© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nr. 8. 1919

Sitzungsbericht

der

Gesellschaft naturforschender Freunde

zu Berlin

vom Oktober 1919.

Ausgegeben am 9. Dezember 1919.

Vorsitzender: Herr P. Claussen.

Herr H. Virchow sprach über das Epistropheusproblem, von den Schildkröten aus betrachtet.

Herr A. Hase führte Gespinstanlagen des Kiefernspinners vor.

Atlas und Epistropheus bei den Schildkröten.

Von Hans Virchow.

Mit 15 Figuren.

Inhalt:

Einleitung 303
Material 304
Condylus occipitalis und Atlaspfanne 305
Bewegungsmöglichkeiten 306
Verschiedenheiten der beiden ersten Halswirbel 308
Fortsetzung der Einleitung 310
Bezeichnungen 311
Stücke des ersten Wirbels der Schildkröten 312
Ventralbogenstück des Atlas 312
Zahnstück 312
Hypapophyse 313
Dorsalbogenstück 315
Seitenwulst 316
Gelenkfortsatz 317
Bildung von Atlas und Epistropheus 318
Zerlegung des Körpers des ersten Wirbels in zwei Stücke 318
Lösung des Bogens des ersten Wirbels vom Zahnstück 320
Verbindung des Zahnstücks mit dem Körper des zweiten Wirbels 323
Verbindung der Atlasstücke 324
Zahnbildung 324
Eidechsen und Vögel 325
Säugetiere 327
Monotremen 327
Gelenkfortsätze zwischen Atlas und Epistropheus 328
Epistropheus von Dysalotosaurus 329

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Einleitung. — Es ist eine seit langem bestehende Vorstellung, daß der erste Halswirbel der Säugetiere seinen Körper an den zweiten abgegeben habe, um mit diesem zusammen einen Drehmechanismus herzustellen. Diese Vorstellung hat uns alle, als wir sie zuerst hörten, befriedigt und entzückt. Man mußte aber doch, wenn man dieselbe oft wiederholt hatte, empfinden, daß es sich um die greulichste Teleologie handele, und mußte auch bemerken, daß die vergleichend anatomischen Tatsachen nicht genügend in Betracht gezogen seien.

Ich habe schon in meiner Arbeit über die Wirbelsäule des Alligators[1]) ausgesprochen, daß der Ursprung des Atlasepistropheusapparates nicht in dem Bedürfnis liege, einen Drehmechanismus herzustellen, der sonst fehlen würde — denn es fehlt ja hier gar nichts; es ist im Atlashinterhauptsgelenk alles in ausgiebiger Weise vorhanden: Drehung, sagittale Flexion und seitliche Flexion —, sondern gerade umgekehrt darin, daß durch die starke und ausgiebige Bewegung im Atlashinterhauptsgelenk eine gleichsinnige Mitbewegung innerhalb des ersten Halswirbels erzwungen wird, nicht nur Drehung, sondern auch sagittale und seitliche Flexion.

Ich bin zu dieser Vorstellung auf die einfachste Weise von der Welt gelangt, nämlich dadurch, daß ich am frischen Präparat die Ausschläge der Bewegungen sowohl für das Atlashinterhauptsgelenk wie für das Atlasepistropheusgelenk feststellte. Dabei zeigte sich, daß (beim Alligator) sowohl im Hinterhauptsatlasgelenk wie im Atlasepistropheusgelenk jede Art von Bewegung — Drehung, sagittale Flexion und seitliche Flexion — möglich ist, jede aber im Atlasepistropheusgelenk in geringerem Grade wie im Hinterhauptsatlasgelenk. Auf diese Weise sind wir die teleologische Begründung los und haben dafür eine kausal-mechanische Begründung eingetauscht, und es ist nun die Aufgabe, durch vergleichend anatomische Untersuchungen festzustellen, ob sich Stücke des Weges finden lassen, der von einem primitiven indifferenten Zustande zu den höheren Formen führt. Ich habe deswegen auch, als ich die Halswirbelsäulen einiger Schildkröten untersuchte, aufmerksam auf alles geachtet, was für unsere Frage in Betracht kommen könnte.

Material. — Mein Material bestand aus folgenden zehn Arten: von Testudinaten (Chersiden) *Testudo pardalis* und *elephantopus*, von Emyden *Emys europaea* und *Macroclemmys temminckii*, von

[1]) „Über die Alligatorwirbelsäule", Arch. f. Anat. und Physiol. Jg. 1914, Anatom. Abteil., S. 103—142. Siehe dort S. 138.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chelyden *Platemys spixi* und *Chelodina longicollis,* von Trionichyden *Cycloderma frenatum,* von Cheloniiden *Chelone imbricata, Chelone (Chelonia) midas* und *Chelonia* spec. (wahrscheinlich auch *midas*). Leider hatte ich die meisten dieser Tiere nicht im frischen Zustande zur Verfügung, so daß ich nicht die Bewegungsmöglichkeiten feststellen konnte. Nur *Testudo elephantopus, Platemys* und *Chelodina* machten Ausnahmen; von *Platemys* konnte ich auch zwei Exemplare mehrere Monate lang lebend beobachten. *Testudo elephantopus* erhielt ich erst, nachdem meine Untersuchung schon abgeschlossen war; gerade dadurch aber war ich befähigt, die von ihr ausgehenden Belehrungen recht vollständig aufzufassen. Da das Tier ziemlich groß war (Rückenschild 65 cm lang), so konnten auch alle anatomischen Einzelheiten gut gesehen werden, was mir bis dahin sehr gefehlt hatte. Ohne Kenntnis der knorpligen Bestandteile ist doch kein volles Verständnis der Hinterhauptsgelenke der Reptilien zu gewinnen, denn diese Bestandteile bilden nicht nur Überzüge über die Knochen, sondern wesentliche Ergänzungen der sonst lückenhaften Form. Ich werde daher diese Aufschlüsse weiterhin verwerten und an dieser Stelle nur einiges vorausschicken.

Condylus occipitalis und Atlaspfanne von *Testudo elephantopus.* — Der mit Knorpel bedeckte Condylus occipitalis hat eine wesentlich andere und ausdrucksvollere Gestalt wie der ausmazerierte. Er ist nicht kugelig, sondern in kranio-kaudaler Richtung abgeplattet und an dem kaudalwärts gewendeten Scheitel mit einer ansehnlichen Fovea versehen, welche nachher noch erwähnt werden wird. Besonders bemerkenswert ist aber, daß dieser Condylus mehr als eine Halbkugel bildet, indem er sich beim Ansatz an den Schädel verdünnt. Dadurch hat er die Gestalt eines Druckknopfes, und es kann demgemäß der bereits exartikulierte Atlas wieder angedrückt werden ohne abzufallen, wenn man den Schädel mit der Hinterhauptsseite nach unten hält.

Die kraniale Pfanne des Atlas hat einen Durchmesser von 10 mm. Ihr Grund wird von einer ganz dünnen knorpeligen Lippe gebildet, welche ein 3 mm großes Loch umschließt. Das hintere Stück der Pfannenwand, 4,5 mm hoch (in kranio-kaudaler Richtung), welches auf dem Medianschnitt dreieckig sein würde, kann der Lage nach als „Ligamentum transversum atlantis“ bezeichnet werden, findet sich aber nicht hinter dem Zahn (der gar nicht vorhanden ist, wovon später gesprochen wird), sondern hinter dem Condylus occipitalis. Es sieht aus wie Knorpel, dürfte aber vielleicht aus Faserknorpel bestehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bewegungsmöglichkeiten im Hinterhauptsatlasgelenk und Atlasepistropheusgelenk bei *Testudo elephantopus* und *pardalis*, *Chelonia* spec., *Chelodina longicollis* und *Platemys spixi*.

A. *Testudo elephantopus*.

1. Zwischen Atlas und Hinterhaupt.
   a) Drehung: 45° nach jeder Seite.
   b) Seitliche Flexion: 30° nach jeder Seite.
   c) Sagittale Flexion: 45° ventralwärts, 10° dorsalwärts.
2. Zwischen Atlas und Epistropheus.
   a) Drehung: 10° nach jeder Seite.
   b) Seitliche Flexion: 20° nach jeder Seite.
   c) Sagittale Flexion: 10° ventralwärts; dorsalwärts unmöglich wegen des Schädelvorsprunges.

Gemäß der großen Beweglichkeit in den Kopfgelenken ist die Membrana atlanto-occipitalis schlaff, dabei aber dick. Die Dura ist unabhängig von ihr und von dem Ligam. transversum atlantis, d. h. dem hinteren Pfannenrande. Eine besondere Membrana tectoria gibt es nicht. — Die Kapseln an den Gelenken zwischen den Gelenkfortsätzen sind weit und schlaff, so daß sie jede Bewegung gestatten.

B. *Testudo pardalis*. — Dieses Tier erhielt ich getrocknet und mit dem größten Teil der Halsmuskeln versehen. Nach dem Aufweichen und Entfernen der Muskeln stellte ich die Bewegungsmöglichkeiten fest, was unter diesen Umständen zwar nur einen bedingten, aber doch einen gewissen Vergleichswert hat..

Der Atlas läßt sich gegen den Epistropheus in jedem Sinne bewegen, sowohl rotatorisch als auch sagittal-flexorisch und seitlich-flexorisch. Die letztere Bewegung ist sogar auffallend ausgiebig. Das Zahnstück nimmt bei sagittaler Flexion erheblich an der Bewegung des Atlas teil, während es bei seitlicher Flexion mehr in Ruhe bleibt.

C. *Chelonia* spec. — Noch aus dem Jahre 1913 habe ich die folgende Aufzeichnung über eine *Chelonia* aufbewahrt.

1. Zwischen Hinterhaupt und Atlas.
   a) Drehung: ausgiebig.
   b) Seitliche Biegung ziemlich ausgiebig.
   c) Sagittale Biegung nur in ventraler Richtung, hier etwa 45°.
2. Zwischen Atlas und Epistropheus.
   a) Drehung vorhanden, jedoch mäßig.
   b) Seitliche Biegung frei, jedoch nicht sehr ausgiebig.
   c) Sagittale Biegung minimal.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

D. *Chelodina longicollis.*

Zwischen Hinterhaupt und Atlas.

a) Drehung: fast 45° nach jeder Seite.

b) Seitliche Flexion: bemerkbar, aber doch nicht beträchtlich.

c) Sagittale Flexion: nur in dorsaler Richtung möglich, in dieser aber fast 45°.

