

Diese Kiemendeckel-Umbiegung entsteht nun in der Weise, daß bei Fischen, welche früh-embryonal mit extremer Dotterverquellung in der Kiemenhöhle belastet werden, die Kiemenbögen sich so einstellen, daß der Kiemenbehang bei seinem ersten Auftreten ganz steil senkrecht vom Körper des Fisches absteht und nicht, wie normal, schräg nach hinten. Wenn dann etwas später, vom Hyoidbogen aus, die Kiemendeckelfalte entsteht, wird es dieser nunmehr nicht möglich, den steil vom Körper des Fisches abstehenden Kiemenbehang, der für sie ein großes Wachstumshindernis ist, niederzudrücken und darüber hinwegzuwachsen. Sie selbst im Gegenteil verbiegt sich an diesem Kiemenbehang so sehr, daß zum Schluß ihr hinterer Abschnitt hinter den vorderen zu liegen kommt. Und so bleiben die Kiemen des Fisches nunmehr für dessen Lebenszeit unbedeckt, auch wenn sie sich im weiteren Verlauf der Embryo-Ausbildung zuweilen nachträglich noch soweit schräg nach hinten einstellen, daß es einem uneingefalteten Kiemendeckel alsdann möglich wäre, über ihren Behang hinwegzuwachsen. In anderen weniger extremen Fällen aber wächst der Kiemendeckel über den Kiemenbehang zwar noch hinweg; aber erst, nachdem er selbst mehr oder weniger konvex nach außen an ihm verbogen worden ist, und deshalb für immer zwischen sich und seiner normalen Anlegestelle am Fischkörper einen Spalt übrig läßt, d. h. auch dann nicht mehr den hintersten Rand der Kiemenhöhle überdeckt. —

Der Teil dieser Arbeit endlich, der den Nachweis führen wird, daß auch die vorgeburtlichen Kopfverbildungen der Säugetiere und Vögel — besonders aber Cyclopenbildung, Hasenscharte und Wolfsrachen — und der Kulturformen des Schweins durch Dotterverquellung inmitten der zugehörigen Kopfanlage hervorgerufen werden, folgt in einem der nächsten Hefte dieser Zeitschrift. —

## Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Tetrapoden.

Von HUGO SCHWARZ, Berlin.

In meiner vor kurzem erschienenen Arbeit<sup>1)</sup> über die Wirbelsäule und Rippen holospondyler Stegocephalen habe ich auch die Homologie der Teile eines temnospondylen und eines einheitlich verknöcherten Wirbels besprochen. Damals handelte es sich hauptsächlich um die Morphogenie der Wirbel der *Lepospondyla*. In den folgen-

<sup>1)</sup> SCHWARZ: Über die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen. (*Lepospondyli* ZITR.). Beitr. z. Pal. u. Geol. Österreich-Ungarns und des Orients. Bd. XXI. 1908.

den Zeilen möchte ich versuchen, alle bisher bekannten Typen von Tetrapodenwirbeln zusammenzustellen und ihre Beziehungen zueinander zu besprechen.

Betrachten wir die Einzelwirbel von erwachsenen Tetrapoden, so sehen wir einen auffallenden Gegensatz darin, daß der Wirbel bei den meisten Formen ein einheitliches Ganzes darstellt, während er bei anderen — als charakteristisches Merkmal bei vielen Stegocephalen — aus einzelnen losen Stücken zusammengesetzt ist. Die neueren Untersuchungen über die Morphogenie der Wirbelsäule haben uns gelehrt, daß dieser letztere Typus nicht einen Ausnahmestand darstellt, sondern daß wir im Gegenteil in den Teilen des temnospondylen Typus auch jene Elemente zu sehen haben, aus denen sich der einheitlich verknöcherte Wirbel zusammensetzt. Dafür sprach zunächst die Tatsache, daß der sonst einheitlich verknöcherte Wirbel manchmal in einzelne Stücke zerfällt, die man als dieselben Teile — wie sie bei den temnospondylen Stegocephalen auftreten — erkannte<sup>1)</sup>. Besonders deutlich zeigen dies aber die embryologischen Beobachtungen. So hat SCHAUINSLAND<sup>2)</sup> für *Sphenodon* nachgewiesen, daß schon im Bindegewebe-Stadium die einzelnen Sklerotome in mehrere Stücke zerfallen, also daß schon diese so frühzeitigen Anlagen der Wirbel nicht einheitlich sondern segmentiert sind. Auch GÖTTE<sup>3)</sup> nimmt auf Grund seiner Untersuchungen an Wirbeln von Reptilien an, daß die einfachen Wirbel aus Doppelwirbeln gebildet werden. Von großer Bedeutung sind in dieser Hinsicht die Untersuchungen GADOWS<sup>4)</sup>, die die Grundlage der folgenden Zusammenstellung bilden.

1) Vergl. besonders:

BAUR: Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. *Biolog. Centralblatt* 1886. — The Intercentrum of living Reptilia *Americ. Naturalist*. XX.

BROILI: Ein Beitrag zur Kenntnis von *Eryops megalcephalus* COPE. *Palaeontogr.* Bd. XLVI. 1897.

COPE: On the Intercentrum of the Terrestrial Vertebrata *Trans. Am. Philos. Soc.* Bd. XVI.

GAUDRY: Les enchainements du monde animal. I. Fossiles primaires. Paris 1883.

JAEKEL: Die Organisation von *Archegosaurus*. *Zeitschr. d. deutschen Geol. Ges.* Bd. XLVIII 1896. — Über die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen. *ebenda* 1904.

