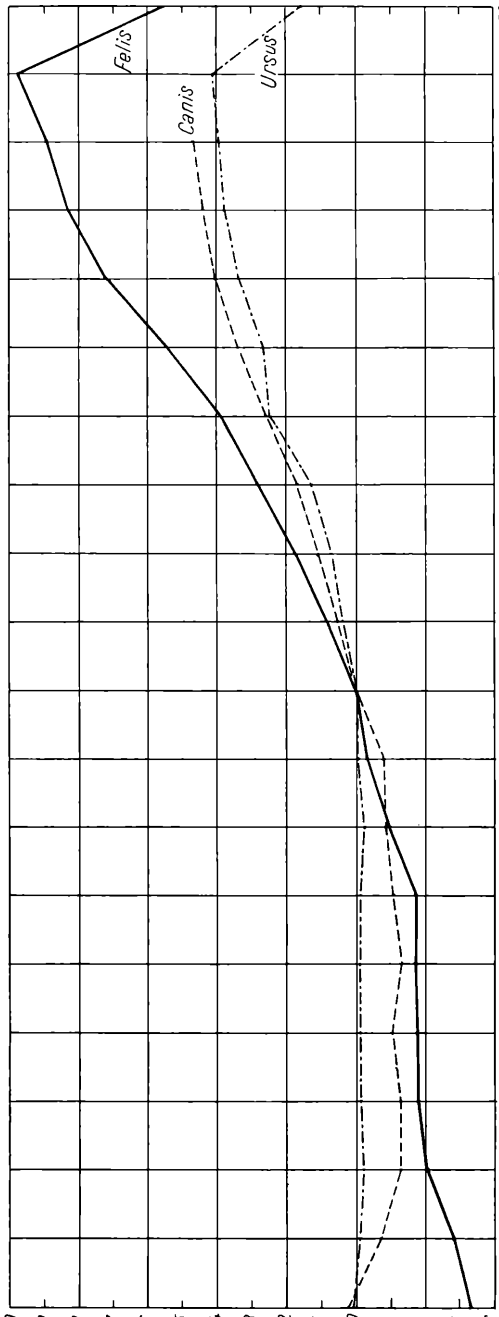


Abb. 5. Graphische Darstellung der Rumpfwirbellängen von *Felis pardalis*, *Canis familiaris* und *Ursus arctos*, reduziert auf gleiche Größe und zwar T_{10} = 10 mm; auf der Ordinatenachse sind die Wirbellängen aufgetragen, auf der Abszisse die fortlaufenden Nummern der Rumpfwirbel. Die Darstellung zeigt die relative Kürze der Brustwirbel und Länge der Lendenwirbel bei der Katze. Die geringsten Längenunterschiede treten uns beim Bären entgegen. Auf Grund eigener Messungen.

natürlich mit der Länge des Brustabschnittes in engstem Zusammenhang, wie die tabellarische Aufstellung auf S. 74 zeigen möge.

Die größere oder geringere Zahl von Brustwirbeln ist jedoch nicht die alleinige Ursache einer längeren oder kürzeren Brustwirbelsäule. Die graphische Darstellung (Abb. 5, S. 75) zeigt deutlich, daß auch die Wirbelkörperlängen hierfür von größter Bedeutung sind. Eine Verschiebung des Längenverhältnisses zwischen Brust- und Lendenabschnitt