Da bei *Chelodina* die Abtrennung des Zahnstückes vom ersten Hw. nicht stattgefunden hat, und da die Spalte zwischen erstem und zweitem Hw. nicht derjenigen zwischen Atlas und Epistropheus, sondern der zwischen Zahnstück und Körper des zweiten Wirbels entspricht, haben die Bewegungsmöglichkeiten an dieser Stelle für uns keine Bedeutung, da sie mit denen der übrigen Schildkröten nicht vergleichbar sind.

E. *Platemys spixi.* — Das Tier war unbemerkt gestorben und stank bereits, als es geöffnet wurde. Vielleicht sind die Exkursionen durch die begonnene Fäulnis etwas gesteigert.

1. Zwischen Hinterhaupt und Atlas.

a) Drehung: 45° nach jeder Seite.

b) Seitliche Flexion: 30° nach jeder Seite.

c) Sagittale Flexion: etwa 55°, und zwar ist es vorwiegend Hebung in dorsaler Richtung.

2. Zwischen Atlas und Epistropheus.

a) Drehung vorhanden, aber unbedeutend.

b) Seitliche Biegung: 25° nach jeder Seite.

c) Sagittale Biegung: es besteht leichte Beweglichkeit, die jedoch mehr den Eindruck der Verschiebung als der Biegung macht.

Ich möchte bemerken, daß die Untersuchungen an den einzelnen Tieren mit größeren Zeitintervallen gemacht wurden, so wie mir das Material grade zuging. Eine genauere Erinnerung von dem, was ich in früheren Fällen gefunden hatte, war dabei nicht vorhanden, und ich habe erst jetzt aus meinen Protokollen die Befunde zusammengestellt. Eine Beeinflussung der späteren Untersuchungen durch die Ergebnisse der früheren konnte daher nicht stattfinden. Dadurch erhalten sowohl die Übereinstimmungen wie die Abweichungen ihren Wert.

Alle diese Aufzeichnungen stimmen darin überein, daß die Bewegungen im Hinterhauptsatlasgelenk überwiegen und die im Atlasepistropheusgelenk bedeutend dahinter zurückstehen, insbesondere, daß auch die Drehung sich vorwiegend zwischen Kopf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Atlas vollzieht. In mancher Hinsicht ist sogar die Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Schildkrötenformen bis auf den Grad genau. Von den Bewegungen im Atlasepistropheusgelenk ist die seitliche Flexion verhältnismäßig ergiebig. Eine ausgesprochene Verschiedenheit besteht darin, daß die sagittale Flexion der Schädelatlasverbindung bei *Testudo* und *Chelonia* vorwiegend oder ausschließlich ventralwärts, bei *Chelodina* und *Platemys* vorwiegend dorsalwärts möglich ist.

Bei den Schildkröten stellen sich die beiden ersten Halswirbel nicht immer in derselben Weise dar, worin ich aber durchaus nicht eine Störung sondern vielmehr eine Bereicherung der Betrachtung erblicke, indem dadurch das Problem in wechselnder Beleuchtung erscheint. Freilich können wir zunächst nicht wissen, ob es sich dabei um Stufen einer Reihe oder um Anpassungen an verschiedene funktionelle Aufgaben handelt.

Ein besonderes Rätsel gibt in dieser Hinsicht *Chelodina* auf. Wer zum erstenmal ihren ersten Halswirbel sieht, erlebt eine gewaltige Überraschung. Hoffmann[2]) sagt von ihm, er gleiche ganz den übrigen Halswirbeln. Dies tut er auch. Aber es ist doch dreierlei zu bemerken: 1. sind die Flächen der Gelenkfortsätze nach dem Kreisbogentypus und nicht wie bei den übrigen Halswirbeln nach dem Radiustypus gestellt; 2. ist am Körper des ersten Wirbels eine rauhe Linie zu erkennen, welche der Grenze des kranialen und kaudalen Stückes entspricht und auf die Möglichkeit führt, daß früher einmal dieser Körper in zwei Stücke geteilt war; 3. sind nicht alle Merkmale, in denen der erste Wirbel von *Chelodina* den übrigen Halswirbeln gleicht, deswegen auch primitiv, sondern es gibt unter ihnen zwei, welche (bei allen Halswirbeln) sekundär abgeändert sind, nämlich 1. die knöcherne Verbindung des Bogens mit dem Körper und 2. die gelenkige Verbindung zwischen den Körpern des ersten und des zweiten Wirbels. Primitiv ist dagegen, daß der Bogen in ganzer Ausdehnung mit dem Körper, also auch mit dem Zahnstück verbunden ist. Der erste Wirbel von *Chelodina* stellt also, wie es scheinen könnte, ein Gemisch primitiver und sekundärer Merkmale dar, und man hat gerade bei ihr ein lebhaftes Verlangen, durch historische (paläontologische) Belege aufgeklärt zu werden. Wegen dieser morphologisch nicht ganz klaren Verhältnisse werde ich im folgenden diese Form nur nebenher berücksichtigen.

---

[2]) Hoffmann, C. K., „Schildkröten“ in Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 6. Bd., III. Abt., Reptilien. Leipzig 1890. Siehe hier S. 31.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei den übrigen Schildkröten ist ein Unterschied für unseren Zusammenhang besonders bedeutungsvoll, nämlich der, daß die kraniale Gelenkfläche des Zahnstückes, welche dem Atlas zugewendet ist, bei einigen ganz schwach gewölbt, fast eben ist (Fig. 1),

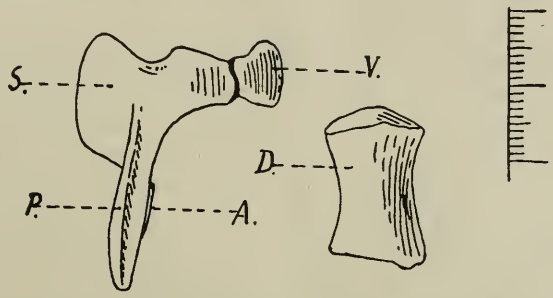

Fig. 1. Stücke des ersten Halswirbels von *Cycloderma frenatum* von der rechten Seite, getrennt, links Atlas, rechts Zahnstück. A. Gelenkfläche. D. Zahnstück von der Seite. P. Gelenkfortsatz. S. Bogen mit Dornfortsatz. V. Ventralbogenstück.

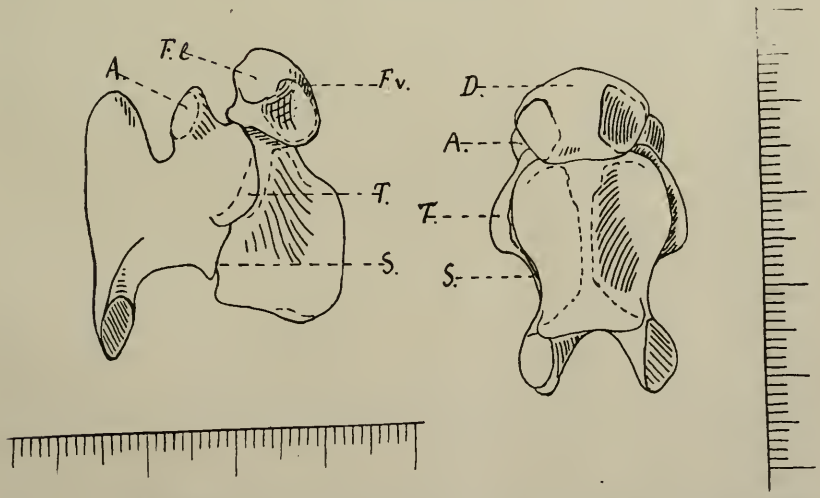

Fig. 2. Epistropheus von *Chelone imbricata*, links von der rechten Seite, rechts von vorn. A. Kranialer Gelenkfortsatz. D. Zahnstück. F. l. Lateraler Abschnitt der Gelenkfläche des Zahnstückes. F. v. Ventraler Abschnitt desselben. S. Bogenfuge. T. Seitenwulst.

während sie sich bei anderen in drei Lappen an der ventralen Seite sowie rechts und links herunterzieht, entsprechend dem Ventralbogenstück und den Seitenteilen des Atlas (Fig. 2).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Um das Folgende vorzubereiten, bemerke ich, daß ich schon bei früherer Gelegenheit auf zwei Punkte hingewiesen habe, die für eine scharfe Erfassung des Atlas- und Epistropheusproblemes wichtig sind:

a) Das von dem Körper des ersten Wirbels an den des zweiten abgegebene Stück bildet nicht nur den Zahn, sondern ein Stück mehr, welches ich, um es durch eine Bezeichnung klar hervorzuheben, „Sockel des Zahnes“ [3]) genannt habe. Beim Menschen ist dieser Sockel in einen eckigen Ausschnitt des Körpers des zweiten Wirbels eingepaßt, breiter als der Zahn und demgemäß an der Bildung der seitlichen Gelenkfläche beteiligt [4]).

b) Vom ersten Wirbel wird nicht der ganze Körper an den zweiten Wirbel abgegeben, sondern ein Teil bleibt beim Atlas zurück und bildet dessen vorderen (ventralen) Bogen.

Da für deutsche Anatomen die Meinung Gegenbaur's von großem Gewicht ist, so möchte ich auf die Äußerungen dieses bewährten Führers über die genannten beiden Punkte Bezug nehmen:

Zu a). — In dem Lehrbuch der Anatomie des Menschen (5. Aufl. 1892) sagt Gegenbaur auf Seite 165: „Dieser Zahn ist der eigentliche Körper des Atlas“. Eine halbe Seite später aber heißt es: „Der Anteil, den dieser Atlaskörper an der Zusammensetzung des Epistropheus hat, ist übrigens nicht auf den bloßen Zahnfortsatz beschränkt, da noch ein vom Zahn nach abwärts in den Epistropheuskörper eintretendes Stück dem primitiven Atlaskörper zugehört.“ In dem ersten Bande der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, welcher sechs Jahre später erschienen ist, heißt es dann wieder von dem Körper des ersten Wirbels, daß er „mit jenem des Epistropheus zu dessen Zahnfortsatz verschmilzt“ (l. c. S. 257). Man sieht aus diesen schwankenden Äußerungen, daß Gegenbaur auf die Unterscheidung von Zahnstück und Zahn keinen großen Wert gelegt hat. Diese ist aber nach meiner Meinung gerade von einer grundlegenden Bedeutung, und es ist ohne sie überhaupt nicht zu einer klaren Auffassung zu gelangen. Bei Krokodilen und Schildkröten gibt es noch keinen Zahn, das Zahnstück ist noch nicht in Zahn und Sockel differenziert.