OSBORN: Intercentra and Hyppapophyses in the Cervical Region of Mosasaurs, Lizards and *Sphenodon*. *Americ. Naturalist*. XXXIV.

2) SCHAUINSLAND: Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria. *Archiv f. mikroskopische Anat.* 1900.

3) GÖTTE: Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie* Bd. LXII. 1897.

4) GADOW: On the Evolution of the Vertebral Column of Amphibia and Amniota. *Philos. Transactions Roy. Soc. London* 1896.

GADOW studierte die Entwicklungsgeschichte der Wirbel bei allen Vertretern der Tetrapoden und kam zu dem Ergebnis, daß an der Bildung eines Tetrapodenwirbels vier Paare von knorpeligen Elementen teilhaben. Er nannte diese:

- 1) die Basidorsalia;
- 2) die Basiventralia;
- 3) die Interdorsalia;
- 4) die Interventralia.

Diese Elemente werden bei verschiedenen Tetrapodengruppen in verschiedenartiger Weise verwendet. Besonders ihr Verhalten bei den Anuren gestattet nach GADOW eine Homologisierung mit den Teilen eines temnospondylen Wirbels. Wir sehen, daß diese vier knorpeligen Stücke ihren Lagebeziehungen nach vollständig den Elementen eines temnospondylen Wirbels entsprechen. Bei der Entwicklung des Wirbels erscheinen bei den Anuren zunächst die Basidorsalia, welche die oberen Bögen bilden. Hinter diesen kommen die Interdorsalia zur Entwicklung, die sich stark nach abwärts verlängern und den caudalen Abschnitt des Wirbelkörpers bilden. Ventral und vorne erscheinen die Basiventralia, vereinigen sich mit den Bogenbasen des oberen Bogen und bilden die kraniale Hälfte des Wirbels. Wir sehen also vorne ventral die Basiventralia, dahinter dorsal die Interdorsalia. Die Interventralia, die bei den Anuren während der Entwicklung allmählich von den Interdorsalia verdrängt und ersetzt werden, liegen bei Urodelen hinter den Basiventralia und ventral unter den Interdorsalia.

Es entsprechen daher die dorsalen Basidorsalia den oberen Bögen der Temnospondylen, die vorne und ventral liegenden Basiventralia, die im Schwanz zu unteren Bögen werden, dem vorne und ventral liegenden Hypozentrum, das im Schwanz ebenfalls zu unteren Bögen wird. Die Interdorsalia, die dorsal und hinter den Basiventralia liegen, entsprechen dem bei den Schwanzwirbeln von *Archegosaurus* auftretenden, oberen Paar der Pleurozentren, das ebenfalls dorsal und hinter dem Hypozentrum liegt. Die Interventralia, die ventral unter den Interdorsalia liegen, müssen schließlich dem ventral unter dem oberen Paar liegenden unteren Paar der Pleurozentren entsprechen.

Die bei der embryonalen Entwicklung eines Tetrapodenwirbels auftretenden knorpeligen Elemente sind also morphologisch gleichwertige Gebilde mit den Bestandteilen des Wirbels der Temnospondylen. Innerhalb der ganzen Reihe der Tetrapoden zeigt der Wirbel daher eine gleichartige Zusammensetzung aus Elementen, die bei den Temnospondylen ossifiziert sind und selbständig bleiben.

Über die Morphologie dieser Elemente läßt sich nach Art ihres Auftretens bei den Temnospondylen und auf Grund der embryologischen Beobachtungen GADOWS im allgemeinen noch folgendes sagen. Alle den Wirbel zusammensetzenden Teile sind ursprünglich paarige Gebilde. Dies ist für die oberen Bögen und Pleurozentra klar, da sie ja auch bei Wirbeln von erwachsenen Formen allgemein paarig entwickelt sind. In dieser Hinsicht ist es von Interesse, daß man die Paarigkeit der Pleurozentren auch bei höheren Formen, wo sie nur gelegentlich als selbständige Gebilde auftreten, konstatieren kann. So hat JAEKEL<sup>1)</sup> den Processus odontoides im Atlas von *Metriorhynchus* mit den Pleurocentren homologisiert und VON ARTHABER<sup>2)</sup> deutlich gezeigt, daß auch diese in Form des Zahnfortsatzes auftretenden Pleurozentra aus zwei lateralen Stücken zusammengesetzt sind.

Das Hypozentrum bildet dagegen in den meisten Fällen ein unpaares Stück. Doch kann man schon aus dem Verhalten bei *Archegosaurus* schließen, daß es aus zwei Teilen zusammengesetzt ist, da es nach JAEKEL<sup>3)</sup> im Schwanz in zwei Ossificationszentren zerfallen kann. Auch bei *Branchiosaurus*<sup>4)</sup> treten die Hypozentra als paarige Gebilde auf. Dieser gelegentliche Zerfall des Hypozentrums in zwei Stücke bestätigt die auf das embryonal paarige Auftreten der Hypozentra (Basiventralia GADOW) gestützte Ansicht, daß das Hypocentrum ursprünglich — ebenso wie die übrigen Elemente — paarig ausgebildet ist.

Auch für die Zusammensetzung der Pleurozentra geben die embryologischen Beobachtungen näheren Aufschluß. JAEKEL hat nachgewiesen, daß die paarigen Pleurozentra des Rumpfes im Schwanz von *Archegosaurus* in ein oberes und ein unteres Paar zerfallen. Daraus kann man annehmen, daß die Pleurozentra — wie sie im Rumpf von *Archegosaurus* auftreten — aus einer Vereinigung eines oberen und eines unteren Paares hervorgegangen sind. Das während der embryonalen Entwicklung selbständige Auftreten der Interdorsalia und Interventralia, die — wie wir sahen — dem oberen resp. dem unteren Paar der Pleurozentren

<sup>1)</sup> JAEKEL: Über die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen. Zeitschr. d. deutschen Geol. Ges. 1904.