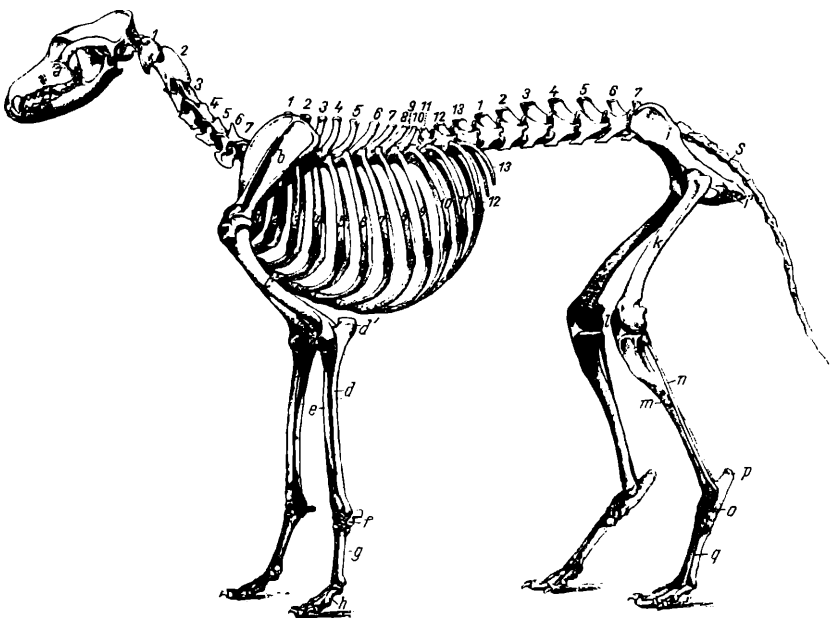


Abb. 6. Skelett des Hundes (Dogge). (Nach ELLENBERGER und BAU. 1891.)

kann also durch Änderung der Wirbelzahlen wie auch durch Änderung der Wirbellängen erfolgen.

Wir fanden also bei der Katze die Ursache der kürzeren Brustwirbelsäule in der Notwendigkeit starker sagittaler Flexionen. Schritt für Schritt können wir mit der Abnahme der springenden Fortbewegungsweise eine Zunahme der Brustlänge konstatieren. Zwar bewegt sich auch der Hund viel im Galopp, also springend. In der Sprungweite steht er aber weit hinter der Katze zurück. Er ist hingegen ein ausgezeichneter Läufer und übertrifft im Laufen bei weitem die Katze an Ausdauer und Schnelligkeit. So zeigt auch seine Wirbelsäule (Abb. 6) nicht die Form wie bei der Katze, sondern ist geradegestreckt, wie es einem guten Läufer entspricht. Noch geringer sind die sagittalen Rumpfbewegungen bei den

Bären, bei denen von springender Fortbewegung kaum mehr gesprochen werden kann. Dementsprechend zeigt der Bär die größte Rumpflänge der besprochenen Formen. So sehen wir also, daß minderes Sprungvermögen, geringere sagittale Beweglichkeit mit großer Brustlänge in direktem kausalen Zusammenhang stehen.

Ein charakteristisches Merkmal jener Springer, welche beim Sprunge den Rumpf abbiegen, ist auch die Antiklinie der Dornfortsätze. H. GOTTLIEB schreibt hierüber[20] (a. a. O. S. 188ff.): „Die Carnivoren bieten das Musterbeispiel für die Antiklinie. Insbesondere die Katzen besitzen immer einen Wirbel, der ganz ausgesprochen antiklinisch ist... Schon bei den Hunden ist die Antiklinie eine viel weniger ausgesprochene, indem eine Vorneigung der rückwärts gelegenen Dornen nicht immer vorhanden ist, wenn auch der antiklinische Dorn der Form nach gewöhnlich von den übrigen unterschieden ist... Die Bären besitzen meist keine Antiklinie... Bei den an das Wasserleben angepaßten Pinnipediern liegen sehr interessante Verhältnisse vor. Hier sei als morphologische Angabe nur erwähnt, daß bei *Phoca* sämtliche Dornfortsätze gleichmäßig nach rückwärts geneigt sind, während bei *Trichechus* die Rückneigung nach hinten zu immer schwächer wird und bei *Otaria* in der Mitte der Wirbelsäule sogar einer starken Aufrichtung der Dornen Platz macht."

Die Neigung der Dornfortsätze ist bei den Bären den größten individuellen Schwankungen unterworfen. Jeder hintere Rumpfwirbel kann die Stelle eines antiklinischen Wirbels einnehmen, in dem Sinne, daß sich die vor ihm befindlichen Dorne kaudal, die nachfolgenden kranialwärts neigen. Doch können auch die letzten Rumpfwirbeldorne aufrecht stehen, so daß von einer Antiklinie überhaupt nicht gesprochen werden kann. Um so merkwürdiger erscheint es mir deshalb, daß stets der elfte Brustwirbeldorn die typische Dreieckform eines antiklinischen Wirbels zeigt, obwohl er zwar als Grenzwirbel verschieden geformter, aber fast nie als Grenzwirbel verschieden gerichteter Dorne erscheint (vgl. I, S. 91f.).

