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

Die Phylogenie der Beutelknochen.

Eine entwicklungsgeschichtlich-vergleichend anatomische Studie.

Von

R. Wiedersheim

in Freiburg i. B.

Mit Tafel VI und VII.

Seit mehreren Jahren mit Untersuchungen über die Entwicklung und vergleichende Anatomie des Schulter- und Beckengürtels beschäftigt[1], habe ich unter Anderem auch der Erforschung der Beutelknochen (Ossa marsupialia) meine Aufmerksamkeit zugewendet. Dies erschien mir um so nothwendiger, als über die morphologische Bedeutung dieser Skeletttheile die Meinungen noch sehr weit aus einander gehen und weder hinsichtlich ihrer Stammesgeschichte noch ihrer Ontogenese eine allerseits befriedigende Einigung erzielt ist.

Wenn ich glaube, eine solche durch die vorliegende Studie anbahnen, oder gar erreichen zu können, so beruht diese meine Annahme auf der Thatsache, dass sich meine Erfahrungen über die Bildungsgeschichte und Anatomie des Beckengürtels nachgerade auf sämmtliche Hauptgruppen der Wirbelthiere erstrecken. Auf Grund dessen werde ich meine Betrachtungen bei den Fischen beginnen und bis zu den Säugethieren durchführen.

Fische.

Schon im Jahre 1889 habe ich nachgewiesen, dass der Schulter- wie der Beckengürtel der freien Extremität gegenüber als ein sekundäres Gebilde zu betrachten sei, welches genetisch auf das Basalstück derselben, das Metapterygium Gegenbaur's, zurückgeführt werden müsse.

[1] Vgl. mein Buch: Das Gliedmaßenskelett der Wirbelthiere, mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892. Verl. von Gustav Fischer.

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

In früher Embryonalzeit schon wachsen nämlich diese Skelettelemente, welche selbst wieder aus einem Multiplum von Einzelradien hervorgegangen zu denken sind, bei Haifischen[1] in die ventrale Körperwand ein, schieben sich mit ihren proximalen Enden einander entgegen, schnüren sich unter Bildung eines Schulter- und Hüftgelenkes von ihrem peripheren Abschnitt, welcher dadurch zum Humerus, bzw. Femur wird, los, und verwachsen in der ventralen Mittellinie mit einander zu einer einheitlichen Spange. Letztere stellt den Schultergürtel, resp. den ventralen Abschnitt des Beckens, das Ischio-Pubis, vor. Die Beckenplatte springt schon bei Selachiern in gewissen Fällen an ihrem Vorderrand medianwärts in einen gegen den Kopf zu gerichteten kurzen Fortsatz aus, welcher seinem Ursprung nach paariger Natur ist, und so zu sagen als eine Vereinigung der proximalen Apophysenenden der beiderseitigen Beckenhälften zu betrachten ist. Dieser Fortsatz gelangt schon in der Reihe der Ganoiden, nämlich bei Polypterus, zu viel kräftigerer Entwicklung, unterliegt übrigens, da es, wie ich schon früher[2] gezeigt habe, hier noch nicht in allen Fällen zu einer vollständigen Differenzirung des Beckens kommt, zahlreichen Form- und Größenschwankungen. So kann er z. B. auf der einen Seite mit der proximalen Knorpelapophyse des Basale der Bauchflosse noch zu einer Masse verbunden bleiben, während auf der anderen ein im Knorpel platzgreifender Einschmelzungsprocess bereits zu seiner Differenzirung geführt hat. Wieder in anderen Fällen sind beide Becken- bezw. Fortsatzhälften wohl ausgebildet, ohne dass es jedoch zu einer Verschmelzung derselben in der Mittellinie kommt. Eine solche erscheint aber bei älteren Thieren in der Regel fast oder ganz durchgeführt, und dieses Verhalten habe ich auf Fig. 1, welche sich auf ein 68 cm langes Exemplar von Polypterus bezieht, dargestellt. Man sieht hier, wie das Becken durch eine kleine hyalin knorpelige Platte von etwa rautenförmiger Gestalt dargestellt wird. Dieselbe zeigt kaum noch eine Spur ihrer paarigen Anlage (bei †), ist mit den Knorpelapophysen (*Ap*) des gewaltigen Basale (*Bas*) durch Syndesmose aufs engste verbunden, und verjüngt sich kopfwärts zu einem schnabelartigen Fortsatz (*Ep*). Das Becken bleibt hier noch gänzlich frei von Muskulatur.

Um eine ganz ähnliche Abgliederung eines Beckenrudimentes vom Basale der Bauchflosse handelt es sich, wie ich in meiner gleich

[1] Ganz eben so verhält es sich, wie ich an anderer Stelle (l. c.) gezeigt habe, auch bei Ganoiden.

[2] R. Wiedersheim, Über das Becken der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.

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

zu Anfang erwähnten, größeren Arbeit des Näheren aus einander gesetzt habe, auch bei gewissen Knorpelganoiden, doch kommt es hier nie zu einer Verwachsung beider Beckenplatten, sondern im höchsten Fall zu einer Übereinanderschiebung und Fixirung derselben durch Bindegewebe. In beiden Fällen aber, d. h. sowohl bei Polypterus wie bei Scaphirhynchus, kann das ganze Becken nur einem Theil desjenigen der Selachier und der terrestrischen Thiere, und zwar dem mittleren, rechts und links von der Symphysengegend gelegenen, entsprechen. Daraus folgt aber, dass auch die Artikulationsstelle der freien Flosse, d. h. die Regio acetabularis, in beiden Fällen nicht homolog sein kann, und dass andererseits bei den Ganoiden diejenigen lateralen Beckenabschnitte, durch welche bei Selachiern und bei den Stapedifera der Nervus obturatorius hindurchgeht, noch nicht entwickelt, sondern in den proximalen Abschnitten der Basalia so zu sagen noch latent sind.

Es ergiebt sich also, dass es sich bei dem Ganoidenbecken nicht sowohl um eine Rückbildung handelt, sondern dass dasselbe vielmehr noch auf ungleich niederer Entwicklungsstufe steht, als dasjenige der Selachier, und dass es von jenem Nerven schon aus dem Grunde nicht durchbohrt sein kann, weil es mit demselben einfach noch gar nicht in Kontakt kommt.

Dipnoër.