<sup>2)</sup> VON ARTHABER: Beiträge zur Kenntnis der Organisation und der Anpassungserscheinungen des Genus *Metriorhynchus*. Beitr. zur Pal. und Geol. Osterreich-Ungarns und des Orients XIX. 1906.

<sup>3)</sup> JAEKEL: Die Organisation von *Archegosaurus*. Zeitschr. d. deutsch. Geol. Ges. 1896.

<sup>4)</sup> CREDNER: Die Urvierfüßler (Eotetrapoda) des Sächsischen Rotliegenden. Berlin 1891.

entsprechen, zeigt, daß diese Zusammensetzung die ursprüngliche ist, daß also die Pleurozentra — wenn sie vollständig entwickelt sind — aus zwei Paaren — nämlich einem dorsalen und einem ventralen Paar — bestehen.

Auf Grund der im Vorhergehenden besprochenen Homologie der bei der Ontogenie eines Tetrapodenwirbels auftretenden Teile und der Elemente eines temnospondylen Wirbels können wir sagen: An der Bildung eines Tetrapodenwirbels nehmen im allgemeinen folgende, ursprünglich paarig entwickelte Stücke Anteil:

- 1) die oberen Bögen;
- 2) die Hypozentra;
- 3) die Pleurozentra, die aus einem dorsalen und einem ventralen Paar zusammengesetzt sind.

Von diesen Elementarstücken kommen nach GADOW bei allen Tetrapoden nur die oberen Bögen zur Ausbildung. Von Wichtigkeit ist es ferner, daß die unteren Bögen und die Rippen Abkömmlinge der Hypozentra oder, wie GADOW sagt, der Basiventralia darstellen. Die unteren Bögen sind ventrale Fortsätze, die Rippen laterale Ausläufer der Hypozentren. Bei allen Tetrapoden sind daher homolog: 1. alle oberen Bögen als Bildungen eines selbständigen morphologischen Elements; 2. alle unteren Bögen als ventrale Bildungen der Hypozentra; und 3. alle Rippen als seitliche Bildungen der Hypozentra. (Vergl. die zitierte Arbeit GADOWS).

Ganz anders verhält es sich — wie die folgenden Ausführungen zeigen sollen — mit jenem Teile des Tetrapodenwirbels, der gewöhnlich als Wirbelkörper oder Zentrum bezeichnet wird. Von den oben genannten Elementen eines Wirbels kann jedes für sich allein oder im Zusammenhang mit einem zweiten den Wirbelkörper bilden. Von keinem kann man aber sagen, daß es stets an der Bildung des Zentrums teilnimmt, also ein morphologisches Element dieses Wirbelabschnittes darstellt. Es folgt daraus, daß die Wirbelkörper innerhalb der ganzen Reihe der Tetrapoden nicht morphologisch gleichwertige Gebilde sind. Auf der Verschiedenartigkeit der morphologischen Zusammensetzung des Wirbelkörpers beruht auch die Aufstellung der verschiedenen Wirbeltypen, wie sie hier gegeben werden soll.

Betrachten wir zunächst die Stegocephalen, die an Mannigfaltigkeit der Wirbelausbildung gewiß alle anderen Tetrapodenklassen übertreffen, so fallen uns zunächst die sogenannten temnospondylen oder Schnittwirbel auf. Unter diesen ist der am häufigsten beschriebene der rhachitome Typus.

Zum rhachitomen Typus gehören z. B. die Rumpfwirbel von *Archegosaurus*, *Discosaurus*, *Sphenosaurus*, *Eryops*, *Trimerorhachis*. Alle drei oben besprochenen Elemente sind als gesonderte Knochenstücke vorhanden. Der Wirbelkörper selbst wird vom Hypozentrum und den Pleurozentren gebildet. Die Hypozentra haben ihre normale Lage ventral unter dem oberen Bogen, die kraniale Hälfte des Wirbelkörpers bildend. Sie haben nach JAEKEL<sup>1)</sup> bei *Archegosaurus* eine halbmondförmige Gestalt, sind seitlich nach oben zugespitzt und bilden einen ventralen Halbring für die Chorda. Sie sind bei diesem Typus stets als unpaare Gebilde entwickelt. Im Schwanz gehen sie in die unteren Bögen über. Die Pleurozentra liegen hinter den Hypozentren, dorsal von ihnen und bilden den caudalen Abschnitt des Wirbelkörpers. Sie bestehen aus zwei seitlich sich an die Hypozentra anlegenden Teilen, die — wie schon besprochen wurde — wieder aus je 2 Stücken hervorgegangen sind. Diese zwei lateral liegenden Stücke vereinigen sich — nach BROILI<sup>2)</sup> — bei *Eryops megacephalus* COPE dorsal über der Chorda zu einem dorsalen Halbring, so daß hier der Wirbelkörper aus zwei Halbringen gebildet wird, die die Chorda umschließen. Der ventrale Halbring wird von den Hypozentren, der dorsale von den Pleurozentren gebildet.