Zu b). — Nach Gegenbaur ossifiziert der vordere Bogen des Atlas „von den Massae laterales aus“ (Anatomie des Menschen, S. 166). Es ist befremdend, bei dem sonst so genauen Beobachter

[3]) „Alligatorwirbelsäule“, S. 132.

[4]) Beim Vogel gibt es, wie ich aus dem Verhalten bei Sperlingsnestlingen schließe, keinen Sockel, sondern der Zahn reicht bis zur Basis des Zahnstückes herunter.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine solche Angabe zu treffen, während sich doch aufs leichteste feststellen läßt, daß der vordere Bogen des Atlas seinen besonderen Knochenkern hat. Es hat hier die morphologische Spekulation über die Beobachtung den Sieg davongetragen. Was Gegenbaur zu seiner Stellungnahme veranlaßt, ist wohl dreierlei: die späte Verknöcherung des vorderen Atlasbogens (l. c. S. 166); die Abneigung, die Teilung eines Wirbelkörpers bzw. das Auftreten zweier selbständiger Knochenkerne in einem Wirbelkörper anzuerkennen; das anscheinende Fehlen einer Beziehung des Ventralbogenstückes des Atlas zur Chorda.

Diese Bedenken lassen sich aber alle drei entkräften.

1. Das verspätete Auftreten des Knochenkernes beruht auf einer zeitlichen Verschiebung in der Entwicklung, welche dieses Skelettstück nicht um sein Anrecht bringen kann, als primitiv anerkannt zu werden. In allen Carpalien und Tarsalien treten die Knochenkerne sehr spät auf, und doch wird diesen Skelettstücken nicht die Bedeutung morphologisch primitiver Elemente aberkannt[5]).

2. Für die Teilung von Wirbelkörpern in zwei Stücke gibt es bei Reptilien eine ausgedehnte Parallele, indem bei Eidechsen eine große Zahl von Schwanzwirbeln dieses Schicksal erfahren hat, worauf ich weiterhin noch eingehen werde.

3. Das Fehlen einer Beziehung zur Chorda wird auch von C. K. Hoffmann zum Anlaß genommen, den morphologischen Wert des Ventralbogenstückes herabzudrücken, indem dieser Autor sagt: „daß der Processus odontoideus wirklich den vornehmsten Teil des Wirbelkörpers des Atlas repräsentiert“, weil er die Chorda enthält (l. c. S. 32). Diese Beweisführung ist aber nicht stichhaltig, denn erstens kann ja die Teilungsfläche zwischen dem kranialen und kaudalen Stück des ersten Wirbelkörpers so gefallen sein, daß das kraniale von der Berührung mit der Chorda ausgeschlossen ist, zweitens aber entbehrt das kraniale Stück vielleicht nicht gänzlich der Chorda, indem man ihm den im Ligamentum apicis dentis gelegenen Abschnitt der letzteren zuweisen kann.

Bezeichnungen. — Im Vorausgehenden hat sich gezeigt, wie wichtig Bezeichnungen mit scharf begrenztem Inhalt für unsere Frage sind. Ich hebe deshalb noch besonders dreierlei hervor:

---

[5]) Bei der neugeborenen Katze findet sich ein langer, ungeteilter, knorpliger Zahn am Epistropheus mit einem Knochenkern im Sockel und zugleich ein Knochenkern im vorderen Bogen des Atlas. Hier tritt also dieser gar nicht so spät auf.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

a) Die beiden Stücke des Körpers des ersten Wirbels werden als „kraniales“ und „kaudales“ bezeichnet, das erste auch als „Ventralbogenstück des Atlas“, das zweite als „Zahnstück“.

b) „Zahnstück“ und „Zahn“ werden scharf unterschieden. Das Zahnstück umfaßt den Zahn und den Sockel. Bei Krokodilen und Schildkröten ist es zu einer solchen Sonderung nicht gekommen.

c) „Atlas“ darf nicht dem „ersten Wirbel“ und „Epistropheus“ nicht dem „zweiten Wirbel“ gleichgesetzt werden. In einer systematischen Beschreibung ist dies natürlich der Fall, in einer morphologischen Besprechung ist es dagegen nicht gestattet.

Nach diesen Vorbemerkungen wende ich mich nunmehr meinem Gegenstande zu.

Stücke des ersten Wirbels der Schildkröten. — Der erste Wirbel der Schildkröten besteht aus vier bezw. fünf Stücken, drei unpaaren und einem paarigen; die unpaaren sind das Ventral-

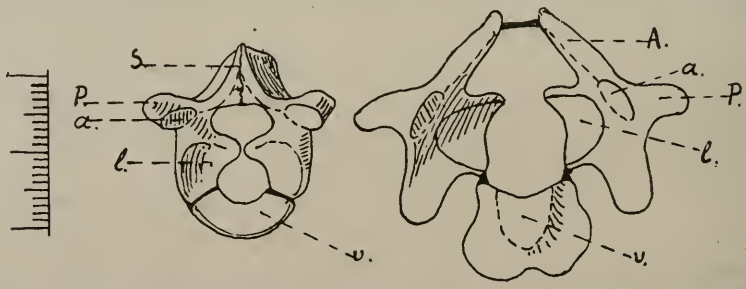

Fig. 3. Atlas von *Cycloderma frenatum* (links) und *Macroclemmys temminckii* (rechts) von der kaudalen Seite. A. Bogenhälfte. a. Gelenkfläche. l. Seitenteil. P. Gelenkfortsatz. S. Fuge zwischen den beiden Bogenhälften. V. Ventralbogenstück.

bogenstück des Atlas, das Zahnstück und die Hypapophyse des ersten Wirbels, das paarige ist das Dorsalbogenstück, welches den Seitenteil des Atlas in sich schließt.

1. Das Ventralbogenstück des Atlas. — Dieses Stück ist der Krümmung des Atlas entsprechend gebogen, an der kranialen und kaudalen Fläche ausgehöhlt, an der äußeren Oberfläche verdickt, am inneren Rande verdünnt und zugeschärft und durch eine Knorpellippe vervollständigt (Fig. 3).

2. Das Zahnstück. — Das Zahnstück stößt mit seiner dorsalen Fläche an den Wirbelkanal, ventral und seitlich nimmt es an der Bildung der Oberfläche der Wirbelsäule teil, soweit es nicht vom Atlas bedeckt ist; die kaudale Fläche ist ausgehöhlt und durch Fuge von dem Körper des zweiten Wirbels geschieden, worauf ich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zurückkommen werde; die kraniale Fläche ist, wie schon gesagt, entweder durch eine quere, fast ebene Fläche begrenzt oder von einer dreilappigen Gelenkfläche eingenommen, auf welcher das Ventralbogenstück und die beiden Seitenteile des Atlas artikulieren. — An dem nicht ausmazerierten und nicht getrockneten Wirbel sieht aber doch die kraniale Fläche des Zahnstückes anders aus, worüber mich *Testudo elephantopus* belehrt hat. Bei dieser trägt das Zahnstück einen kurzen, sich schnell zuspitzenden Kegel, der zwar nur ein Teil des Knorpelüberzuges, aber doch — namentlich an der Spitze — wesentlich weicher als Knorpel, also von anderer geweblicher Beschaffenheit ist. Die Spitze ist durch das Loch in der Atlaspfanne hindurchgesteckt und ruht in der Fovea des Condylus occipitalis, ohne mit letzterem verwachsen zu sein.

3. Hypapophyse. — Den Ausdruck Hypapophyse übernehme ich von Hoffmann, welcher denselben für Eidechsen gebraucht[6]), ohne meinerseits für die Richtigkeit oder Zweckmäßigkeit desselben eintreten zu wollen. Am ersten Wirbel der Schildkröten handelt es sich um ein Element, welches epiphysenartig der kaudal-ventralen Ecke des Ventralbogenstückes ansitzt. Dasselbe fand sich jedoch nicht bei allen von mir untersuchten Spezies. Da ich aber die meisten derselben im Zustande abgefleischter Skelette erhielt, so kann immerhin daran gedacht werden, daß es bei dem einen oder anderen verloren gegangen war. Ich fand es nicht bei *Platemys, Chelodina, Cycloderma, Chelone* (und *Chelonia*), dagegen war es vorhanden bei *Testudo, Emys* und *Macroclemmys.*

Von diesen Formen ist *Emys* die wichtigste, weil bei ihr die Hypapophyse nicht nur am ersten, sondern auch am zweiten und dritten Wirbel angetroffen wurde; am zweiten hatte sie die Gestalt einer querliegenden Hantel, am dritten trat sie in der Form zweier getrennter Kügelchen auf. Hieraus erwächst die Frage, ob die Hypapophyse eigentlich paarig oder unpaar sei.

Hoffmann erwähnt auffallenderweise die Hypapophyse bei Schildkröten gar nicht, obwohl bei der großen Zahl der Formen, welche durch die Hände dieses Beobachters gegangen sein muß, ihm dieselbe nicht unbekannt hätte bleiben sollen. Bei Eidechsen dagegen erwähnt er sie nicht nur, sondern widmet ihr auch eine längere Besprechung. Er nennt dabei von Autoren Leydig, Gegenbaur, Huxley und Owen. Dabei zeigt sich keine völlige Über-

---

[6]) Hoffmann, C. K., „Eidechsen und Wasserechsen" in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 6. Bd. III. Abteilung. Reptilien. II. Leipzig 1890. Siehe dort S. 407.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einstimmung weder in den Beobachtungen noch in den theoretischen Auffassungen. Drei Streitpunkte treten hervor: 1. ob die Hypapophysen der Halswirbel den Hämapophysen der Schwanzwirbel gleichwertig oder Fortsätze besonderer Art, 2. ob sie paarig oder unpaar, 3. ob sie vertebral oder intervertebral gestellt seien.