Die Ursache dieses anscheinenden Widerspruches ist vorläufig noch unbekannt, wie überhaupt die Frage der funktionellen Ursachen und der Bedeutung der Antiklinie noch durchaus ungelöst ist. Auch die experimentellen Untersuchungen MORITAS[29] sind nicht geeignet, diese Erscheinungen restlos zu erklären.

W. MARINELLI ging bei der mechanischen Analyse des Höhlenbärenschädels[27] (a. a. O. S. 470) von dem Grundsatz aus, daß Druck das Wachstum fördert, Zug hingegen das Wachstum hemmt. Es wäre naheliegend gewesen, auch bei der Betrachtung der Mechanik der Wirbelsäule des Höhlenbären diesen Grundsatz zur Anwendung zu bringen. Im Hinblick auf die Tatsache, daß sich die mechanische Analyse der Wirbelformen noch durchaus im Anfangsstadium befindet, schien es mir aber vorerst nötig, die Unterschiede, die einerseits in den Wirbeln einer Wirbelsäule,

anderseits in den entsprechenden Wirbeln nahe verwandter, aber in der Fortbewegungsart deutlich verschiedener Tierformen bestehen, mit deren verschiedenen statischen und kinetischen Funktionen in Zusammenhang zu bringen. Daß ein derartiger Zusammenhang besteht, kann wohl nicht bezweifelt werden. Daß der Leistung eines Wirbels durch dessen Form Grenzen gezogen sind, indem der Wirbel unbeschadet nur zu tragen vermag, was seine Tragfähigkeit nicht übersteigt, und anderseits der Wirbel gegenüber seiner Umgebung nur solche Bewegungen ausführen kann, die auf Grund seiner Detailformen möglich sind, ist wohl ebenso feststehend. Ob und inwiefern aber die Funktion ihrerseits die Form des Knochens beeinflußt, können wir aus der Betrachtung rezenter Tierformen allein nicht genügend ersehen. Erst aus der fortschreitenden Anpassung im Laufe der Stammesentwicklung verschiedenster Tierformen geht hervor, daß die Funktion jedes Organes auf dessen Form einen bestimmenden Einfluß auszuüben vermag. So zeigte uns — um nur ein naheliegendes Beispiel zu wählen — MARINELLI, daß die Ursache der spezifischen Form des Höhlenbärenschädels in der Änderung der Funktion seiner Zähne, somit also in einem Wechsel der Lebensweise gesucht werden muß. Und auch die besondere Form der ersten Halswirbel des Höhlenbären kann kaum anders erklärt werden als durch eine Änderung ihrer statischen und kinetischen Beanspruchung.

Die direkte mechanische Einflußnahme der Funktion des Knochens ist jedoch nicht der einzige Faktor der Knochengestaltung. Gelegentlich der Besprechung gewisser Wirbelmerkmale des Seehundes (S. 74) wies ich darauf hin, daß zu deren Erklärung nicht immer mechanische Ursachen angenommen werden können. Besonders die zur marinen Lebensweise übergegangenen Säugetiere könnten uns Aufschluß über einen anderen Komplex von Gestaltungsfaktoren der Knochen geben, über solche chemischer Natur. O. SICKENBERG[32] zeigte uns am Beispiel der Sirenen, daß die Tätigkeit der innersekretorischen Drüsen ebenso ihren Einfluß auf die Knochengestalt geltend macht wie die mechanischen Reize. So werden auch bei der Analyse der Pinnipedierwirbel zur Erklärung von Merkmalen, welche nicht auf mechanische Ursachen zurückzuführen sind, Bildungsfaktoren chemischer Natur in Betracht gezogen werden müssen.

5. Zusammenfassung.

Der Vergleich der Wirbel des Höhlenbären mit denen des Braunbären zeitigte die Feststellung weitgehender Übereinstimmung zwischen beiden Formen. So muß für den Höhlenbären dieselbe Zahl von Rückenwirbeln wie auch eine gleiche Aufteilung dieser auf die Brust- und Lendenregion wie beim Braunbären angenommen werden. Auch in der Form der Wirbel ergeben sich weitgehende Ähnlichkeiten, so daß eigentlich nur die meist, aber auch nicht immer beträchtlichere Größe den Höhlenbärenwirbel

charakterisiert. Die auf Grund der Verkürzung der Tibia anzunehmende Überbauung in der vorderen Extremität des Höhlenbären drückt sich in der Form seiner Wirbel nicht aus.