Sehr nahe verwandt mit diesem Typus ist der Wirbel, der die vier Paar Elementarstücke in ihren ursprünglichen Lagebeziehungen verknöchert zeigt. Solche Wirbel sind bis jetzt noch nicht aus dem Rumpf bekannt geworden, kommen aber im Schwanz von *Archegosaurus*<sup>3)</sup>, *Chelydosaurus*<sup>4)</sup> und *Sphenosaurus* vor. So wie bei dem echten rhachitomen Typus, besteht auch hier der Wirbelkörper aus dem Hypozentrum und den Pleurozentren. Während aber dort die Pleurozentra ein einziges Paar darstellen, werden sie hier von einem dorsalen und ventralen Paar gebildet. Das obere Paar liegt nach der Darstellung JAEKELS in den vorderen Schwanzwirbeln von *Archegosaurus* knapp hinter dem oberen Bogen, das untere Paar hinter dem Hypozentrum. Die Ähnlichkeit mit den embryonalen knorpeligen Elementen wird bei dieser Form noch dadurch größer, daß die Hypozentra nach JAEKEL in zwei Ossifikationszentren zerfallen können. Es sind dann alle vier Elemente verknöchert und paarig ent-

<sup>1)</sup> JAEKEL l. c. p. 511 u. folg.

<sup>2)</sup> BROILI: Über die rhachitomen Wirbel der Stegocephalen. Zeitschr. d. deutsch. Geol. Ges. 1908.

<sup>3)</sup> JAEKEL l. c. p. 513.

<sup>4)</sup> FRITSCH: Fauna der Gaskohle . . . und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. II.

wickelt. Bei *Sphenosaurus* ist das untere Paar der Pleurozentra (Hypozenra pleuralia FRITSCH) nach FRITSCH zu einem einzigen Stück vereinigt, das die Gestalt eines kleinen Halbrings hat. Dieser Typus, der — wie schon erwähnt — mit dem früher beschriebenen nahe verwandt ist, soll im folgenden zum Unterschied von jenem als rhachitomer Typus I bezeichnet werden, während der zuerst besprochene rhachitomer Typus II genannt werden wird.

An diese Typen schließt sich der sogenannte embolomere Wirbel an, der bei der amerikanischen Gattung *Cricotus* und der böhmischen Gattung *Diplovertebron* auftritt. Dieser Wirbel ist dadurch gekennzeichnet, daß der Wirbelkörper aus zwei von einander getrennten Knochenscheiben besteht. Das vorne liegende Stück trägt als ein selbständiges Element die oberen Bögen und geht ventral kontinuierlich in die unteren Bögen über. Dieses Verhalten bei *Cricotus* vergleicht COPE<sup>1)</sup> mit den Verhältnissen bei *Eryops*, wo die Hypozentra ebenfalls kontinuierlich in die unteren Bögen übergehen. Er homologisiert daher das vordere Stück bei *Cricotus* mit dem Hypozentrum von *Eryops*, während dann das hintere Stück dem Pleurozentrum entsprechen müßte. Aber nicht nur die unteren Bögen werden von dem vorderen Stück gebildet, sondern es stellt — sowohl bei *Cricotus*, wie auch bei *Diplovertebron*<sup>2)</sup> — auch den Träger für die Rippen vor. Nun wurde aber schon im Vorhergehenden ausgeführt, daß wir nach GADOW sowohl die Rippen als auch die unteren Bögen als Abkömmlinge des Hypozentrums aufzufassen haben, daß also der Teil, der diese Fortsätze bildet als Hypozentrum anzusehen ist. Es wäre allerdings auch möglich, daß die Befestigung der Rippen und unteren Bögen an dem vorderen Stück eine sekundäre Verlagerung vorstellt, wie sie bei den höheren Tetrapoden nicht selten vorkommt. Diese Annahme scheint aber unwahrscheinlich zu sein, da ja diese Wirbel — eben weil bei ihnen die einzelnen Wirbelelemente noch getrennt sind — ursprünglichere und primitivere Verhältnisse aufweisen als die einheitlich verknöcherten.

Diese Homologie wird aber noch durch andere vergleichend-anatomische Beobachtungen bestätigt. So hat schon FRITSCH den Doppelwirbel von *Diplovertebron* mit den Schwanzwirbeln von *Archegosaurus* verglichen. Er beobachtete, daß der pleurozentrale Abschnitt bei den Schwanzwirbeln von *Archegosaurus*

<sup>1)</sup> COPE l. c. p. 246 Taf. I.

<sup>2)</sup> FRITSCH l. c. p. 12—15.

„ingesunken“ ist, daß also die Pleurozentra auch in ventraler Lage erscheinen können. Er nimmt nun an, daß diese ventral liegenden Pleurozentren zu einem Ganzen vereinigt wurden, gründlicher ossifizierten und beide Segmente (nämlich das vordere und hintere) dann zu vollkommenen Scheiben heranwuchsen. Auf diese Weise entstand nach FRITSCH aus einem rhachitomen Wirbel ein embolomerer. Dieser Übergang wird ganz klar durch die Darstellung JAEKELS<sup>1)</sup>. JAEKEL zeigte, wie bei *Archegosaurus* die Pleurozentra von vorne nach hinten zu sich immer mehr ventralwärts verlängern. In der Beckenregion verlängern sie sich soweit nach unten, daß die beiden lateralen Stücke ventral zusammenstoßen. Die Pleurozentra bilden auf diese Weise hier einen Ring, der oben offen bleibt. Der Wirbelkörper besteht dann aus zwei hinter einander liegenden Halbringen, von denen der vordere dem Hypozentrum der hintere dem Pleurozentrum entspricht. Denken wir uns nun diese beiden oben geöffneten Ringe zu vollständigen Scheiben verknöchert, so entsteht ein echter embolomerer Wirbel. Daraus folgt, daß der Wirbelkörper eines embolomeren Wirbels ebenfalls aus Hypozentrum und Pleurozentrum, die selbständig bleiben, besteht, daß er also nur eine besondere Modifikation des rhachitomen Typus darstellt.