Ganz ähnliche Gesichtspunkte, wie ich sie soeben für Polypterus aus einander gesetzt habe, ergeben sich auch für die Dipnoër. Auch hier (vgl. Fig. 2) stellt das noch rein hyalinknorpelige Becken einen sehr schmalen, in das Hinterende der Linea alba abdominis eingesprengten Körper dar, mit welchem hinten und seitlich die Bauchflossen (*BP*) in Gelenkverbindung stehen. Da letztere aber — und dasselbe gilt auch für die Brustflossen — in der Reihe der Doppelathmer zu mächtiger Entfaltung gelangen, so hat hier das Becken durch Entsendung von zwei Fortsätzen eine bedeutendere Festigung in der Rumpfwand erfahren. Jene Fortsätze, wovon der eine paarig, der andere unpaar ist, leisten hier in mechanischer Beziehung dasselbe, was bei Selachiern und den meisten terrestrischen Vertebraten durch die Breitenentwicklung der Beckenspange, bzw. durch das Ilium erreicht wird.

Der paarige Fortsatz, welcher, wie ich schon in früheren Arbeiten gezeigt habe, bei Ceratodus viel weniger stark entwickelt ist, als bei Protopterus (Fig. 2 *PP*), woselbst er noch einen seitlichen Ausläufer besitzen kann, entspricht einem Praepubis (vgl. Fig. 4—6),

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

während der unpaare, in der Vorwärtsverlängerung des Beckens liegende mediane Auswuchs aus einer weiteren Fortentwicklung des gegen den Kopf zu schauenden Vorderendes des Polypterusbeckens hervorgegangen zu denken ist (vgl. Fig. 1 und 2 bei *Ep*). Kurz, er repräsentirt ein Epipubis, für dessen paarige Anlage auch bei Dipnoërn noch Beweise vorliegen (Höhlenbildungen im Inneren), und welches hier wie dort als eine spitz ausgezogene Verlängerung der gesammten Beckenplatte erscheint.

Auch das schmale Dipnoërbecken ist aus Gründen, die schon erörtert worden sind, vom Nervus obturatorius noch nicht durchbohrt, so dass auch hier die proximalen Abschnitte des Basalstrahles noch der freien Flosse angehören, während sie bei Selachiern zum Aufbau der lateralen Beckenzone Verwendung gefunden haben.

Weder bei Ganoiden noch bei Dipnoërn ist eine Andeutung des Iliums, d. h. jenes Beckenabschnittes, vorhanden, welcher als wichtiger mechanischer Faktor bei der terrestrischen Fortbewegung erst bei den Stapedifera eine bedeutsame Rolle zu spielen berufen ist[1].

Amphibien.

Hier begegnet man bekanntlich zum ersten Mal einem vollkommen ausgebildeten Darmbein, welches in den meisten Fällen zur Verbindung mit der Wirbelsäule gelangt. Im Übrigen erinnert die ventrale Beckenplatte bei den niedersten Formen, wie bei den Perennibranchiaten, noch ganz an diejenige der Dipnoër und des Polypterus (vgl. Fig. 1, 2 und 3). Allen dreien liegt offenbar ein und derselbe Organisationsplan zu Grunde, und alle sind, wenn auch in verschieden starker Weise, durch den nach vorn gerichteten schnabelartigen Fortsatz charakterisirt. Bei Menobranchus (Fig. 3 *Ep*) erscheint derselbe zusammt der ganzen ventralen (ischio-pubischen) Beckenpartie an seiner Basis stark verbreitert, während er sich gegen die Spitze zu eben so dolchartig zuspitzt, wie bei den Doppelathmern. Genau an der Stelle, wo die Gesammtmasse der Pars pubica pelvis in die epipubische Zone unter ganz allmählicher Verschmälerung übergeht, liegen die Foramina obturatoria, und zwar sehr weit außen am Rande (*Fobt*). Die Lagebeziehungen des N. obturatorius zum Becken sind also hier derartige, dass in letzterem ein Raum ausgespart wird, durch welchen der Nerv zu der mächtigen, von der ganzen Länge des Processus epipubicus und des Ischio-Pubis entspringenden Adduc-

[1] Ein Ilium tritt übrigens bekanntlich auch schon hier und da bei Squaliden, und in kräftigerer Entwicklung bei Holocephalen auf.

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

torenmaße zu gelangen im Stande ist[1]. Bei Protopterus und Ceratodus dagegen, wo der Processus epipubicus frei in einer bindegewebigen Scheide liegt, entspringen die Mm. adductores nicht von jenem, sondern von einer in der hinteren Hälfte der Beckenplatte gelegenen Leiste (Fig. 2 *Cr*), und erhalten ihren Nerv von hinten und von derjenigen Seite des Beckens her, welche dicht über der Einlenkungsstelle der freien Extremität gelegen ist (Fig. 2 bei *).

Von Processus praepubici kann man bei Menobranchus nicht reden, und ist desshalb um so mehr erstaunt, dieselben bei dem so nahe verwandten Proteus in vollster Ausdehnung zu treffen. Andererseits aber zeigt hier das Epipubis in so fern noch ursprünglichere Verhältnisse, als es, wie ich dies an anderer Stelle (l. c.) des Weiteren erörtert und abgebildet habe, noch nicht zu einer Masse verschmilzt, sondern, auf embryonaler Stufe gleichsam stehen bleibend, in Form eines Doppelzinkens nur mäßig weit nach vorn ragt. Offenbar besteht zwischen Epipubis und Processus praepubicus ein Correlationsverhältnis, worauf auch Spelerpes hinweist.

Einem ganz ähnlichen Verhalten begegnen wir bei Amphiuma, wo es übrigens nicht einmal zu einem Zusammenfluss beider Beckenhälften in der ventralen Mittellinie kommt. Dieselben bleiben vielmehr von einander getrennt und der zwischen ihren gezackten medialen Rändern liegende Zwischenraum wird durch ein dichtes Filzwerk fibröser Massen ausgefüllt (Fig. 4 *Sy*, *Sy*). Auch hier werden die Foramina obturatoria weit lateralwärts getroffen, und dicht vor ihnen springt der Processus praepubicus (*PP*) vor. Wie bei Proteus, so erhebt sich auch hier die ganze Beckenplatte an ihrem vorderen Rand zu einem steilen Fortsatz, welcher mit seiner, zahlreichen Formschwankungen unterliegenden Spitze medianwärts gerichtet ist und seinem Gegenstück zustrebt, ohne sich jedoch damit durch Synchondrose zu vereinigen.

So sehen wir also bei Proteus wie bei Amphiuma einen Zustand dauernd geworden, welchen das Epipubis von Polypterus, Protopterus und Menobranchus nur ontogenetisch durchläuft.

Es wird sich nun die Frage erheben: wie verhalten sich die übrigen Urodelen bezüglich jenes Knorpelstückes, welches hier zum ersten Mal von C. K. Hoffmann mit dem Namen des »Epipubis« bezeichnet worden ist, und das in der Litteratur auch als Cartilago ypsiloides figurirt? — Mit anderen Worten: ist dasselbe auf das Epipubis der oben betrachteten niedrigeren Thierformen zurückzuführen? — Ich

[1] Anders ausgedrückt: der Nerv wird erst nachträglich von der Knorpelmasse umwachsen, wie dies bei Salamanderlarven sehr schön zu sehen ist.