Mit der ersten dieser drei Fragen will ich mich hier nicht beschäftigen, da sie außerhalb meines Themas liegt. Die zweite Frage ist die gleiche, auf welche wir eben schon bei *Emys* gestoßen waren. Auch auf sie will ich nicht eingehen. Mit Rücksicht auf die dritte Frage ist es nach dem mir vorliegenden Material vollkommen klar, daß die Hypapophysen (gerade auch bei Eidechsen) vertebral und nicht intervertebral angeordnet sind; sie stehen am

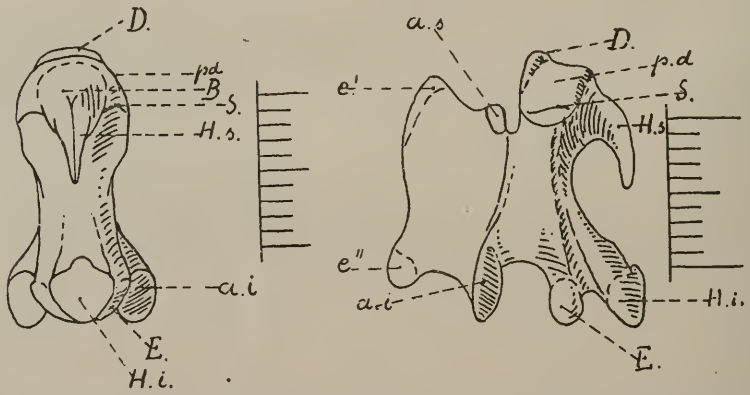

Fig. 4. Epistropheus von *Varanus varius*, links von der ventralen, rechts von der rechten Seite. a. i. Kaudale Gelenkfläche. a. s. Kraniale Gelenkfläche. B. Basalplatte der kranialen Hypapophyse. D. Zahn. E. Epiphyse an der kaudalen Endfläche des Körpers. e'. und e''. Epiphysen am Dornfortsatz. H. i. Kaudale Hypapophyse. H. s. Kraniale Hypapophyse. p. d. Prädentales Feld. S. Grenzfurche des Zahnstückes.

kaudalen Ende der ventralen Seite des Wirbelkörpers, aber doch an letzterem und nicht an der Zwischenwirbelscheibe.

Von allen Angaben über die Hypapophysen, welche Hoffmann zitiert, ist eine für unseren Zusammenhang besonders bedeutungsvoll, nämlich die, daß nach Leydig bei *Anguis fragilis* am Epistropheus zwei Hypapophysen hintereinander, also eine kraniale und eine kaudale, vorkommen (l. c. S. 467). In dem Zitat von Hoffmann tritt die morphologische Bedeutung dieser Tatsache nicht hervor. Ich glaube dieselbe angeben zu können nach Beobachtungen an Eidechsen, bei welchen sich diese doppelte Hypapophyse gleichfalls findet. Sehr schön ist das bei *Varanus* zu sehen (Fig. 4).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hier hat die kaudale Hypapophyse die Gestalt eines spitzen Hütchens, welches auf einem Höcker des Epistropheus aufsitzt, die kraniale die eines spitzen kaudalwärts umgebogenen Hakens, welcher an einer runden Platte sitzt. Haken und Platte zusammen ähneln in der Gestalt sehr einem Rochenhautzahn. Die runde Platte ist mit dem Zahnstück fest verbunden. Hieraus ist zu ersehen, daß die kraniale Hypapophyse die des ersten und die kaudale die des zweiten Wirbels ist.

Bei dem Vergleich von Schildkröten und Eidechsen wird klar, daß die Hypapophyse des ersten Wirbels bei den ersteren mit dem Ventralbogenstück, bei den letzteren mit dem Zahnstück in Verbindung getreten ist (Fig. 5). Auf Grund dieses Unterschiedes

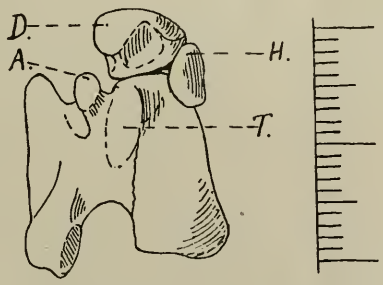

Fig. 5. Epistropheus von *Testudo pardalis* von der rechten Seite. A. Kranialer Gelenkfortsatz. D. Zahnstück. H. Hypapophyse. T. Seitenwulst.

erwächst die Frage, welches Verhalten das ursprüngliche sei. Da die Hypapophyse an den übrigen Halswirbeln am kaudalen Ende der ventralen Seite des Wirbelkörpers steht und das Zahnstück den kaudalen Abschnitt des Körpers des ersten Wirbels darstellt, so muß das Verhalten bei Eidechsen als ursprünglich und das bei Schildkröten als abgeändert gelten.

4. Dorsalbogenstück. — Das paarige Dorsalbogenstück bildet nicht nur den Dorsalbogen des Atlas, sondern auch die Seitenteile des letzteren. Der Seitenteil ist am lateralen Rande dick (hoch), am inneren (medialen) Rande dünn und mit einer Knorpellippe versehen, welche mit der Knorpellippe des Ventralbogenstückes eine Einheit bildet.

Die beiden Dorsalbogenstücke sind sowohl untereinander wie mit dem Ventralbogenstück durch Fugen verbunden. Hätte ich die untersuchten Tiere im frischen Zustande zur Verfügung gehabt, so hätte ich die Atlanten abgipsen und nach der Mazeration die Stücke in Form zusammensetzen lassen, um genau die Abstände der einzelnen Knochen, d. h. die Dicke der Fugen feststellen zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

können. In dieser Hinsicht findet sich in meiner Kenntnis eine bedauerliche Lücke. Es sei aber festgestellt, daß bei *Cycloderma* die beiden Bogenhälften in der dorsalen Medianebene durch eine zackige Naht fest verbunden sind, was beachtenswert ist, da bei Eidechsen und sogar bei einigen Vögeln, z. B. *Casuarius*, sich an dieser Stelle eine Spalte befindet.

An dem Dorsalbogenstück finden sich zwei morphologisch wichtige Bestandteile: der Seitenwulst und der Gelenkfortsatz.

a) Seitenwulst. — An den übrigen Halswirbeln der Schildkröten erscheint der Seitenwulst als ein ziemlich ausdrucksloser, rundlicher Höcker, der jedoch in kranio-kaudaler Richtung etwas gestreckt ist. Er steht bei *Platemys* und bei *Chelodina* in der Mitte der Seitenfläche[7]), bei allen anderen untersuchten Spezies am kranialen Ende der letzteren. Hoffmann bezeichnet ihn als „Rippe" (l. c. S. 30) und stützt diese Diagnose darauf, daß er selbständig verknöchere. Da ich keine jugendlichen Stadien zur Verfügung hatte, so kann ich diese Deutung nur durch eine Beobachtung unterstützen, welche ich an dem achten Halswirbel von *Testudo pardalis* gemacht habe. Hier fand sich nämlich an der dorsalen Seite des Wulstes zwar auch nicht eine vollständige, aber doch eine teilweise erhaltene Naht. Im übrigen verläuft bei allen Spezies, bei welchen die Bogenfuge erhalten ist, diese an der ventralen Seite des Querwulstes. Es gehört also der letztere, wenn er auch ursprünglich selbständig war (nach Hoffmann), doch in einem späteren Stadium dem Bogen an. Dies ist für die morphologische Beurteilung des Atlas sehr wichtig.

Hoffmann bestreitet das Vorkommen des Seitenwulstes am Atlas der Schildkröten (l. c. S. 30). Er hat also danach gesucht, ihn aber nicht gefunden. Das entspricht jedoch nicht den wirklichen Verhältnissen. Er fehlt zwar bei einigen Spezies, kommt aber bei anderen vor. Ich vermißte ihn bei *Emys, Cycloderma* und *Chelonia*, fand ihn aber bei *Testudo*, *Platemys* und *Chelodina*.

Hierdurch wird für den Atlas bewiesen, daß die Fuge zwischen dem Seitenteil und dem Ventralbogenstück der Bogenfuge der übrigen Halswirbel entspricht. Allerdings liegt sie weiter ventral als diese, aber es kommt auch bei anderen Wirbeltieren vor, daß an den verschiedenen Wirbeln der gleichen Säule die Bogenfugen verschieden liegen bzw. daß verschieden große Stücke der Wirbelkörper von den Bogen aus gebildet werden, z. B. beim Menschen (Fig. 6).

---

[7]) Hoffmann, „Schildkröten", erwähnt dies von *Chelodina* (l. c. S. 30).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b) Gelenkfortsatz. — Der Gelenkfortsatz ragt von der Stelle, an welcher der Seitenteil mit dem dorsalen Bogen zusammenstößt, kaudalwärts und trägt an seinem Ende oder etwas davor eine kleine runde oder elliptische Gelenkfläche (Fig. 7).

Hoffmann hat diesen Fortsatz gar nicht erwähnt, was auf seine Arbeitsweise kein günstiges Licht wirft, denn dieser Fortsatz

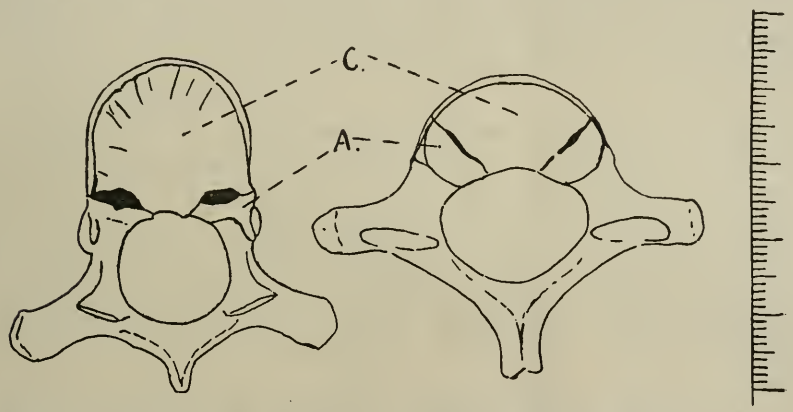

Fig. 6. Brustwirbel (links) und 7. Halswirbel (rechts) eines Kindes von der kranialen Seite. A. Bogen. C. Körper.

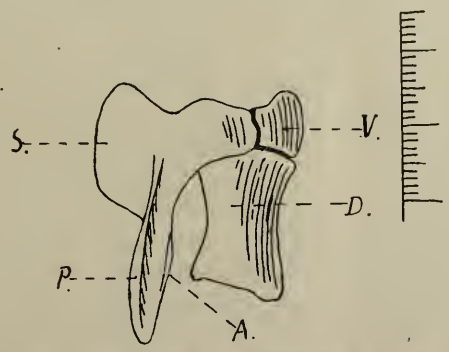

Fig. 7. 1. Wirbel von *Cycloderma frenatum* von rechts. A. Gelenkfläche. D. Zahnstück. P. Gelenkfortsatz. S. Bogen mit Dornfornsatz. V. Ventralbogenstück.

ist von großer Bedeutung sowohl in funktioneller wie in morphologischer Hinsicht. Funktionell kommt in Betracht, daß die Gelenkflächen der beiden Gelenkfortsätze nach dem Kreisbogentypus gestellt sind, wie es der Drehfähigkeit zwischen Atlas und Epistropheus entspricht, während die Gelenkflächen an allen übrigen Halswirbeln nach dem Radiustypus gestellt sind, mithin Drehung hindern.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Morphologisch aber ist der Gelenkfortsatz als der dem Zahnstück zugehörige Teil des Bogens des ersten Halswirbels anzusehen, welcher jedoch die Verbindung mit diesem aufgegeben hat. Diese Einsicht hat mir *Chelodina* verschafft, weil bei ihr diese Verbindung erhalten ist.