Der nächste Wirbeltypus weicht von den bis jetzt besprochenen insofern ab, als der Wirbelkörper hier im allgemeinen ein einheitliches Gebilde darstellt. Es ist dies der stereospondyle Typus, der bei den großen, in der Trias vorkommenden Stegocephalen, den *Stereospondyli* (ZITT.), auftritt. Hierher gehören z. B. die Gattungen *Mastodonsaurus*, *Trematosaurus*, *Capitosaurus*, *Metopias*, *Labyrinthodon*. Die Wirbel dieser Formen wurden besonders ausführlich von FRAAS<sup>2)</sup> beschrieben. Der Wirbelkörper hat bei diesem Typus eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Gestalt einer amphicoelen Scheibe. Besonders charakteristisch ist das Vorkommen von Vertiefungen und Einbuchtungen am Wirbelkörper, durch die nach FRAAS die persistierende Chorda durchtreten konnte, und die er daher als Chordaloch bezeichnet. Am Atlas eines Exemplars von *Mastodonsaurus giganteus* hat dieses Loch die Gestalt einer tiefen Rinne, die bis unter die Mitte des Wirbelkörpers reicht, so daß dieser eine hufeisenförmige Gestalt annimmt. An den vorderen Rumpfwirbeln ist dieses Loch nur schwach angedeutet, wird

<sup>1)</sup> JAEKEL l. c. p. 513.

<sup>2)</sup> FRAAS: Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. Palaeontographica XXXVI. 1889.

aber nach hinten zu immer deutlicher, so daß es schließlich in der hinteren Rumpffregion von *Mastodonsaurus giganteus* den ganzen Wirbelkörper durchsetzt. Während das Chordaloch in der Rumpffregion ein geschlossenes Loch darstellt, schneidet es bei den Sakralwirbeln und noch mehr bei den Schwanzwirbeln als tiefe Rinne in den Wirbelkörper ein, so daß dieser eine halbmond- oder bohnenförmige Gestalt annimmt, die ganz der des Hypozentrums bei *Archegosaurus* entspricht. Daraus, daß die Wirbelkörper in der Schwanzregion von *Mastodonsaurus* eine für die Hypozentren so charakteristische Gestalt erhalten, zieht FRAAS den Schluß, daß sie den Hypozentren homolog sind. Da nun diese Wirbelkörper ganz allmählich in die des Rumpfes übergehen, so müssen naturgemäß auch diese dem Hypozentrum homolog sein.

Diese Ansicht findet eine weitere Stütze in der Untersuchung von Längsschnitten der Wirbelkörper. Solche Schnitte haben nach FRAAS<sup>1)</sup> gezeigt, daß die Anlage des Wirbelkörpers eine einheitliche ist, daß aber das Schwergewicht der Knochenbildung auf der Unterseite der Chorda liegt, was ebenfalls für die Homologie mit dem Hypozentrum spricht. Ferner weist FRAAS darauf hin, daß in der hinteren Rumpffregion von *Mastodonsaurus* bei einer Aneinanderreihung der Wirbel zwischen den einzelnen Wirbelkörpern ein Raum übrig bleibt, der eine ähnliche, nur umgekehrte Gestalt hat, wie der Wirbelkörper selbst und jedenfalls mit Intervertebralknorpel erfüllt war. Diese Knorpel dürften den, durch die stark vergrößerten Hypozentren von der Wirbelbildung verdrängten, Pleurocentren entsprechen. Auch das Fragment von *Labyrinthodon* sp., bei dem echte rhachitome Wirbel auftreten, macht es nach FRAAS wahrscheinlich, daß der stereospondyle Typus aus dem rhachitomen entstanden ist.

Diese durch mannigfache Gründe gestützte Anschauung von FRAAS wird auch von JAEKEL energisch vertreten, der in seiner Arbeit über *Archegosaurus* (p. 511) sagt: „Von unten gesehen bieten die Hypozentra der Rumpffregion in allen Einzelheiten genau das Bild eines Wirbelkörpers, nur fehlt ihnen dorsal der ringförmige Zusammenschluß, der sich bei den Labyrinthodonten der Trias einstellt“.

Der Wirbelkörper wird bei dem stereospondylen Typus also nur aus dem Hypozentrum gebildet. Wir sehen unter den bis jetzt besprochenen Typen hier zum erstenmal, daß der Wirbelkörper nur aus einem der oben genannten Wirbelelemente besteht.

<sup>1)</sup> FRAAS l. c. p. 80.

Einen echten Schnittwirbel repräsentiert der *phyllospondyle* Typus, da bei ihm die einzelnen den Wirbel zusammensetzenden Teile von einander getrennt bleiben. Dieser Wirbeltypus tritt auf bei den Gattungen *Branchiosaurus*, *Melanerpeton*, *Pelosaurus* und wurde durch die Beschreibung CREDNERS<sup>1)</sup> näher bekannt. Ein solcher Wirbel besteht aus zwei schwach verknöcherten Knochenblättchen, die seitlich und symmetrisch zueinander liegen und ventral aneinander stoßen. Lateral laufen sie in die Querfortsätze aus. Dorsal setzen sich an diese Knochenblättchen die oberen Bögen an, die einen paarig angelegten Dornfortsatz tragen und sich seitlich nach CREDNER in einen knorpeligen Querfortsatz fortgesetzt haben. Die zwei Knochenblättchen liegen ventral und unterhalb der oberen Bögen, sind also ihrer Lage nach den Hypozentren homolog, die hier paarig ausgebildet sind (vgl. CREDNER). Der Wirbelkörper besteht also aus einem ventralen Halbring, der von den paarigen Hypozentren und einem dorsalen Halbring, der von den Basen der oberen Bögen gebildet wird. Pleurozentren nehmen bei diesem Typus an der Bildung des Wirbelkörpers keinen Anteil. Nach Analogie mit dem weiter unter zu besprechenden Urodelentypus dürften sie aber auch hier entwickelt gewesen sein und die Intervertebralknorpel gebildet haben.