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

will gleich hier bemerken, dass meiner Überzeugung nach über die principielle Übereinstimmung beider Skelettelemente kein Zweifel existiren kann, wenn auch, wie ich später zeigen werde, zugegeben werden muss, dass sich die bereits geschilderten primitiven Verhältnisse in reinerer Form auf gewisse Reptilien, als auf gewisse Derotremen und die Salamandrinen fortvererbt haben. Die Verwischung des ursprünglichen Verhaltens prägt sich nämlich bei Salamandrinen in dreifacher Weise aus, erstens darin, dass hier von einer paarigen Anlage des Epipubis ontogenetisch nichts mehr nachweisbar ist, zweitens dass zwischen diesem und dem übrigen Becken häufig eine Kontinuitätstrennung besteht, und drittens endlich, dass das kopfwärts schauende Ende des Epipubis eine sekundäre Formänderung, eine Gabelung, erfahren hat. Ich verweise hierbei auf die Fig. 5, welche ein Menopoma-Becken von der Ventralseite darstellt, und welche eben so gut zur Orientirung für die beim Salamandrinenbecken[1] herrschenden Verhältnisse dienen kann.

Vor Allem fällt der Umstand in die Augen, dass sich nicht mehr die ganze Masse des Beckens als solche in die über $2^1/_2$ Myomeren sich hinwegerstreckende Cartilago epipubis fortsetzt, sondern dass letztere nur durch einen schlanken Stiel (*Ep*) mit dem an der betreffenden Stelle (*) nur mäßig sich erhebenden Vorderrand des Beckens verbunden ist. Flächenschnitte zeigen, dass sich an der Verlöthungszone (†) Nester von Knorpelzellen durch die fibröse Verbindungsmasse hindurchziehen, und dies ist auch bei Salamandrinen nicht selten zu beobachten. Ich verweise zu dem Behuf auf die unter meiner Leitung ausgeführte Arbeit H. Riese's[2], worin folgender Passus figurirt: »Das Mittelstück (i. e. die Cartilago epipubis) . . . . zeigt sehr reichliche kalkige Inkrustationen (Fig. 29), wie sie sich auch bei anderen Tritonen, z. B. Triton cristatus, T. taeniatus und T. helveticus, in diesem Theile vorfinden, während die Cartilago ypsiloides der Salamandrina und anderer gänzlich von hyalinem Knorpel gebildet wird. Von größerem Interesse ist der unmittelbare Übergang der Cartilago ypsiloides in das Knorpelgewebe des Schambeins (Fig. 26, 27), ein Verhalten, in dem Tylototriton auf einem

[1] Der einzige Unterschied beruht in der größeren Schmalheit des Menopomabeckens, sowie in dem, auch schon bei Dipnoërn nachweisbaren Processus hypoischiadicus des caudalen Beckenrandes (*Prh*). Aus letzterem geht offenbar bei den Reptilien das hier allmählich selbständig werdende Hypoischium hervor.

[2] H. Riese, Beitr. zur Anat. des Tylototriton verrucosus. Zool. Jahrb. Bd. V. 1891.

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

ontogenetisch früheren Entwicklungsstadium der Salamandrinen stehen geblieben zu sein scheint; wenigstens finden wir ein solches Verhältnis nur bei den Larven von Tritonen und nach der Aussage von Wiedersheim in seiner Abhandlung über den Brillensalamander auch bei Siredon pisciformis. Bei allen ausgewachsenen Formen dieser Gruppe hängt das Epipubis durch Syndesmose mit dem Schambein zusammen.«

Letzterer Satz bedarf in so fern einer Erweiterung, als man bei histologischer Untersuchung jener Syndesmose bei den Urodelen im Allgemeinen viel häufiger auf verbindende Knorpelbrücken zwischen der Hauptmasse des Beckens und dem Epipubis stößt, als man dies nach der einfachen Präparation mit Messer und Pincette erwarten sollte. Ohne Flächenschnitte kommt man hier nicht zum Ziel, und dies gilt selbstverständlich auch für den Versuch, die Cartilago epipubis bei Salamandrinenlarven in ihrer ersten Anlage nachzuweisen. Hierbei ist vor Allem das verhältnismäßig späte Auftreten derselben der Beachtung werth, weil man im Hinblick auf die Urgeschichte jenes Skelettelementes eher das Gegentheil erwarten sollte. Bei Triton alpestris vermochte ich die ersten Spuren davon erst bei einer 24 mm langen Larve nachzuweisen, und zwar handelte es sich um eine selbständige Knorpelanlage. In anderen Fällen aber, wie z. B. bei Larven von Triton helveticus und einem 26 mm langen Axolotl, ging das Knorpelgewebe des Ischiopubis in dasjenige des Epipubis direkt über, allein diese Verbindungszone bestand im vorliegenden Fall nur ventralwärts und wurde weiter dorsalwärts, d. h. gegen das Cavum pelvis zu, durch zellreiches Bindegewebe ersetzt. Um diese Zeit stellt das Epipubis eine auf dem Vorderrand der Beckensymphyse aufsitzende spitzhöckerige, durchaus unpaare Vorwölbung dar, welche nur langsam zapfenartig nach vorn auswächst, und sich erst verhältnismäßig spät in die schon erwähnten zwei Äste gabelt. Nachträglich kann sich das Sockelstück vom Beckenrand abgliedern und bleibt dann in der Regel nur noch durch Bindegewebe damit verbunden. Übrigens kommt es, wovon ich mich sicher überzeugt habe, auch bei älteren Thieren hier und da noch zu sekundären Verschmelzungen, und diese Thatsache findet ihre Parallele in den von mir an anderer Stelle (l. c.) ausführlich beschriebenen Verwachsungsvorgängen, welche bei Salamandrinenlarven, in einem gewissen Entwicklungsstadium zwischen Schulter- und Beckengürtel einer-, sowie der zugehörigen freien Extremität andererseits regelmäßig sich ereignen.

Auch hier handelt es sich also um Stellen, wo früher [1], d. h. in der

[1] Vgl. die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels der Fische.

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

Phylogenese, eine einheitliche Knorpelmasse lag, in welcher, wie ich gezeigt habe, das Hüft- und Schultergelenk erst nachträglich durch einen im Knorpel platzgreifenden Resorptionsprocess sich differenzirt.