Die vorausgehende Analyse des ersten Halswirbels hat zur Kenntnis aller Einzelheiten geführt, auf Grund deren es nunmehr nicht schwer ist, die Epistropheogenese zu verstehen.

Bildung von Atlas und Epistropheus. — Um von dem primitiven indifferenten Zustande der beiden ersten Halswirbel zu dem hochdifferenzierten Zustande zu gelangen, wie wir ihn bei Säugetieren treffen, sind fünf Vorgänge nötig: die Zerlegung des Körpers des ersten Wirbels in zwei Stücke, die Lösung des Bogens des ersten Wirbels vom Zahnstück, die feste (knöcherne) Verbindung des Zahnstückes mit dem Körper des zweiten Wirbels, die knöcherne Verbindung der Atlasstücke untereinander, die Ausbildung des Zahnes.

Von diesen fünf Vorgängen sind zwei bei den Schildkröten eingetreten, drei aber nicht, und gerade diejenigen nicht, welche man für die Umformung am kranialen Ende der Wirbelsäule für die wesentlichen hält: feste Verbindung des Zahnstückes mit dem Körper des zweiten Wirbels und Ausbildung des Zahnes.

Es sind jetzt die einzelnen Vorgänge näher zu betrachten.

1. Zerlegung des Körpers des ersten Wirbels in zwei Stücke. — Man kann sich natürlich diese Zerlegung nicht so denken, daß der schon fertig gebildete Knochen plötzlich eines Tages in zwei Stücke zerfallen und dieser Zustand durch Vererbung konstant geworden sei, sondern man muß sie sich so vorstellen wie alle morphologischen Veränderungen, welche im Laufe der Stammesgeschichte sich durch funktionelle Einflüsse vollzogen haben, nämlich so, daß der verändernde Einfluß jahrelang auf alle Individuen einer Spezies eingewirkt hat, und daß von dem veränderten Zustande ein kleiner Betrag oder wenigstens die Neigung zur Bewahrung dieses Zustandes auf die Keimprodukte übergegangen ist. Die Neigung wird um so größer sein, je jünger die Individuen sind, indem bei diesen die Keimprodukte erst noch zu bilden sind und daher noch etwas Neues aufnehmen können. Indem bei den Nachkommen der gleiche verändernde Einfluß wirksam ist, wird sich die Neigung zur Festhaltung des Neuen summieren und allmählich der veränderte Zustand in ganzer Stärke erblich werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hierfür liegen nun die Verhältnisse in unserem Falle günstig, indem die ausgiebigen Bewegungen des Kopfes, welche ich für das veranlassende Moment für die Zerlegung des Körpers des ersten Wirbels angenommen habe, schon bei den jungen Tieren wirksam sind, bei welchen der erste Wirbel noch gänzlich oder doch größtenteils knorplig ist. Noch mehr wird dies dadurch begünstigt, daß der erste Wirbel lange in dem Knorpelstadium verharrt. In diesem Knorpel, der ja nachgiebig ist, kann durch die Wühlarbeit des Kopfes eine Auflockerung entstehen, welche sich allmählich bis zur Spaltbildung steigert.

Um eine schärfere Anschauung zu gewinnen, muß man versuchen festzustellen, an welche Stelle des ersten Wirbels die Spalte

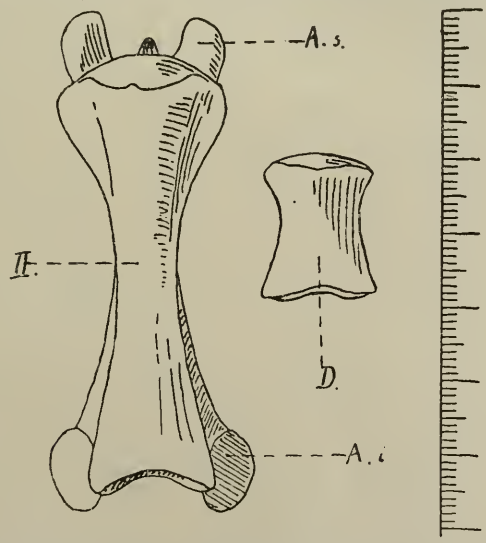

Fig. 8. 2. Halswirbel (links) und Zahnstück (rechts) von *Cycloderma frenatum* von der ventralen Seite. II. 2. Wirbel. A. i. Kaudale Gelenkfläche. A. s. Kranialer Gelenkfortsatz. D. Zahnstück.

fällt. Ich habe eine Zeitlang daran gedacht, daß vielleicht das Ventralbogenstück des Atlas einer Epiphyse des ersten Wirbels entspreche, womit der gesonderte Knochenkern erklärt wäre. Doch läßt sich dies nicht annehmen. Epiphysen kommen zwar an den Wirbelkörpern von Eidechsen vor, aber nur an den konvexen Enden; bei Schildkröten habe ich sie überhaupt nicht gefunden; auch wäre das abgetrennte Stück für eine Epiphyse zu groß. Bei *Cycloderma* erhält man einen anscheinend recht befriedigenden Aufschluß über die Lage der Spalte. Bei dieser Gattung sind die Halswirbel lang

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und infolgedessen die Einzelheiten stark auseinandergezogen. Legt man nun das Zahnstück mit dem Atlas neben den zweiten Wirbel, so scheint es einleuchtend, daß das ganze verdickte kraniale Endstück des ersten Wirbels dem Atlas zugefallen ist (Fig. 8).

Hiermit wird aber noch die Frage zur Erörterung gestellt, ob der ursprünglich einfache Knochenkern sich geteilt habe oder ein neuer Knochenkern aufgetreten sei. Ich glaube mich für das erste entscheiden zu müssen und möchte das in folgender Weise begründen: Wenn auch die Verknöcherung eines Wirbelkörpers von einer Stelle aus beginnt, so wird doch die Neigung zur Knochenbildung der Knorpelanlage in weiterem Umfange innewohnen, und sie wird sich daher, wenn ein Teil der Anlage durch eine Spalte abgetrennt wird, auch in dem abgetrennten Stück regen und zum Auftreten eines neuen Zentrums der Knochenbildung führen.

Für das Auftreten neuer Knochenkerne in einem Skelettstück haben wir auch sonst Belege. Das für unseren Zusammenhang beste Beispiel besteht in der Zerlegung der Wirbelkörper in zwei Hälften in der Schwanzwirbelsäule von Eidechsen, worauf ich schon oben hingewiesen habe. Ich möchte dies für *Tupinambis teguixin* besprechen.

Diese Eidechse besitzt 78 Wirbel, 25 präsakrale, 2 sakrale und 51 kaudale. Von den Schwanzwirbeln haben die letzten 39, also gerade die Hälfte aller Wirbel, geteilte Körper. Was die letzteren besonders interessant und für unseren Zusammenhang wichtig macht, ist der Umstand, daß genau von demjenigen Wirbel an, dessen Körper geteilt ist, der Querfortsatz das Gleiche zeigt; und zwar stehen die beiden Querfortsätze divergierend, der kraniale kranialwärts, der kaudale kaudalwärts gerichtet. Dies gestattet mit großer Bestimmtheit die Vermutung, daß hier die Muskeln eine kompliziertere Anordnung angenommen haben, denn die Querfortsätze sind doch Hebel für die Muskeln, und daß die dadurch veranlaßte Teilung der Querfortsätze die Teilung der Körper veranlaßt habe. Man kann also, wenn man diese geteilten Schwanzwirbel mit dem geteilten ersten Wirbel vergleicht, sagen, daß in beiden Fällen Muskeltätigkeit die Ursache der Spaltung ist, an den Schwanzwirbeln direkt und an dem ersten Wirbel indirekt durch Vermittlung des von den Muskeln bewegten Kopfes.

2. Lösung des Bogens des ersten Wirbels vom Zahnstück. — Die Lösung des Bogens vom Zahnstück ist dadurch begünstigt, daß der Bogen mit dem Wirbelkörper nicht knöchern, sondern durch Fuge („Bogenfuge") verbunden ist. Es muß deswegen zunächst etwas von den Fugen gesprochen werden. Ich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

will dabei zuerst die der Krokodile betrachten, da sie etwas von denen der Schildkröten abweichen und durch den Gegensatz die Eigentümlichkeit der letzteren schärfer hervortreten lassen.

Die Bogenfugen der Krokodile, welche sich an den präsakralen Wirbeln auch im ausgewachsenen Zustande finden, sind stark zackig, so daß sie in Seitenansicht wie Nähte erscheinen. Von ihrer hohen Vollkommenheit erhält man jedoch erst einen vollständigen Eindruck, wenn der Bogen vom Körper gelöst ist; die Zacken stellen sich dann als scharfe konvergierende Leisten dar, sowie auch bei den Schildkröten (Fig. 9). Die Verzahnung der beiden Knochen ist dadurch in solchem Maße gesichert, daß man glauben möchte, die Festigkeit sei ebenso groß wie bei knöcherner Verbindung, und die Fugen seien nur deswegen bestehen geblieben, weil der Organismus infolge der Vererbung so lange am alten festhält, bis er sich durch

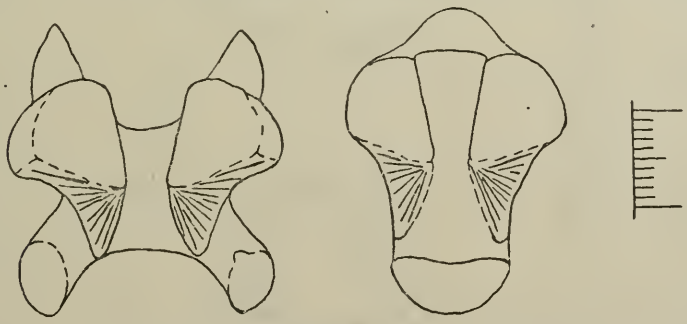

Fig. 9. 4. Halswirbel von *Chelone imbricata*, links Körper, rechts Bogen.

den Zwang neuer Verhältnisse zu einer Änderung genötigt sieht[8]). Es sind jedoch an den Schwanzwirbeln Bogen und Körper verwachsen, wahrscheinlich weil bei dem seitlichen Schlagen des Schwanzes doch noch eine gewaltsamere Muskeltätigkeit stattfindet und eine größere Sicherheit erforderlich ist[9]).