Betrachten wir nun die echten einheitlich verknöcherten Wirbel, so können wir bei diesen im Anschluß an die Untersuchungen GADOWS zwei Haupttypen unterscheiden<sup>2)</sup>. Bei dem ersten Typus besteht der Wirbelkörper aus den Hypozentren und den oberen Bögen, die mit einander verwachsen. Die Pleurozentren sind bei diesem Typus zwar vorhanden, werden aber nicht zur Bildung des Wirbelkörpers verwendet, sondern bleiben knorpelig und bilden die Intervertebralknorpel. Bei diesem Wirbeltypus kann sich der obere Bogen — nach GADOW — immer mehr ventralwärts ausdehnen und die Hypozentren von der Wirbelbildung vollständig verdrängen. Dies ist der Fall im Rumpfe der Urodelen, während im Schwanz die erste Ausbildung auftritt. Demselben Typus gehören — wie ich versucht habe, wahrscheinlich zu machen — die Wirbel einer Anzahl von lepospondylen Stegocephalen an, nämlich die der Aistopoden, Ptyoniden, Ceraterpetontiden, Seincosaurus.

Wir haben also innerhalb dieses Haupttypus zwei Aus-

<sup>1)</sup> CREDNER: Die Stegocephalen aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. II. Teil. Zeitschr. d. deutsch. Geol. Ges. 1881. — Die Urvierfüßler. Berlin 1891.

<sup>2)</sup> SCHWARZ l. c. p. 102.

bildungen zu unterscheiden. Einmal wird der Wirbelkörper von den oberen Bögen und dem Hypozentrum gebildet, das anderemal von den oberen Bögen allein. Da aber die erste Ausbildung nur ein Übergangsstadium zu der letzten darstellt, so sollen beide in einem Typus zusammengefaßt werden, den ich hier Urodelentypus (Pseudocentrous type GADOW) nennen will.

Bei dem zweiten Haupttypus, der hier als Reptilientypus bezeichnet werden soll, besteht der Wirbelkörper aus den stark vergrößerten Pleurozentren und einem kleineren Hypozentrum, die mit einander verwachsen. In vielen Fällen wachsen die Pleurozentren so stark, daß das Hypozentrum vollständig verdrängt wird und der Wirbelkörper nur aus den Pleurozentren besteht. Die Hypozentren werden in diesem letzteren Fall zu Intervertebralscheiben und Zwischenwirbeln oder sie sind nur in Form der unteren Bögen entwickelt. Der erste Fall tritt auf bei den Anuren, der letzte bei den meisten Amnioten. Zu diesem Haupttypus gehören von den lepospondylen Stegocephalen wahrscheinlich die Wirbel der Hylonomiden, Microbrachiden. Ebenso wie bei dem Urodelentypus, so müssen wir also auch hier eine zweifache Ausbildung unterscheiden.

GADOW unterscheidet zwei Typen, je nachdem ob an der Wirbelbildung die vergrößerten Interdorsalia (Anuren) oder die vergrößerten Interventralia (Amnioten) teilnehmen. Da wir aber sehen, daß bei *Archegosaurus* die Pleurozentra im Schwanz in zwei Paar Stücke zerfallen, die den Interdorsalia resp. den Interventralia entsprechen, so können wir — mit JAEKEL — beide Paare als morphologisch zusammengehörende Stücke auffassen, die eben zusammen den Pleurozentren entsprechen. Diese Auffassung gestattet uns, die beiden Typen GADOWS zu einem Haupttypus zu vereinigen. Der Anurenwirbel würde darnach einen Vorläufer des Amniotenwirbels vorstellen, wenn auch der letztere nicht direkt aus dem Anurentypus entstanden sein dürfte. Wir sehen also, daß der Gegensatz zwischen einem Wirbelkörper, der aus den Pleurozentren und dem Hypozentrum zusammengesetzt ist und einem Zentrum, das von den Pleurozentren allein gebildet wird, nicht so groß ist, wie allgemein angenommen wird, sondern daß beide nur Modifikationen eines und desselben Haupttypus darstellen. Diese Ansicht wird auch dadurch gestützt, daß der bei Anuren auftretende Typus in ähnlicher Ausbildung gelegentlich auch bei den Amnioten wiederzukehren scheint. So besteht z. B. der Atlas von *Metricorynchus* und *Enaliosuchus* aus Hypozentrum und Pleuro-

zentren, die von einander getrennt bleiben<sup>1)</sup>. Da wir nun bei diesen Formen keine intervertebralen, den Hypozentren vergleichbaren Bildungen antreffen, so hat die Ansicht JAEKELS große Wahrscheinlichkeit, daß hier der Wirbelkörper überhaupt aus einer Vereinigung von Hypozentrum und Pleurozentrum hervorgegangen ist. Andererseits kann aber auch bei den Anuren der Fall eintreten, daß das Hypozentrum verdrängt wird und der Wirbelkörper aus den dorsalen Elementen, also hauptsächlich aus den Pleurozentren resp. ihrem dorsalen Abschnitt besteht. Solche Wirbel treten nach GADOW auf im Rumpfe von *Pipa*, *Xenopus*, *Bombinator*.