Hinsichtlich dieser am Salamandrinenbecken auftretenden Modifikationen ist zu beachten, dass das vordere gabelförmige Ende des Epipubis in seiner Genese offenbar auf einen Wechsel der Muskelverhältnisse zurückzuführen ist, und dass sich das caudale (Sockel-) Ende von seinem Mutterboden allmählich zu emancipiren sucht, während es gleichzeitig eine starke Rückbildung erfährt. Trotz alledem aber fällt das Epipubis von Menopoma, Cryptobranchus und der Salamandrinen unter ganz denselben morphologischen Gesichtspunkt, wie jener Beckenabschnitt des Polypterus, der Dipnoër und Ichthyoden, welchen ich mit demselben Namen bezeichnet habe.

Zu wesentlich anderen Resultaten ist A. Bunge[1] gekommen, wenn er sagt, dass das Epipubis als ein Gebilde anzusehen sei, »dem keine größere Bedeutung zugemessen werden könne ..... Es ist eben ein Gebilde sekundärer Art, das ausschließlich den Amphibien zukommt, wie ja Ähnliches auch bei anderen Wirbelthieren beobachtet werden kann, z. B. das Hypoischium der Saurier ..... Der Ansicht Wiedersheim's, dass das Epipubis als ein erst sekundär von der knorpeligen Pars pubica, resp. deren Verlängerung zur Symphysenbildung abgegliedertes Gebilde sei, kann, da dasselbe sich als einheitlicher Knorpel vor dem proximalen Ende der Symphyse anlegt, gleichfalls nicht zugestimmt werden«.

Ich brauche wohl kaum noch darauf hinzuweisen, dass Bunge's Auffassung sich als unhaltbar gezeigt hat.

Was die Anuren betrifft, so kommt hier bekanntlich nur Dactylethra ein Epipubis zu, wodurch diese Form ein Bindeglied zwischen den beiden Hauptgruppen der Amphibien darstellt. Diese zuerst von C. K. Hoffmann gemachte Entdeckung kann ich bestätigen, des Weiteren aber noch beifügen, dass es sich beim erwachsenen Thier nur um eine bindegewebige Verlöthung mit der Pars pubica handelt. In letzterer entwickeln sich, wie ebenfalls der oben genannte Autor bereits dargethan hat, besondere Ossifikationszonen, und Ähnliches vermochte ich auch bei Salamandra atra nachzuweisen, worüber ich an anderer Stelle (l. c.) berichtet habe. Ebendaselbst wurden von mir auch die paläontologischen Ergebnisse zum Vergleich herbeigezogen.

[1] A. Bunge, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien und Vögel. Inaug.-Dissert. Dorpat 1880.

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

Reptilien.

Wie schon erwähnt, schließen sich gewisse Gruppen der Reptilien, wie vor Allem die im System am tiefsten stehenden, im Verhalten des Epipubis sehr nahe an die Dipnoër, die Perennibranchiaten und gewisse Derotremen an. Dies gilt nicht nur für die allgemeine Konfiguration jenes Skeletttheiles im ausgebildeten Zustande, sondern auch für die paarige Anlage desselben in der Embryonalzeit. Auf letzteren Punkt hat zuerst C. Mehnert[1] aufmerksam gemacht, und ich kann seine Befunde auf Grund eigener, an Sauriern und Cheloniern angestellter Untersuchungen bestätigen.

In Fig. 6 habe ich die mediane Partie des Hatteria-Beckens, welch letzteres als eine noch sehr wenig differenzirte Ausgangsform für das Verständnis des Reptilienbeckens im Allgemeinen gelten kann, abgebildet. Die ontogenetisch jüngste Partie desselben ist durch eine in der Mittellinie liegende, durch und durch solide Knorpelzone (*Sy*, *Sy*[1], *Sy*[2]) repräsentirt, und diese erzeugt sowohl in der Richtung gegen den Kopf als gegen den Schwanz zu je einen kräftigen Fortsatz. Ersterer entspricht einem noch nicht abgegliederten Epipubis (»Epigastroid« Baur), letzterer einem Hypoischium (»Hypogastroid« Baur). Bei *PP* sieht man eben noch den Anfang des Processus praepubicus, und nach rückwärts davon das Foramen obturatum.

Ganz ähnlichen Verhältnissen begegnet man bei Monitor niloticus, Hydrosaurus chlorostigma, Varanus dracaena u. a. (Fig. 7), allein hier ist der mediane Knorpel unmittelbar hinter der Symphysis pubis (bei *Lg*) durch ein Ligament unterbrochen, ein in der Reihe der Saurier sehr gewöhnlicher Befund (vgl. Fig. 8, 9, 10 bei *Lg*). Dazu kommen kalkige Inkrustationen in verschiedener Ausdehnung, welche theils nach vorn, theils nach hinten von der Symphysis ischii liegen (Fig. 7 und 8 bei *, *). Die hintere bedingt eine gewisse Solidification des Processus hypoischiadicus (*Php*).

An die Formverhältnisse des Epipubis von Hatteria, Varanus dracaena und Monitor schließen sich diejenigen des Epipubis gewisser Schildkröten nicht nur an, sondern zeigen dieselben, wie aus G. Baur's neuester Arbeit[2] zu ersehen ist, in weiterer Fortbildung,

[1] C. Mehnert, Untersuchungen über die Entwicklung des Beckengürtels der Emys lutaria taurica. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890. — Untersuchungen über die Entwicklung des Os hypoischium (Os cloacae), Os epipubis und Ligamentum medianum pelvis bei den Eidechsen. Ebendaselbst. Bd. XVII. 1891.

[2] G. Baur, The Pelvis of the Testudinata; with Notes on the Evolution of the Pelvis in General. Journal of Morphology. Vol. IV. Boston 1891.

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

und zwar der Art, dass der zu einem extrem langen dolchförmigen Gebilde auswachsende Knorpel da und dort aufs genaueste wieder an das Verhalten der Dipnoër und des Menobranchus erinnert[1]. Dahin gehören: Makrochelys Temminckii, Dermatemys Mawii, Malacoclemmys geographica, Trachemys elegans. In stärkster Ausbildung aber erscheint die Cartilago epipubis bei Chelys fimbriata und Emydura Krefftii.

Diesen Schildkröten stehen wieder andere gegenüber, wo der Knorpel so stark reducirt erscheint, dass er sich nur wenig oder gar nicht über den Vorderrand des Pubis erhebt (Cinosternum pennsylvanicum, Testudo europaea, Chelonia). Ganz dasselbe gilt für zahlreiche Saurier, wie z. B. für die Lacertilier, für Anolis principalis, Draco volans, Uromastix ocellata, Grammatophora barbata[2] u. a. Bei allen diesen Sauriern handelt es sich im erwachsenen Zustand um ein formell sehr schwankendes, durch einen Verkalkungs- bezw. Ossifikationsprocess charakterisirtes, wohl differenzirtes Skelettstück, welches pflockartig zwischen die beiden medialen Enden der Schambeine eingekeilt ist. Bei Iguana tuberculata (Fig. 10) fand ich dasselbe rein hyalinknorpelig, und caudalwärts in zwei Schenkel gespalten, was auch hier auf die paarige Anlage desselben zurückweist. In demselben Sinne ist auch die Spaltung des nach vorn von der Symphysis ischii gelegenen Knorpels (*Sy*) aufzufassen[3].