Die Bogenfugen an den präsakralen Wirbeln des *Alligator mississippiensis* reichen an den Körpern von dem kranialen bis an das kaudale Ende; sie nehmen von beiden Endflächen gleich große Stücke ab, die übrigens nur klein sind.

Die Bogenfugen an den Halswirbeln der Schildkröten sind in gleicher Weise zackig wie die der Krokodile, sonst aber weichen sie in drei Punkten ab:

[8]) Vgl. „Alligatorwirbelsäule", S. 116.

[9]) Bei Nestlingen des Sperlings *(Passer domesticus)*, dessen Gefieder erst wenig hervorgesproßt war, die also noch nicht ausgewachsen waren, fand ich an den Halswirbeln die Bogen alle fest mit den Körpern verwachsen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. Sie reichen nicht bis an das kaudale Ende des Wirbelkörpers, sondern treten schon vor diesem an der dorsalen Fläche aus;

2. sie nehmen am kranialen Ende ein größeres Stück des Wirbelkörpers ab, und zwar sind sie hier nicht durch eine Querlinie abgegrenzt, sondern springen mit einem mittleren schmalen Stück weiter ventralwärts vor (Fig. 10);

3. sie sind nicht immer vollständig erhalten, sondern in manchen Fällen ganz oder teilweise geschwunden, und zwar liegt der Anfang der Verwachsung an der kranialen Endfläche an dem eben erwähnten medianen Stück.

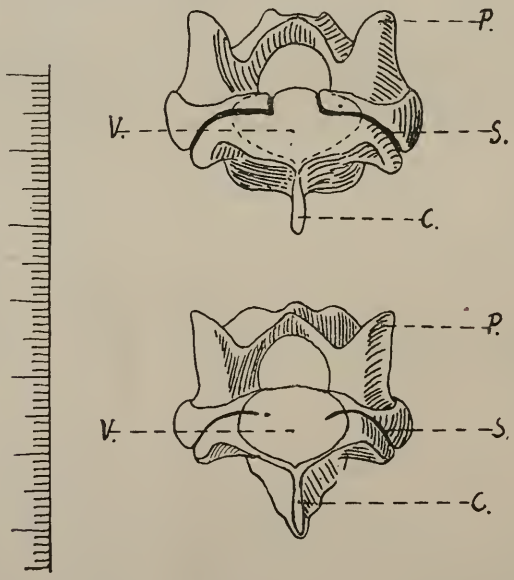

Fig. 10. 5. und 6. Halswirbel von *Chelone imbricata* von der kranialen Seite. C. Ventrale Leiste. P. Kranialer Gelenkfortsatz. S. Bogenfuge. V. Wirbelkörper.

Man kann also, wenn man von dem Zustand der Krokodile als dem primären ausgeht, sagen, daß der Schildkrötenhals sich von diesem entfernt hat, indem ein Stück der Verbindung des Bogens mit dem Körper, und zwar ein kaudales Stück, aufgegeben worden ist. Diese Halswirbel haben damit einen Schritt auf dem Wege gemacht, welchen der erste Wirbel zu Ende gegangen ist, indem bei ihm der Bogen sich gänzlich vom Zahnstück gelöst hat.

Die Spalte, welche den Bogen vom Zahnstück trennt, unterscheidet sich von der Spalte, welche innerhalb des Körpers des ersten Wirbels aufgetreten ist, dadurch, daß sie nicht wie diese quer-, sondern längsgerichtet ist, und die einwirkende Gewalt muß

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

also in Längsrichtung gewirkt haben. Das gleiche kann man auch von dem Einfluß sagen, welcher an den übrigen Halswirbeln die Bogen veranlaßt hat, die Verbindung mit den Körpern teilweise aufzugeben. Es wird sich dabei um den Zug der Muskeln handeln, welcher an diesen so sehr biegsamen Hälsen zur Wirkung gelangt ist, bei dem ersten Wirbel wohl auch um Zug und Druck von seiten des Kopfes bei der ausgiebigen ventralen und dorsalen Biegung des letzteren.

Man könnte vielleicht einen Widerspruch darin sehen, daß ich als Wirkung des verstärkten Muskelzuges an den Schwanzwirbeln des Alligators eine Verbindung der Bogen mit dem Körper und an den Halswirbeln der Schildkröten eine Trennung der ersteren von den letzteren annehme; doch liegen die mechanischen Verhältnisse in beiden Fällen verschieden. An den Halswirbeln der Schildkröten muß bei der sagittalen Biegung das Bestreben einer Flächenvergleitung, einer Abscherung der Bogen gegen die Körper stattfinden, was bei dem seitlich bewegten Schwanz des Alligators nicht der Fall ist. Man kann auch zugunsten dieser Anschauung anführen, daß bei der *Chelodina longicollis*, also derjenigen Gattung, welche in so hervorragendem Maße Seitwärtsbeuger ist, die Trennung von Bogen und Körper nicht stattgefunden hat, sondern auch am ersten Wirbel der Bogen in ganzer Ausdehnung mit dem Körper verbunden geblieben ist.

Es wäre noch die Frage zu entscheiden oder wenigstens zu stellen, welche von beiden Spalten, die quer- oder die längsgerichtete, phylogenetisch zuerst aufgetreten sei. Nach den räumlichen Verhältnissen ist es wahrscheinlich, daß beide zu gleicher Zeit pari passu ausgebildet worden sind.

3. Die Verbindung des Zahnstückes mit dem Körper des zweiten Wirbels. — Bei den Schildkröten ist das Zahnstück mit dem Körper des zweiten Wirbels nicht verwachsen, vielmehr durch eine Fuge von demselben getrennt. Um die Verhältnisse morphologisch richtig aufzufassen, muß man sich vergegenwärtigen, daß die Körper der Wirbel untereinander von Hause aus, d. h. ontogenetisch und auch phylogenetisch knorplig verbunden sind. Es brauchte also zwischen dem Zahnstück und dem Körper des zweiten Wirbels eine Verbindung nicht erst hergestellt zu werden, sondern sie bestand bereits; sie mußte nur verknöchern. Dies ist bei Schildkröten nicht nur nicht geschehen, sondern bis zu einem gewissen Grade sogar der entgegengesetzte Weg beschritten worden. Soweit ich bei *Testudo elephantopus* durch Präparation (ohne mikroskopische Untersuchung) erkennen konnte, ist eine Fuge vorhanden, die der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hauptsache nach aus Knorpel besteht, in den mittleren Teilen wohl auch aus Faserknorpel, und die eine kleine Spalte im ventralen abschüssigen Teile umschließt. Demgemäß ist das Zahnstück auf dem Körper des zweiten Wirbels etwas, aber doch nicht erheblich verschiebbar, lange nicht so sehr wie die übrigen Wirbelkörper gegeneinander.

4. Verbindung der Atlasstücke. — Die drei Stücke des Atlas treten bei den Schildkröten nicht in feste Verbindung, sondern bleiben durch Fugen verbunden. Dies ist morphologisch nicht so wichtig, aber doch von einiger Bedeutung. Es besagt, daß der Schädel nicht in einer starren, sondern in einer federnden Pfanne artikuliert. Es ist dabei auch zu beachten, daß der Grund der Pfanne knorplig ist. Die Wühlarbeit des Kopfes läßt also den Atlas nicht zur Ruhe kommen, sondern erhält ihn auf einem infantilen Zustande; dieser ist durch Vererbung beständig geworden. Daraus ist vielleicht zu erklären, daß bei den Säugetieren die Verknöcherung des ventralen Bogens verspätet eintritt.

5. Zahnbildung. — Dies ist wieder ein Punkt von hervorragender morphologischer Bedeutung. Bei Eidechsen findet sich ein Zahn in Gestalt einer unmittelbar vor dem Wirbelloch stehenden Querleiste. Dadurch zerfällt die kraniale Fläche des Zahnstückes in zwei Abschnitte, den Zahn und das „prädentale Feld". Durch den Vergleich mit diesem Zustande wird derjenige der Krokodile und der Schildkröten klar. Bei den ersteren kann man allenfalls von dem Anfange einer Zahnbildung sprechen, bei den Schildkröten fehlt diese am Knochen und ist nur durch den früher (S. 313) erwähnten knorplig-faserknorpligen Zapfen angedeutet.

Hierdurch bekommt zum erstenmal die Frage nach dem Modus der Zahnbildung ein scharfes Gepräge. A priori gibt es zwei Möglichkeiten: Auswachsen und Ausschleifung. Man kann wohl von beidem sprechen. Man muß dabei im Auge behalten, daß stets die Spitze des Zahnes in nächster Nähe des vorderen Randes des Hinterhauptsloches bleibt. Bei Säugetieren, wo durch Auseinanderrücken der beiden Hälften des Condylus occipitalis und Verlust eines Mittelstückes zwei Condylen entstanden sind und durch diese der Atlas kaudalwärts verschoben ist, hat sich der Abstand des vorderen Randes des Hinterhauptsloches vom Zahn vergrößert und der letztere ist in den freigewordenen Raum hineingewachsen. Mit diesem Auswachsen mag es auch wohl zusammenhängen, daß der Zahn der Säugetiere auch noch bei der postembryonalen Entwicklung so lange eine knorplige Spitze behält. Bei den Eidechsen und Vögeln liegt die Vorstellung einer Ausschleifung näher. Ja, diese

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vermutung wird zur Gewißheit, wenn man den Epistropheus der Vögel mit dem der Eidechsen vergleicht. Während bei *Varanus* der Zahn nur eine niedrige Leiste auf dem Zahnstück ist, fand ich bei Sperlingsnestlingen folgendes: bei einem Tier war der Zahn bei der Mazeration abgefallen, bei einem zweiten war er seitlich (rechts und links) bereits angewachsen, dorsal und ventral dagegen noch durch Fuge vom zweiten Wirbel getrennt; in beiden Fällen lag die Basis des Zahnes in Höhe der kranialen Fläche des zweiten Halswirbels. Der Vogelzustand ist also aus dem Eidechsenzustand dadurch zu erklären, daß das ganze Zahnstück so weit weggeschliffen ist, daß von ihm nur der Zahn übrigblieb. Demgemäß ist der Eidechsenzustand aus dem Beginn der Abschleifung zu erklären („Abschleifen" ist hier nur bildlich zu verstehen).

Durch die voraufgehenden Betrachtungen sind nicht nur die Verhältnisse der Schildkröten klarer geworden, sondern es ist auch Licht auf die Wege gefallen, welche zu den Zuständen der Eidechsen, Vögel und Säugetiere führen. Ich möchte noch einen Blick auf diese werfen, weil durch den Vergleich der verschiedenen Formen jede derselben und damit auch die der Schildkröten schärfer gekennzeichnet wird.