Die Entscheidung darüber, ob ein Wirbelkörper nur aus den Pleurozentren oder aber aus diesen und dem Hypozentrum besteht, wird für den Paläontologen oft schwer sein, da die Bildungen des Hypozentrums, die meist leicht erkennbar sind, ihre Lage sekundär verändern können. So liegen sie bei dem echten Amniotenwirbel, dessen Wirbelkörper also nur aus den Pleurozentren besteht, gewöhnlich intervertebral. Betrachten wir aber die Wirbelsäule eines *Platecarpus*, so sehen wir, daß nur der Zwischenwirbel des zweiten Wirbels — nach OSBORN<sup>2)</sup> — eine intervertebrale Lage hat, die vollständig der des Hypozentrums entspricht. Der dritte Zwischenwirbel ist aber schon nach vorn gerückt und am kaudalen Abschnitt des Epistropheus befestigt. Dieselben Verhältnisse treffen wir — nach GADOW<sup>3)</sup> — z. B. bei vielen Säugetieren an, wo die unteren Bögen manchmal am hinteren Ende des vorhergehenden Wirbelkörpers befestigt sein können. Ähnliche Lageveränderungen können auch die ursprünglich lateral vom Hypozentrum auslaufenden Rippen erleiden. Aus diesen Gründen wird sich der Paläontologe oft begnügen müssen, wenn er die Zugehörigkeit zu dem Reptilientypus überhaupt erkannt hat. Dasselbe gilt auch für den Wirbel, der dem Urodelentypus angehört. Denn ist es schon schwer, diese Zugehörigkeit, ohne Kenntnis der Ontogenie, überhaupt zu erkennen, so ist es naturgemäß noch schwieriger zu entscheiden, ob der Wirbelkörper nur aus dem oberen Bogen, oder aus diesem und dem Hypozentrum besteht. (Vergl. darüber auch SCHWARZ<sup>4)</sup>.)

Der Unterschied zwischen dem Urodelentypus und dem Rep-

<sup>1)</sup> JAEKEL: Über die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen. Zeitschr. d. deutsch. Geol. Ges. 1904.

<sup>2)</sup> OSBORN: Intercentra and Hypapophyses in the Cervical Region of Mosasaurs, Lizards and Sphenodon. Americ. Naturalist XXXIV.

<sup>3)</sup> GADOW l. c. p. 48.

<sup>4)</sup> SCHWARZ l. c. p. 100—103.

tilientypus besteht nach dem Vorhergehenden darin, daß im ersten Fall die Pleurozentren überhaupt nicht an der Wirbelbildung teilnehmen, im zweiten dagegen den Hauptteil oder den ganzen Wirbelkörper bilden. Während bei dem Urodellentypus die Pleurozentra, so haben bei dem Reptilientypus die Hypozentra oder deren Abkömmlinge eine intervertebrale Lage.

Innerhalb der ganzen Reihe der Tetrapoden haben wir also folgende sieben Wirbeltypen zu unterscheiden:

1. den rhachitomen Typus I;
2. den rhachitomen Typus II;
3. den embolomeren Typus;
4. den stereospondylen Typus;
5. den phyllospondylen Typus;
6. den Urodellentypus; der Wirbelkörper besteht aus a) den oberen Bögen + Hypozentrum, b) den oberen Bögen;
7. den Reptilientypus; der Wirbelkörper besteht aus a) den Pleurozentren + Hypozentrum, b) den Pleurozentren.

Die Beziehungen zwischen den einzelnen Wirbeltypen ergeben sich zum Teil aus der oben gegebenen Schilderung. Als primitivsten Typus müssen wir naturgemäß jenen ansehen, bei dem die vier den Wirbel zusammensetzenden Elemente noch vollzählig, gesondert und ossifiziert sind. Dies ist der Fall bei dem rhachitomen Typus I. Der echte rhachitome Wirbel entsteht aus jenem — wie die Verhältnisse bei *Archegosaurus* zeigen — dadurch, daß die beiden Paare der Pleurozentra verschmelzen und diese dann aus einem Paar zusammengesetzt erscheinen. Indem nun das Hypozentrum mehr dorsalwärts wächst und die beiden seitlichen Stücke der Pleurozentra sich andererseits ventral vereinigen, entsteht der embolomere Typus. Wenn das Hypozentrum immer größer wird, so werden die Pleurozentra immer mehr dorsalwärts verdrängt und es entsteht schließlich ein Wirbelkörper, der nur von dem Hypozentrum gebildet wird. Dies ist der Fall bei dem stereospondylen Typus. Diese vier Typen bilden also eine geschlossene Reihe.<sup>1)</sup>

Einer anderen Entwicklungsreihe gehört der phyllospondyle Typus an. Bei diesem besteht der Wirbelkörper — wie wir sahen — aus dem Hypozentrum und den oberen Bögen. Da die Pleuro-

<sup>1)</sup> Vergl. neben den schon zitierten Arbeiten JAEKEL'S auch JAEKEL: *Placochelys phacodontu* aus der Obertrias des Bakony. Resultate der wissenschaftl. Erforschung des Balatonsees I. Band. I. Teil. Pal. Anhang Budapest 1907.