Bei Ascalabotes mauritanicus überragt das Epipubis ziemlich weit den vorderen Pubisrand, und dies ist bei Euprepes notabilis[4], wo sich die Schambeine fast so steil nach vorn erheben, wie bei Krokodilen, noch viel mehr ausgeprägt, so dass man hier wieder an Hatteria, Monitoren und Varaniden erinnert wird. In beiden Fällen traf ich das Epipubis in Form eines zapfenartigen, rein hyalinknorpeligen Verbindungsstückes beider Ossa pubica.

Von großem Interesse war mir ein Befund bei Agama colonorum (Fig. 8), in so fern es hier überhaupt nicht zum Zusammenfluss beider Epipubishälften (*Ep*, *Ep*) in der Mittellinie kommt. Dieselben erheben sich auch gar nicht über das Niveau der Schambeine, so dass

[1] Vgl. Textfigur 18 meiner Arbeit: »Das Gliedmaßenskelett der Wirbelthiere« etc. Jena 1892.

[2] Grammatophora barbata besitzt das relativ längste Hypoischium, das mir in der ganzen Reihe der Reptilien zu Gesicht gekommen ist.

[3] Auf die paarige Entstehung des ganzen Symphysenknorpels zusammt dem Hypoischium weist auch die gabelige Form der Verknöcherungszonen in Fig. 7 und 8 bei ✻ zurück.

[4] Die Processus praepubici sind hier in Form scharfrandiger Haken nach hinten und einwärts gegen das Foramen pubo-ischiadicum gerichtet.

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

man streng genommen hier nicht von einem eigentlichen Epipubis, sondern nur von den paarig bleibenden Sockelpartien eines solchen sprechen kann. In jeder Hälfte des auf den ersten Anblick nur wie eine Schambeinapophyse erscheinenden Knorpels ist ein Ossifikationspunkt (Fig. 8 †, †) aufgetreten, was ich ausdrücklich betone, weil ich bei den Säugethieren darauf zurückkommen werde.

Die Sonderstellung, welche die Chamaeleonten in der Reihe der Reptilien einnehmen, spricht sich auch im Verhalten ihres Beckens aus. Dasselbe erscheint von beiden Seiten her wie zusammengeschoben, so dass es in der ventralen Mittellinie in seiner ganzen Längenausdehnung kielartig vorspringt. C. K. Hoffmann[1] hat von dem Chamaeleontenbecken folgende, speciell die mediane Partie desselben berücksichtigende Beschreibung geliefert: »Auch am Becken bei Chamäleon kommen in der Gegend der Symphysis ossium pubis noch zwei kleine Knöchelchen vor, welche aber, wie mir scheint, nicht als Epipubica angesprochen werden dürfen, indem sie sich hier ganz anders verhalten. Sie sitzen nämlich nicht auf der Symphysis ossium pubis, oder wie bei Gecko, theilweise zwischen den Ossa pubis, sondern sind hier jederseits von der Symphysis ossium pubis, der unteren Fläche der Schambeine aufgelagert und entspringen dort von einem höckerartigen Fortsatz. Sie ragen frei nach unten und hinten hervor und werden von straffen Sehnen, welche von dem vorderen Rande der Symphysis ossium ischii entspringen und nach ihren freien Enden verlaufen, am Becken befestigt.«

Mit dem größten Theil dieser Ausführungen C. K. Hoffmann's kann ich mich nicht einverstanden erklären, und zwar gilt dies nicht nur für die rein anatomische Seite derselben, sondern auch für die Deutung der betreffenden Befunde. Im Folgenden schildere ich die Ergebnisse, welche ich aus der anatomischen Untersuchung von sechs verschiedenalterigen Exemplaren von Chamaeleo gewonnen habe.

Bei einem jungen Thier von 5 cm Rumpflänge erhob sich die zwischen den medialen Rändern der Ossa pubica liegende Knorpelmasse zu zwei, den Vorderrand der genannten Knochen bereits ziemlich stark überragenden und seitwärts gerichteten Prominenzen. Diese waren durch eine von vorn, d. h. von der Kopfseite her einschneidende enge Spalte bis zum eigentlichen Symphysenknorpel hinab von einander getrennt, so dass über ihren paarigen Ursprung kein Zweifel existiren konnte.

Später wachsen diese Knorpel zu stangenartigen Gebilden heran

[1] C. K. Hoffmann, Beitr. zur Kenntnis des Beckens der Amphibien und Reptilien. Niederländ. Archiv für Zoologie. III.

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

und beginnen in der Mittellinie mit einander zu verschmelzen, bleiben aber selbst hier und beim erwachsenen Thier (Fig. 9 *Ep*, *Ep*[1]) noch durch einen kleinen von Bindegewebe erfüllten Spaltraum von einander getrennt (bei *Sy*). Ihr Zusammenhang mit der Cartilago interpubica bleibt gewahrt.

Bei ganz alten Thieren tritt in jedem Knorpelfortsatz eine langgestreckte, die äußere Form desselben im Allgemeinen repetirende Ossifikationszone auf, wie ich sie auf der linken Seite der Fig. 9 bei *Ep*[1] angedeutet habe. Beim Fortschreiten des Verknöcherungsprocesses kommt es allmählich zum Zusammenfluss mit dem Knochengewebe der Schambeine, und dadurch entsteht der Eindruck, als würden die mit ihrem freien Ende allmählich abwärts und etwas nach hinten sich neigenden Fortsätze von diesen entspringen. Dadurch hat sich C. K. Hoffmann täuschen lassen, und da er offenbar nur sehr alte Exemplare untersuchte, so blieb ihm auch die wahre Bedeutung jener Fortsätze verborgen. Es ist wohl kaum nöthig, darauf hinzuweisen, dass es sich dabei um das Epipubis handelt, und zwar in so eigenartiger Ausprägung, wie es uns bei keinem anderen Reptil mehr begegnet.

Bezüglich der Anknüpfungsmöglichkeit an andere Wirbelthiere muss ich auf einen späteren Abschnitt verweisen, und beschränke mich vor der Hand auf die Schilderung einiger weiterer Punkte des Beckens von Chamaeleo.