Vergleich.

Eidechsen und Vögel. — Der Epistropheus der Eidechsen ist von dem der Krokodile und Schildkröten, bei welchen man von einem solchen im Grunde noch gar nicht sprechen kann, wesentlich verschieden, ähnelt dagegen dem der Vögel. Die beiden untereinander verbundenen Stücke, das Zahnstück und der Körper des zweiten Wirbels, sind zu einer einheitlichen Form zusammengearbeitet, in welcher die beiden Komponenten nicht mehr in Sondergestalten hervortreten. Bei den Vögeln ist jede Spur einer Trennung verschwunden. Auch bei den Eidechsen ist die Verbindung so fest, daß bei der Mazeration keine Sonderung mehr eintritt. Jedoch ist die Grenze noch erkennbar, z. B. bei Varanus an der dorsalen Seite in Gestalt einer dünnen Fuge, seitlich und ventral in der einer feinen Furche.

Dieser Übereinstimmung stehen andrerseits Verschiedenheiten gegenüber: der Zahn ist bei Eidechsen eine niedrige ausdruckslose Querleiste; vor dieser findet sich eine Furche und vor dieser ein Wulst. Bei den Vögeln ist der Zahn länger, zylindrisch und von zierlicher Bildung, übrigens bei den verschiedenen Gattungen von verschiedener Gestalt; z. B. bei der Krähe ein schlanker Kegel, bei anderen Vögeln, z. B. der Gans, mit einem Endknopf versehen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dessen Gestalt man am besten durch die Bezeichnung „Glans dentis“ anschaulich macht (Fig. 11). Indem unterhalb des Knopfes der Hals des Zahnes eingeschnürt ist, ist schon für eine sichere Führung Sorge getragen. Vor dem Zahn findet sich eine gebogene Rinne und vor dieser ein halbkreisförmiger Wulst. Nicht genug damit, so tritt bei der Krähe noch an der Kante des prädentalen Feldes eine schmale Leiste ventralwärts vor, welche in einer gebogenen Rinne an der Rückseite eines vor dem Epistropheus abwärts ragenden Fortsatzes des Atlas schleift. Soviel Sorgfalt wendet der Organismus auf, um einen wirklich zuverlässigen Drehmechanismus herzustellen. Das ist denn doch eine ganz andere Spezialisierung als diejenige, welche wir bei den Säugetieren treffen!

Der Unterschied zwischen Eidechsen und Vögeln ist aber damit nicht erschöpft. Betrachtet man den Epistropheus einer Eidechse,

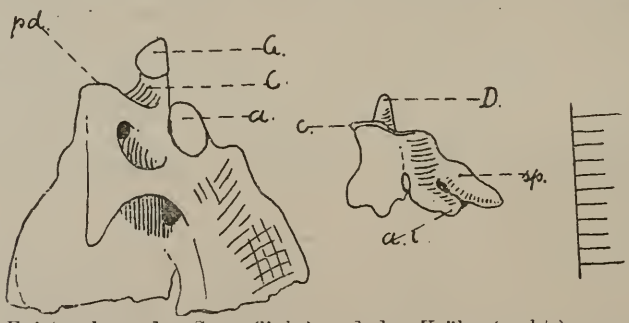

Fig. 11. Epistropheus der Gans (links) und der Krähe (rechts) von der linken Seite. a. Kranialer Gelenkfortsatz. a. i. Kaudaler Gelenkfortsatz. C. Zahnhals. c. Vorspringende Kante am prädentalen Feld der Krähe. D. Zahn. G. Glans dentis. pd. Prädentales Feld. sp. Dornfortsatz.

z. B. den von *Varanus*, von vorn her (von der ventralen Seite), so stellt sich die Kante des prädentalen Feldes nicht wie bei Vögeln als eine gerade Linie, sondern als eine in frontaler Richtung, von rechts nach links herüber, halbkreisförmig gebogene Linie dar. Dies wird verständlich, wenn man die Bewegungsmöglichkeiten am frischen Materiale prüft: bei Vögeln nur Drehung, bei Eidechsen seitliche Flexion. Der Grund kann in der verschiedenen Haltung der Wirbelsäule gefunden werden: der Vogel, welcher den oberen Teil seines Halses senkrecht und die Kopfachse rechtwinklig zur Wirbelsäulenachse hält, muß, wenn er den Kopf seitwärts wendet, was er ja beständig und in ausgiebigster Weise tut, drehen, die Eidechse, welche die Wirbelsäule horizontal und die Kopfachse in der Verlängerung der Wirbelsäulenachse hält, muß, wenn sie das gleiche tun will wie der Vogel, seitwärts flektieren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Säugetiere. — Beim Säugetier ist mit dem Erwerb des paarigen Condylus occipitalis die Drehfähigkeit zwischen Schädel und Atlas verloren gegangen und der Kopf zieht nunmehr Nutzen von der Drehfähigkeit innerhalb des ersten Wirbels, welche er diesem in Zeiten seiner eigenen Universalität aufgezwungen hat. Diese Bewegungsmöglichkeit wird weiter ausgestaltet, und es gehen in Verbindung damit die Gelenkfortsätze, welche einer ausgiebigen Drehung hinderlich sein würden, verloren. Übrigens ist diese Gelenkverbindung schon bei manchen Vögeln aufgegeben, z. B. *Corvus* und *Plotus*. Selbst bei Eidechsen scheint es mit diesem Gelenk zu hapern. Es hat sich wenigstens herausgestellt, als ich ein vergrößertes Modell des Atlas und Epistropheus von *Varanus* herstellen ließ, daß bei der seitlichen Flexion immer auf der einen Seite die Gelenkflächen von Atlas und Epistropheus so weit auseinanderklafften, daß von einer Führung durch dieses Gelenk nicht die Rede sein konnte.

Die Atlasepistropheusverbindung der Säugetiere ist indessen kein reines Drehgelenk, sondern, wie ich schon bei verschiedenen

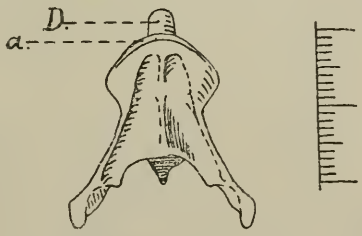

Fig. 12. Epistropheus von *Echidna* von der ventralen Seite. a. Gelenkfläche, an der Vorderseite des Zahnes vorbeiziehend. d. Zahn.

Gelegenheiten betont habe, ist in diesem auch sagittale Flexion und seitliche Flexion möglich. Es bestehen aber in dieser Hinsicht Unterschiede der Familien und sogar der Gattungen; bei manchen ist die seitliche Flexion möglich, bei anderen fehlt sie; bei manchen ist die sagittale Flexion beträchtlich (bis zu 50°), bei anderen ist sie beschränkt. Diese Unterschiede machen es schwer, zu entscheiden, was von reptilienähnlichen Vorfahren ererbt und was erworben wurde.

Monotremen. — Bei *Ornithorhynchus* und bei *Echidna* (Fig. 12) ist der Zahn lang und zylindrisch; darin unterscheiden sie sich von Eidechsen. Bei beiden sind die seitlichen Gelenkflächen zusammen mit einem vor dem Zahn vorbeigehenden Streifen in frontaler Richtung, von rechts nach links hinüber, halbkreisförmig gebogen; darin ähneln sie den Eidechsen; bei *Ornithorhynchus*, aber nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei *Echidna*, zeigt dieser Streifen in Medianebene ein ventralwärts abgehendes Feld, an Krokodile und Schildkröten erinnernd. Außerdem konnte ich bei *Echidna* Drehung im Hinterhauptsatlasgelenk wahrnehmen. Da ich aber nur ein getrocknetes und wieder aufgeweichtes Rohskelett zur Verfügung hatte, so wäre Bestätigung an frischem Material erwünscht.

Gelenkfortsätze zwischen Atlas und Epistropheus. — Ich möchte noch eine Bemerkung über die Gelenkfortsätze des Atlas und des Epistropheus machen und diese grade an die Säugetiere anschließen, bei welchen solche Fortsätze fehlen.

Was ist aus diesen Fortsätzen geworden? Warum sind sie geschwunden, während sie doch so wundervoll zu einem Drehmechanismus zu passen scheinen.

Diese interessanten Fortsätze sind in der Literatur ungebührlich vernachlässigt, von Hoffmann wie gesagt in seiner Bearbeitung der Anatomie der Schildkröten überhaupt nicht erwähnt worden.

Diese Vernachlässigung ist die Folge davon, daß man sich von der Bedeutung der Gelenkfortsätze an der Wirbelsäule nur verschwommene Vorstellungen zu machen pflegt. Es ist immer davon auszugehen, daß es zwei Typen in der Stellung der Gelenkfortsätze gibt, den Radiustypus und den Kreisbogentypus, von denen der erstere Drehung hindert, der letztere sie gestattet. An der Verbindung von Atlas und Epistropheus der Schildkröten kommt Kreisbogentypus vor, an allen übrigen Halswirbeln Radiustypus. Dasselbe ist der Fall bei sämtlichen anderen Reptilien. Es scheint nun auf der Hand zu liegen, daß durch die Anwesenheit dieser Gelenkfortsätze an der Verbindung von Atlas und Epistropheus der Drehmechanismus an Vollkommenheit, die Führung an Sicherheit gewinnen müsse, und man sollte meinen, daß mit der höheren Spezialisierung dieses Gelenkes zu einem Drehgelenk die Gelenkfortsätze nicht nur erhalten, sondern noch vollkommener ausgestaltet werden würden. Das ist aber nicht der Fall. Zwar besitzen alle Reptilien solche Fortsätze, von den Vögeln aber nur ein Teil; bei Säugetieren sind sie ganz verschwunden. Und doch ist grade bei den Vögeln das Atlasepistropheusgelenk ein reiner Drehmechanismus, bei Eidechsen ist es das nicht, sondern flexorische Bewegung wiegt vor. Hier hat also eine Gruppe der Wirbeltiere, für die, wie man meinen sollte, die Gelenkfortsätze nützlich wären, dieselben nicht, und eine andere Gruppe, für die die Gelenkfortsätze in gewissem Sinne überflüssig, ja sogar hinderlich erscheinen, besitzt sie. Da steckt noch manche Unklarheit. Einiges ließe sich auch an Hand

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Modelle, welche ich habe herstellen lassen, sagen. Doch will ich nicht weiter darauf eingehen. Nur eines möchte ich auf Grund meiner bisherigen Überlegungen und Beobachtungen aussprechen, daß die Gelenkfortsätze nicht aufgegeben wurden, weil sie überflüssig, sondern weil sie störend geworden waren. Nützlich mögen sie ganz besonders für die niederen Reptilien (Schildkröten und Alligatoren) gewesen sein, weil bei diesen der Atlasepistropheusapparat wegen der noch fehlenden Differenzierung des Zahnes und wegen der noch fehlenden festen Verbindung des Zahnstückes mit dem zweiten Wirbel einer Ergänzung bedurfte [10]).