zentren hier nicht als Teile des Wirbels entwickelt waren, ist JAEKEL<sup>1)</sup> geneigt anzunehmen, daß dieser Typus den Anfang der vorhin besprochenen Reihe bilde. Nun ergibt sich aber aus der ganzen hier gegebenen Schilderung, daß der rhachitome Typus I den primitivsten aller Wirbeltypen — soweit sie von Tetrapoden bekannt sind — darstellt. Wir müssen daher auch den phyllospondylen Typus von ihm ableiten. Die Entstehung dieses Typus aus dem rhachitomen Typus I ist wohl so zu denken, daß zunächst die Pleurozentra zu Intervertebralknorpeln wurden. An ihre Stelle traten bei der Bildung des Wirbelkörpers die oberen Bögen, indem sie den dorsalen Halbring bildeten, während der ventrale Halbring — wie gewöhnlich — von den Hypozentren gebildet wurde. Aus diesem Wirbel entsteht der Urodellentypus einfach dadurch, daß die einzelnen Teile mit einander verschmelzen. Bei der weiteren Entwicklung dieses Typus vergrößern sich die oberen Bögen immer mehr ventralwärts, so daß sie schließlich allein den Wirbelkörper bilden.

Von dem rhachitomen Typus I haben wir auch den Reptilientypus abzuleiten. Er entsteht aus ihm dadurch, daß die Pleurozentren resp. das obere oder das untere Paar derselben an Größe stark zunehmen und zunächst den caudalen Abschnitt des Wirbelkörpers darstellen, während der kraniale noch von den Hypozentren gebildet wird. Beide Elemente verschmelzen miteinander. Die Pleurozentra können aber allmählich auch auf die kraniale Hälfte des Wirbelkörpers übergreifen, verdrängen auf diese Weise die Hypozentra schließlich vollständig und der Wirbelkörper wird dann von ihnen allein gebildet.

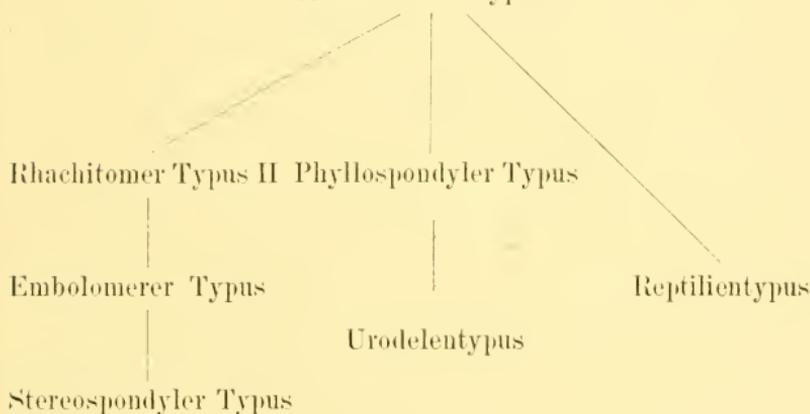
Wenn wir das über die Beziehungen der einzelnen Wirbeltypen zu einander Gesagte kurz zusammenfassen, so können wir sagen: Der primitivste Typus ist der rhachitome Typus I. Von ihm gehen drei Entwicklungsreihen aus. Bei der rhachitom-stereospondylen Reihe handelt es sich um eine stetig zunehmende Vergrößerung des Hypozentrums, bei der Phyllospondyl-Urodellentypus-Reihe um eine Vergrößerung der oberen Bögen, bei der Reptilientypus-Reihe schließlich um eine Vergrößerung der Pleurozentra. Diese Vergrößerung kann stets mit einer vollständigen Verdrängung der übrigen Elemente verbunden sein, so daß wir in den extremsten Fällen drei Wirbelkörper erhalten.

<sup>1)</sup> JAEKEL: Über *Ceratopeton*, *Diceratosaurus* und *Diplocantus*. N. Jahrb. f. Min. 1903. Vergl. auch SCHWARZ l. c. p. 66.

von denen der eine nur aus dem Hypozentrum, der zweite nur aus den oberen Bögen, der dritte nur aus den Pleurozentren besteht.

Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich folgendes Bild:

Rhachitomer Typus I.



**Verzeichnis der im Jahre 1908 eingelaufenen Zeitschriften und Bücher.**

Im Austausch:

- Sitzungsberichte d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1907, No. 39—53. 1908, 1—39. Berlin 1907 und 1908.
- Abhandlungen d. Kgl. preußischen Akad. d. Wiss. zu Berlin 1907. Berlin 1907.
- Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Vol. 3, Heft 3 u. 4, Vol. 4, Heft 1. Berlin 1907 u. 1908.
- Bericht über das Zoologische Museum zu Berlin im Rechnungsjahr 1906. Desgl. 1907. Halle a. S. 1907 u. 1908.
- Mitteilungen d. Deutschen Seefischerei-Ver. Vol. 24, No. 1—12. Berlin 1908.
- Verhandlungen des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. Vol. 49, 1907. Berlin 1908.
- Naturwiss. Wochenschr. N. F. Vol. 7, No. 1—52. 1908.
- Berliner Entomolog. Zeitschr. Vol. 52, II. 4. Vol. 53, H. 1—3. Berlin 1907 und 1908.
- Mitteilungen aus d. Zool. Station zu Neapel. Vol. 18, H. 4 Vol. 19, H. 1. Berlin 1908.
- Bericht über die Tätigkeit des Zentralbureaus der internationalen Erdmessung im Jahre 1907. Berlin 1908.
- Natural Novitates. Herausgeg. von R. Friedländer u. Sohn. 1907, No. 21—24, 1908, No. 2—21. Berlin 1907 u. 1908.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [1908](#)

Autor(en)/Author(s): Schwarz Hugo

Artikel/Article: [Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Tetrapoden. 315-329](#)