Wie aus Fig. 9 zu ersehen ist, gabelt sich die Cartilago interpubica da, wo sie nach rückwärts den Schambeinrand überschreitet, in zwei Schenkel (*Sy*[1]), und diese werden bei *Lg* durch zwei sich kreuzende fibröse Bänder fortgesetzt, welche sich mit dem ebenfalls gespaltenen, den betreffenden Knochenrand überragenden Vorderende der Cartilago interischiadica (*Sy*[2]) verbinden. Letztere verbreitert sich an ihrem Hinterende zu einer Platte, welche mit ihren Seitenausläufern die Hinterenden der Ossa ischii (*Is*) umsäumt (*Sy*[3], * *).

So wird das Foramen puboischiadicum (*Epis*) theils durch fibröse, theils durch knorpelige Gebilde, ähnlich wie bei anderen Reptilien, in zwei Seitenhälften zerfällt.

Abgesehen von dem sonderbar geformten Epipubis besitzt das Chamaeleobecken in den starken fibrösen Bändern (*Lg*[1], *Lg*[1]), welche die freien Enden jenes Knorpels mit dem vor den Sitzbeinen liegenden Symphysenknorpel (*Sy*[2]) verbinden, noch eine weitere Eigenthümlichkeit. Dieselben liegen eingesprengt in den Ursprung des M. rectus abdominis, welcher sich hier in zwei Schichten spaltet, eine hohe und eine tiefe. Letztere entspringt nicht nur von den eben erwähnten Ligamenten, sondern auch am ganzen Seitenrand des Beckens hinab,

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

sowohl vom Pubis als auch vom Ischium, und geht ohne Grenze in den seitlichen Bauchmuskel über. Die hohe direkt unter der äußeren Haut befindliche Schicht liegt in Form zweier dünner Bänder dicht neben der ventralen Mittellinie und reicht nur etwa bis zur Mitte des Raumes nach vorn, welcher die hinterste Bauchrippe vom Vorderrande des Epipubis trennt. Hier verstreicht das flache Muskelstratum, welches ähnliche Ursprungsverhältnisse aufweist, wie das tiefe, mit der übrigen (tieferen) Schicht der ventralen Bauchmuskeln. Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob hierin nicht die erste Andeutung eines sich differenzirenden Musculus pyramidalis im Sinne der Säugethiere zu erblicken ist, allein ich bin nicht im Stande, diese Frage mit Sicherheit zu beantworten. Es erscheint dieses um so schwieriger, als der M. rectus in den einzelnen Abtheilungen der Reptilien bekanntlich außerordentlichen Schwankungen, Absplitterungen, Schichtenbildungen etc. unterworfen ist.

Es erübrigt noch auf die Krokodile einen Blick zu werfen, und ich kann mich hier sehr kurz fassen. In meinen Studien über das Gliedmaßenskelett der Wirbelthiere (l. c.) habe ich die Entwicklung des Beckens von Crocodilus biporcatus ausführlich geschildert und gezeigt, dass Huxley[1] vollkommen im Recht war, wenn er die am Vorder- bezw. medialen Ende der Ossa pubica aufsitzenden Knorpeltheile mit einem Epipubis parallelisirte. Letzteres kommt aber in keinem Entwicklungsstadium zur Abgliederung, was, wie ich ebenfalls dargethan habe, zum Theil auf mechanische, durch die topographischen Verhältnisse des Dottersackes resp. des Ductus vitello-intestinalis bedingte Umstände zurückzuführen ist. Es handelt sich bei Krokodilen also um ein Latenzstadium des Epipubis.

Säugethiere.

Im Jahre 1890 erhielt ich von meinem Freunde Prof. W. N. Parker in Cardiff die Reste eines ca. 20 cm langen Exemplares von Ornithorhynchus paradoxus. Die linke Seite des Beckens war nahezu vollständig vorhanden, nur fehlte der größere Theil des Beutelknochens, welcher höchst wahrscheinlich hier noch vollständig knorpelig gewesen ist. Schon bei der Präparation mit Messer und Pincette erschien es mir, als mache der noch vorhandene basale Rest desselben mit dem eben erst im Beginne des Verknöcherungsprocesses stehenden Pubis (Fig. 11 *P*, *†, *†) eine einzige Masse aus. Dies bestätigte sich

[1] T. H. Huxley, On the Characters of the Pelvis in the Mammalia ect. Proceed. Royal. Soc. Vol. XXVIII.

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

durch die Anfertigung von Flächenschnitten, und ich habe die betreffende Stelle, wo die Verschmelzungszone zwischen den genannten Skeletttheilen existirte, nach Hinwegnahme des Beutelknochens mit * bezeichnet.

Nichts lag nun näher, als dass ich auch bei Echidna hystrix mein Augenmerk auf diesen Punkt richtete, allein ich konnte leider nur über ein erwachsenes Exemplar verfügen, und bei diesem war ein Übergang des außerordentlich breiten verknorpelten Sockelabschnittes der Beutelknochen in den Knorpel der Schamsitzbein-Symphyse nicht nachzuweisen. Zwischen beiden, sowie auch lateralwärts dem ganzen vorderen Schambeinrand entlang bestand eine wohl ausgebildete, von einer fibrösen Kapsel umschlossene Gelenkhöhle (Fig. 12 *GH*).

Eine besonders starke Festigung erfuhr die Kapsel durch eingewobene Bandmassen, welche sich lateralwärts (bei *Lgt*) und besonders kräftig medianwärts (bei *Lgt*[1]) zum Symphysenknorpel des Schambeines hin erstreckten. An dieser Stelle — darüber kann für mich nach meinen Erfahrungen an Ornithorhynchus und den gleich zu schildernden Marsupialier-Embryonen gar kein Zweifel existiren — muss bei jüngeren Thieren ein Zusammenfluss mit der Cartilago interpubica existiren, d. h. auch hier müssen die Ossa marsupialia mit dem übrigen Becken genetisch eins sein.

Es erscheint mir auch nicht unmöglich, dass bei den Vorfahren der Schnabelthiere, die ja auch heute noch in ihrem Becken so manche Anklänge an das Amphibien- und Reptilienbecken besitzen, einst die ganze Masse des Schambeins, ähnlich wie bei Menobranchus, zu den Beutelknochen auswuchs, und sich von der lateralen nach der medialen Seite hin erst sekundär von ihnen abgliederte. Darauf weist, meine ich, die breite Sockelpartie der Beutelknochen hin, doch möchte ich auf diese meine Vermuthung kein allzu großes Gewicht gelegt wissen, da zur Entscheidung dieser Frage vor Allem die Kenntnis der Entwicklung des Beckens in früheren Embryonalstadien nothwendig erscheint.