Deutliche Unterschiede in der Wirbelsäule von *Ursus spedaeus* und *U. arctos* sind nur in den beiden ersten Halswirbeln und auch hier nicht in allen Fällen festzustellen. Diese Unterschiede, die in der verschiedenen Lage des Hinterhauptgelenkes begründet sind, dürften durch eine gesenktere Schädelhaltung und steilere Halslage beim Höhlenbären ihre Erklärung finden. Eine mehr oder minder ungenaue Untersuchung der Lage der Bogengänge zeitigte ein Ergebnis, das kein ganz eindeutiges genannt werden kann, da es zwar der Annahme einer gesenkteren Schädelhaltung beim Höhlenbären nicht widerspricht, aber auch nicht als vollgültiger Beweis dafür angesehen werden kann.

Der Versuch, eine mechanische Analyse der Wirbelsäule durchzuführen, zeigte in klarster Weise, daß die Form der Wirbel ebenso wie die der übrigen Teile des Skeletts durch die Art und den Grad ihrer mechanischen Beanspruchung in hohem Maße beeinflußt werden. Die mechanischen Bildungsfaktoren werden am besten in statische und kinetische geschieden. Sie wirken stets in entgegengesetztem Sinne, so daß der fertige Wirbel ein Kompromiß jener beiden Bildungsfaktoren realisiert. Vergleicht man die Wirbelsäulen von Raubtieren mit verschiedenartiger charakteristischer Fortbewegungsweise (Katze, Hund, Bär, Seehund), so kann man deutlich den Einfluß der Fortbewegungsart auf die Form der Wirbel beobachten. Im Vergleich mit der ganz einseitig an das Springen angepaßten Katze und dem weitgehend an das Laufen angepaßten Hund erscheint der Bär als sehr wenig differenziertes, aber ungemein fest gebautes, kraftvolles Tier. Die Wirbelsäule des aquatisch lebenden Seehundes ist jedoch durch mechanische Bildungsfaktoren nicht restlos erklärbar; zum Verständnis dieser Wirbelsäule werden auch Faktoren chemischer Art herangezogen werden müssen. Denn beide Faktorengruppen (die mechanischer und die chemischer Natur) wirken auf die primär durch die Vererbung gegebene Form ein und schaffen die uns schließlich vorliegende realisierte Form.

Verzeichnis der in beiden Teilen dieser Arbeit verwendeten Literatur.

[1] ABEL, O. u. G. KYRLE: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläologische Monographien **7—9**. Wien 1931. — [2] ABEL, O.: Das Skelett der Eurhinodelphiden usw. III. Teil. Mém. Mus. d'Hist. Nat. Belg. **48**. Brüssel 1931. — [3] BAUDOUIN, M.: Les maladies des animaux prehistoriques. La spondylite deformante chez l'Ours des cavernes. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, T. **154**, 1822ff. (1912). — [4] BREHM: Tierleben, IV. Aufl. 1915. — [5] BREUER, R.: Pathologische Befunde am Skelett des Höhlenbären; in: ABEL-KYRLE, Die Drachenhöhle bei Mixnitz, S. 611ff. — [6] BURLET, H. M. DE u. I. I. I. KOSTER: Zur Bestimmung des Standes der Bogengänge und der maculae acusticae im Kaninchenschädel. Archiv für Anatomie, 1916. — [7] CUVIER, G.: Recherches sur les ossements fossile VII. 4e edition. — [8] DELBOS, J.:

Recherches sur l'osteologie de l'Ours brun des Pyrenées. Ann. Sci. nat. 4e ser., Zool., T. IX, 155ff. Paris 1858. — [9] DUERST, E.: Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern; in: ABDERHALDENS Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. VII. — [10] EHRENBERG, K.: Gedanken zur Stammesentwicklung der Bären im Plistozän. Paläont. Z. **11**, 68ff. Berlin 1929. — [11] EHRENBERG, K.: Die Ergebnisse der Ausgrabung in der Schreiberwandhöhle am Dachstein. Paläont. Z. **11**, 261ff. Berlin 1929. — [12] EHRENBERG, K.: Über die Entwicklung der Hinterhauptregion beim Höhlenbären. Spel. Jahrb. **5/6**. Wien 1924/25. — [13] EHRENBERG, K.: Über Epiphysenbildungen auf den Hinterhauptkondylen fossiler und rezenter Bären. Pal. Hung. II, 3 (1924/26). Budapest 1927. — [14] EHRENBERG, K.: Variabilität der Backenzähne beim Höhlenbären; in: ABEL-KYRLE, Die Drachenhöhle bei Mixnitz, S. 537ff. — [15] EHRENBERG, K.: Vorkommen der Fossilreste; in: ABEL-KYRLE, Die Drachenhöhle bei Mixnitz, S. 295ff. — [16] EHRENBERG, K.: Die plistozänen Bären Belgiens. Bull. Mus. roy. d'Hist. nat. Belg. **VII**. Brüssel 1931. — [17] ELLENBERGER u. BAUM: Anatomie des Hundes, 1891. — [18] FICK, A.: Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. Jena 1904. — [19] GIEBEL-LECHE: Säugetiere; in: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs **6**, 5. Leipzig u. Heidelberg 1877. — [20] GOTTLIEB, H.: Die Antiklinie der Wirbelsäule. Morpholog. Jahrb. **49**. Leipzig 1915. — [21] HAJEK, H.: Über die Querfortsätze und Rippenrudimente . . . Morpholog. Jahrb. **60**. Leipzig 1929. — [22] HESSE-DOFLEIN: Tierbau und Tierleben I. Leipzig-Berlin 1910. — [23] HOCHSTETTER, F. v.: Die Ergebnisse der Höhlenforschungen im Jahre 1879. — [24] HOCHSTETTER, F. v.: Die Kreuzberghöhle bei Laas in Krain. Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **43** (1881). — [25] KRÜGER, W.: Musculus multifidus und Musculi rotatores der Haussäugetiere. Anat. Anz. **63**. Jena 1927. — [26] LEBEDKIN: Über die Lage des Canalis semicircularis bei Säugern. Anat. Anz. **58**. Jena 1924. — [27] MARINELLI, W.: Der Schädel des Höhlenbären; in: ABEL-KYRLE, Die Drachenhöhle bei Mixnitz, S. 332ff. — [28] MEYER, W. v.: Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig 1873. — [29] MORITA: Über die Ursache der Richtung und Gestalt der thorakalen Gelenkfortsätze der Säugerwirbelsäule. Anat. Anz. **42**. Jena 1912. — [30] RETZIUS, A.: Über die richtige Deutung der Querfortsätze an den Rücken- und Lendenwirbeln beim Menschen und bei den Säugetieren. MÜLLERS Arch. f. Anat. 1849. — [31] TOSHIO SATO: Richtung und Benennung der Bogengänge des menschlichen Labyrinths. Z. Ohrenheilkunde **44** (1903). — [32] SIKKENBERG, O.: Morphologie und Stammesgeschichte der Sirenen I. Der Einfluß des Wasserlebens auf die innere Sekretion. Palaeobiologica **4**. Wien-Leipzig 1932. — [34] STROMER VON REICHENBACH: Die Wirbel der Landraubtiere. Zoologica **36**. — [33] SIEVERS, W. v.: Struktur der Hand- und Fußwurzel des Höhlenbären von Mixnitz. Palaeobiologica **4**, 257ff. Wien-Leipzig 1931. — [35] VIRCHOW, H.: Die Wirbelsäule von Ursus americanus. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1910. — [36] VIRCHOW, H.: Die Wirbelsäule des abessinischen Nashorns. Sitz.-Ber. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. **34/35**. Berlin 1910. — [37] VIRCHOW, H.: Wirbelsäule und Rotatoren der Bären. Arch. Anat. Leipzig 1913.

Herausgeber, Eigentümer und Verleger: Julius Springer, Wien I, Schottengasse 4. — Für den Inhalt verantwortlich: Prof. Dr. Kurt Ehrenberg, Paläontologisches und Paläobiologisches Institut der Universität, Wien I, Dr. Karl Luegerring 1. — Druck: Manzsche Buchdruckerei, Wien IX, Lustkandlgasse 52.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Palaeobiologica

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Bürgl Hans [Johann]

Artikel/Article: Morphologische und funktionelle Analyse der Wirbelsäule des Höhlenbären II. 47-80