Zusatz. — Epistropheus von *Dysalotosaurus lettow-vorbecki.* — Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Pompetzkj wurde mir die Möglichkeit geboten, den Epistropheus eines ost-

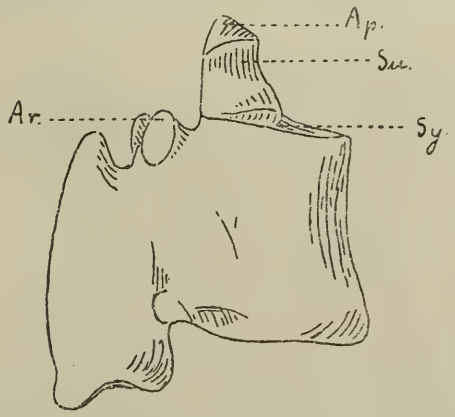

Fig. 13. *Dysalotosaurus lettow-vorbecki* von der rechten Seite. Ap. Gelenkfläche des Zahnes. Ar. Kraniale Gelenkfläche. Su. Furche an der ventralen Seite des Zahnes. Sy. Fuge zwischen Zahn und Körper.

afrikanischen ornithopoden Dinosauriers *Dysalotosaurus* aus dem oberen Jura (Kimmeridge) von Tendaguru zu untersuchen, was für unseren Zusammenhang außerordentlich wertvoll ist, denn dieser Epistropheus zeigt, wenn ich es richtig deute, Merkmale vom Vogel, von der Eidechse und von der Schildkröte, also ein merkwürdiges Gemisch. Das mir zur Verfügung gestellte Stück umfaßt den Epi-

[10]) Bei *Echidna* fehlen die Gelenkfortsätze an sämtlichen Halswirbeln. Aus dem Ausfall derselben möchte man auf eine bei *Echidna* vorhandene Drehmöglichkeit schließen, welche bei den übrigen Säugetieren durch die Gelenkfortsätze vom Radiustypus verhindert wird. Indessen spricht die Gestalt der Endflächen der Wirbelkörper nicht für Drehfähigkeit. Untersuchung am frischen Objekt wäre erwünscht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stropheus und den dritten Halswirbel. Der erstere ist auf dem letzteren etwas nach links, also seitlich flektiert.

Der Körper des c 3 hat eine Länge von 35 mm, der des c 2 (ohne Zahn) eine solche von 28 mm. Sie verhalten sich also zueinander wie 4 : 5. Der Körper von c 3 hat eine ventrale Krista, c 2 entbehrt derselben.

Der Körper von c 2 endigt an der kranialen Seite, wenn man vom Zahne absieht, mit einer ebenen zur Längsachse der Wirbelsäule rechtwinklig stehenden Fläche (Fig. 13). Dieselbe ist am Präparat etwas höckerig und an der rechten Kante abgeschrägt, was auf Beschädigung beim Herausarbeiten zurückgeführt werden kann. Diese Fläche ist 22 mm breit (von rechts nach links) und 19 mm dick (von der dorsalen nach der ventralen Seite). Von dem letzteren Maße werden jedoch 9,5 mm, also genau die Hälfte,

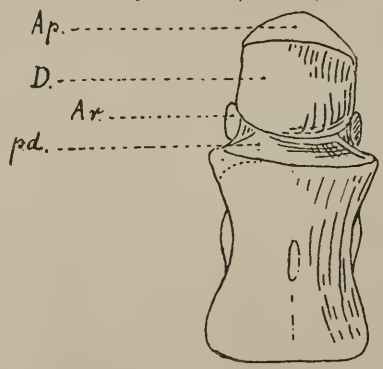

Fig. 14. Derselbe Epistropheus von der ventralen Seite. Ap. Gelenkfläche des Zahnes. Ar. Kraniale Gelenkfläche. D. Zahn. pd. Prädentales Feld.

durch den Zahn in Anspruch genommen, welcher dieser Fläche, unmittelbar vor dem Wirbelkanal, aufsitzt.

Der Zahn hat die Gestalt einer querstehenden Leiste, welche an der dorsalen Seite, mit welcher sie an den Wirbelkanal angrenzt, fast plan, ganz schwach ausgehöhlt, und an der ventralen Seite konvex ist (Fig. 14).

Der Zahn ist 16 mm breit (in querer Richtung); an der Basis, wie schon gesagt, 9,5 mm und am oberen Ende 6 mm dick. Er sitzt der vorher erwähnten, querstehenden Fläche des Körpers des Epistropheus auf und ist nicht etwa in eine Vertiefung des Epistropheus eingelassen.

Der Zahn ist mit dem Körper des Epistropheus durch Fuge verbunden. Eine dieser Fuge entsprechende Rinne ist an dem Präparat sichtbar, doch würde man über die Art der Verbindung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

an dem Petrefakt nicht zu einer sicheren Entscheidung kommen können, wenn nicht der Wirbel von einer kleinen Entstellung, in unserem Falle können wir sagen: glücklicherweise, betroffen wäre. Der Zahn ist nämlich um seine eigene Längsachse um 12° gedreht. Daraus ist zu entnehmen, daß im Anschluß an das Absterben des Tieres durch die Leichenmazeration eine Auflösung der Fuge stattgefunden hatte und diese Drehung eingetreten war, daß also dieser Zahn nicht in fester (knöcherner) Verbindung mit dem Körper stand.

Die kranialwärts gerichtete Kante des Zahnes ist von rechts nach links herüber gebogen, jedoch ist diese Biegung nicht gleichmäßig, also nicht ein Abschnitt eines Kreisbogens, sondern seitlich flacher und in der Mitte am stärksten gekrümmt. Diese Kante ist von einer Gelenkfläche eingenommen, welche in ventraler Richtung unter 45° abfällt, und deren Medianschnitt eine grade Linie dar-

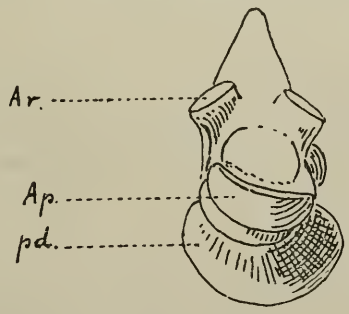

Fig. 15. Derselbe Epistropheus von der kranialen Seite. Ap. Gelenkfläche des Zahnes. Ar. Kranialer Gelenkfortsatz. pd. Prädentales Feld.

stellt. Diese Fläche ist sichelförmig und nur schmal, 4,5 mm hoch und 18,5 mm breit (Fig. 15).

Die ventrale Fläche des Zahnes ist durch eine seichte quer herüber laufende Rinne eingenommen, von welcher ich nicht ganz sicher bin, ob sie präexistent oder durch Beschädigung beim Herausarbeiten entstanden ist. Betrachtet man diese Fläche mit der Lupe, so glaubt man eine intakte Knochenrinde vor sich zu haben, doch findet sich an der rechten Seite über der Basis eine kleine Stelle von glatter Beschaffenheit, welche genau so aussieht wie das sichelförmige Feld an der oberen Kante und auf die Möglichkeit führt, daß hier ein Knorpelüberzug vorhanden war. Dann müßte aber auch die ganze ventrale Fläche von derselben Beschaffenheit gewesen sein. Es wäre wertvoll, über diesen Punkt etwas Bestimmtes zu wissen, aber doch nicht so wichtig wie die übrigen Merkmale, die im Vorausgehenden besprochen sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Noch wäre zu reden über die kranialen Gelenkflächen dieses Wirbels. Dieselben sind groß; ein Maß ist aber nicht anzugeben wegen nicht hinreichend guter Erhaltung. Die Flächen sind nach dem Kreisbogentypus gestellt und bilden miteinander einen Winkel von 105°.

Dieses sind die Merkmale, welche mir an dem wertvollen Stücke aufgefallen sind, und nun komme ich auf den Vergleich mit rezenten Reptilien und Vögeln.

An die letzteren werden wir dadurch erinnert, daß der Zahn keinen Sockel besitzt. Es ist also das ganze Zahnstück in Zahn umgewandelt bzw. bis auf die Basis heruntergeschliffen. Eine zweite Vogelähnlichkeit besteht darin, daß das prädentale Feld zur Längsachse des Wirbels quer steht. Eine dritte Ähnlichkeit würden wir haben, wenn man die Rinne an der ventralen Seite des Zahnes für präexistent annehmen dürfte. Wir hätten dann auch hier eine glansartige Bildung vor uns, wenn auch stark in die Breite gezogen.

In dieser Verbreiterung, in der leistenartigen Form des Zahnes liegt die Eidechsenähnlichkeit. Auch in der Größe der Gelenkflächen spricht sich mehr ein reptilischer Charakter aus.

An niedere Reptilien endlich, Krokodile und Schildkröten erinnert die Fuge zwischen Zahn und Körper, die nichtknöcherne Verbindung beider.

Wenn nun auch durch diese Vergleiche in gewissem Sinne eine Erklärung gegeben wird, so behält doch die ganze Form etwas Widerspruchvolles, indem hier Züge einer hochdifferenzierten Bildung mit einem Zuge primitivsten Verhaltens kombiniert sind.

Über die Einflüsse auf das Laichgeschäft der Fische.

Von Dr. G. Germershausen.

In vielen Lebensäußerungen der Tiere macht sich der Ausfluß des Instinktes geltend, die Art zu schützen und das Entstehen und Aufkommen der Nachkommenschaft sowie ihrer Entwicklung auch nach der Trennung vom mütterlichen Körper zu sichern. Diese instinktiven Tätigkeiten sind neben denen, die auf eine leichtere Ernährung und Verteidigung abzielen, die ausgeprägtesten, die wir kennen. Ihnen wird in manchen Fällen sogar das Leben der elterlichen Individuen zum Opfer gebracht. Bei den Fischen treten diese Erscheinungen in der Form ihres Laichgeschäftes und bei einzelnen Arten in der Sorge für die Brut auffällig hervor. Hierzu kommt die physiologische Wandlung im Körper, die sich in der Veränderung einiger Organe kennzeichnet und damit auch auf die

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: 1919

Autor(en)/Author(s): Virchow Hans

Artikel/Article: Atlas und Epistropheus bei den Schildkröten. 303-332