Der Symphysenknorpel der erwachsenen Echidna ist sehr breit, erhebt sich an seinem Vorderrand zugespitzt (Fig. 12 bei *Z*) und zieht sich als ziemlich breites Band zwischen den beiden einander zugewendeten Rändern des Pubis und Ischium (bei † †) bis zu dem kleinen Foramen obturatum (*Fobt*) und von hier weiter (bei †) bis zu dem durchbrochenen Acetabulum (*Ac*) hin. Hier sind überhaupt alle drei Beckenknochen durch Knorpelzonen von einander getrennt, und eine solche liegt auch in der Gegend des auf der Grenze zwischen Darm- und Schambein gelegenen Tuberculum ileo-pectineum[1] (*Tub.il.p* bei † *).

[1] Bei Ornithorhynchus (Fig. 11) ist das ausschließlich dem Schambein

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

Die ganze breite symphyseale Knorpelzone ist durch und durch solid, ohne eine Spur einer Höhle, dagegen bei * mit einem unpaaren Ossifikationspunkt versehen.

Nachdem ich einmal bei dem jungen Exemplar von Ornithorhynchus den oben geschilderten Befund gemacht hatte, wandte ich mich mit nicht geringer Spannung der Untersuchung von jungen Beutelthieren zu, wovon mir eine ziemlich große Anzahl zu Gebote stand, und siehe da, meine Erwartung wurde nicht getäuscht. Auch hier bildete das knorpelige Sockelstück der Beutelknochen in allen Fällen eine durchaus einheitliche Masse mit dem Knorpel der Symphysis ischio-pubica (vgl. Fig. 13—17).

Im Einzelnen ergaben sich gewisse Verschiedenheiten, auf die ich hier kurz hinweisen will.

Bei einem kleinen Kletterbeutler, Acrobates pygmaeus Desm. aus Victoria, von 6 cm Rumpflänge, stecken die medianwärts gerichteten Enden der kleinen, bumerangartig gestalteten Ossa marsupialia in einem Knorpelzapfen, welcher die Schambeinsymphyse nur wenig überragt, und welcher zwischen den beiden Ossa pubica nicht weit nach hinten vordringt (Fig. 13 *Ep*, *Sy*), da die enge Schamsitzbeinsymphyse hier fast in ihrer ganzen Länge (Sy^1) durch Kalkknorpel gebildet wird.

Der betreffende Knorpel am vorderen Symphysenende ist bei *Inc* eingespalten, und zerfällt dadurch in die zwei divergirenden Schenkel † †, in welche die Beutelknochen (*Ep*) fest eingelassen sind, und welche letzteren selbst zuzurechnen sind. Da es sich um ein ausgewachsenes Thier handelt, so kann man konstatiren, dass es hier überhaupt nie zu einer Lösung der Beutelknochen von der Hauptmasse des Beckens kommt.

Der dem horizontalen Schambeinast genau parallel laufende hintere Schenkel der Beutelknochen ist hier wie bei anderen Beutlern, wo es sich um ähnliche Formverhältnisse der Ossa marsupialia handelt, und wie ich es auch von Echidna bereits geschildert habe, durch eine fibröse Membran (Ligamentum pubo-epipubicum Leche) mit dem Becken befestigt. Dieselbe verdickt sich an der Umbiegungsstelle (Fig. 14, 15 bei b^1, b^1 und Fig. 13 *Lgt*) zu einem kurzen aber sehr kräftigen Band.

Einer ähnlichen Gestaltung der in dorsoventraler Richtung stark abgeplatteten Beutelknochen begegnete ich bei einem jungen Exemplar von Didelphys Azarae (Südbrasilien), wenn auch hier die Abbie-

angehörige Tuberculum ileo-pectineum bekanntlich außerordentlich lang und spitz ausgezogen. Es ist in dem vorliegenden Präparat, wie überhaupt die weitaus größere Masse des Beckens, noch knorpelig. Bei *S* setzt sich die Sehne eines Muskels an.

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

gung beider Schenkel nicht so stark ausgeprägt war, wie bei Acrobates pygmaeus.

Etwas verschieden aber zeigte sich die Verbindung der hinteren (medialen) Enden der Beutelknochen mit der noch sehr knorpelreichen Hauptmasse des Beckens. Es handelt sich nämlich hier, wie die Fig. 15 zeigt, um zwei schlanke Knorpelpfeiler († †), welche von der Cartilago interpubica dicht neben der Mittellinie entspringen und die sich unter schwacher Divergenz nach vorn erstrecken, um dann unter plötzlicher Verdickung in den mächtigen Knorpelbelag (*b*) am hinteren Rand des beckenwärts gerichteten Beutelknochenabschnittes überzugehen. Es handelt sich also hier um ein weiteres Auswachsen der auch schon bei Acrobates (Fig. 13 † †) angedeuteten Knorpelschenkel, und in Folge davon um ein ungleich tieferes Einschneiden der mit *Inc* bezeichneten Incisur.

Am Vorderende der Ossa marsupialia findet sich eine kräftige Knorpelapophyse (Fig. 15 bei * *), und eine solche ist auch auf Fig. 14 zu sehen, welch letztere ein jüngeres Embryonalstadium desselben Thieres von 5,5 cm Länge darstellt. Dem entsprechend ist hier die Verknöcherung des Beckens noch lange nicht so weit fortgeschritten, so dass die ganze Symphysengegend durch eine außerordentlich breite, gänzlich homogene Knorpelplatte (*Sy*) eingenommen wird. Diese steht an ihrem vorderen Rande um diese Zeit mit den knorpeligen Sockelpartien (*b*) der Beutelknochen noch durch ungleich stärkere Pfeiler († †) in Verbindung, als dies später der Fall ist. Auch bezüglich der Stellung und formellen Verhältnisse der Ossa marsupialia sind ziemlich bedeutende Unterschiede zwischen den beiden verschiedenen Altersstadien zu verzeichnen. So weichen sie z. B. bei dem jüngeren Thier mit ihren kopfwärts schauenden Schenkeln noch viel weiter aus einander, und dies beruht wohl darauf, dass das Becken im Großen und Ganzen um diese Zeit noch mehr in die Breite entwickelt ist, und erst später (vgl. Fig. 15) an Höhe gewinnt. Dazu kommt aber noch, dass in früheren Stadien die vorderen Schenkel verhältnismäßig länger sind, als bei älteren Embryonen, wo sich die hinteren eigentlich erst unter Erzeugung jenes lateralwärts ausspringenden Winkels (Fig. 13—15 bei b^1) zu entwickeln beginnen, und daraus geht dann schließlich die bumerangartige Form des ganzen Knochens hervor.

Von der eben beschriebenen Form ziemlich abweichende Verhältnisse der Ossa marsupialia traf ich bei einem 12 cm langen Exemplar von Macropus lugens (Neu-Britannien). Dieselben sind am vorderen Ende mit einer langen Knorpelapophyse (Fig. 16 * *) versehen, und stellen sehr schlanke, stabartige Gebilde dar, welche mit ihrem

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

hinteren ebenfalls knorpeligen Ende nur noch durch eine sehr schmale Verbindungsbrücke (†, †) mit dem Symphysenknorpel des Beckens[1] zusammenhängen (*Sy*). Bei nur wenig älteren Thieren erfolgt an dieser Stelle offenbar die Abschnürung, und zwar kann man sich letztere so vor sich gehend denken, dass der bei *W, W* liegende Spaltraum tiefer und tiefer medianwärts ein- und schließlich durchschneidet. — Offenbar handelt es sich hier bei Macropus und eben so bei Perameles sp.? (Fig. 17) um sekundär erworbene Charaktere der Beutelknochen, während die bei den anderen Marsupialiern beschriebenen Verhältnisse ungleich mehr auf die Monotremen zurückweisen. Fig. 17 stellt die mediane Beckenpartie eines zu der Familie der Peramelidae gehörigen Beutlers dar, dessen Species mir unbekannt geblieben ist. Am nächsten verwandt damit ist, wie mich eine genaue Analyse des Beckens belehrte, Perameles Doreyanus Gr. (Port Mackay, südl. Neuguinea), und der einzige Unterschied besteht nur darin, dass bei letzterem der hintere Rand der knorpeligen Sitzbeinsymphyse, so wie ich dies durch Punkte in die Fig. 17 eingezeichnet habe, in der Mittellinie spitzhöckerig, genau wie der Processus hypoischiadicus bei vielen Sauriern, nach hinten vorspringt, während er bei der mir unbekannten Species wie bei anderen Säugethieren einen Ausschnitt zeigt.

Der wichtigste Punkt am Peramelesbecken ist die Art und Weise der Verbindung der Beutelknochen mit der Symphysis pubis. Letztere erhebt sich nämlich zu einem unpaaren, genau in der Medianlinie liegenden kurzen Fortsatz, und dieser verbreitert sich zu massiven, von vorn her mäßig ausgehöhlten Knorpelplatten, auf deren Seitentheilen die Ossa marsupialia befestigt sind.

Dies erinnert aufs lebhafteste an das Epipubis der Salamandrinen und gewisser Derotremen, nur dass hier (Fig. 5 *Ep*) das Basalstück des Epipubis zu einem längeren stabförmigen Gebilde ausgewachsen ist. Im Übrigen decken sich die Verhältnisse vollkommen.

Schon im Jahre 1875[2] habe ich, wie oben schon erwähnt, beim Axolotl den direkten Übergang des Beckenknorpels in das Epipubis

[1] Im hintersten Bezirk der Symphysis ossis ischii liegt ein unpaarer Ossifikationspunkt, der an jenen von Echidna erinnert (Fig. 16 bei ✱). Hier aber findet er sich weiter nach vorn zu, während man bei Macropus lugens an die letzte Andeutung eines nicht mehr zu voller Entwicklung kommenden Os hypoischium denken könnte.

[2] Salamandrina perspicillata, Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen etc. Annali del Museo civico. Vol. VII. Genua 1875.

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

nachgewiesen, und Anno 1889[1] erklärte ich den Schnabel am vorderen Rand des Dipnoërbeckens für homolog mit dem des unpaaren (Menobranchus) resp. dem paarigen (Proteus) Fortsatz des Ichthyodenbeckens. Alle diese Bildungen aber glaubte ich damals nicht direkt mit dem Epipubis der Salamandrinen parallelisiren zu dürfen. Gleichwohl betonte ich, dass auch bei den letzteren das Epipubis in direktem Zusammenhang mit dem allmählich auftretenden Symphysengewebe entstehe, und dass dasselbe bei seiner ersten Anlage nur ein zapfenartiges und gänzlich ungegabeltes Gebilde darstelle.

Einstweilen habe ich diesen Punkt einer erneuten Untersuchung unterzogen, und bin zu den Resultaten gelangt, welche ich bereits oben mitgetheilt habe. Ich legte dieselben auch in meiner, seit dem letzten Herbst unter der Presse befindlichen, schon öfter citirten Arbeit[2] nieder, und ebendaselbst fanden auch jene Befunde über die Beutelknochen der Mammalia aplacentalia eine Berücksichtigung, welche bereits aus dem Winter 1890—1891 datiren, und die ich damals schon meinen Schülern an den betreffenden Präparaten demonstrirt habe.

Alles dies glaubte ich nochmals an dieser Stelle hervorheben zu sollen, da mir im September 1891 von Professor W. Leche eine Schrift[3] zuging, woraus zu ersehen ist, dass wir beide, was den Zusammenhang der Ossa marsupialia mit dem übrigen Becken bei Beutelthierembryonen, welch letztere Leche allein untersucht hat, anbelangt, gänzlich unabhängig von einander zu demselben Resultate gekommen sind. Auch die von Leche[4] an den Befund geknüpften Schlussfolgerungen halte ich zum größten Theil für richtig, allein ich kann mich mit meinem hochverehrten schwedischen Kollegen durchaus nicht einverstanden erklären, wenn derselbe sich geneigt zeigt, eine ursprüngliche Entstehung des Epipubis innerhalb der Bauchdecken, d. h. in der Linea alba abdominis anzunehmen. Auch ich selbst war früher (vgl. meine Mittheilung im V. Jahrg. des Anat. Anzeigers) zu dieser Annahme geneigt, bin aber gründlich davon zurückgekommen. Das Epipubis ist ab origine, d. h. schon bei den Anamnia, ein paariges

[1] Anat. Anzeiger. IV. Jahrg.

[2] Das Gliedmaßenskelett der Wirbelthiere etc. Jena 1892.

[3] W. Leche, Zur Morphologie der Beutelknochen. Verhandl. d. Biol. Vereins in Stockholm. Bd. III. 1891. Nr. 7.

[4] Wie Leche mittheilt, ist er zuerst auf die betreffenden Verhältnisse durch die Abbildung und Tafelerklärung in Cunningham's Arbeit (Report on the scient. results of the voyage of Challenger. Vol. V. 1882. Pl. XIII, Fig. 7) aufmerksam gemacht worden. Aus jener Abbildung (eine Beschreibung ist nicht gegeben worden) geht hervor, dass das knorpelige Homologon des Beutelknochens einheitlich und ohne Grenze vom Symphysenknorpel ausgeht, und sich kopfwärts in zwei Zinken theilt.

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

Differenzirungsprodukt der Pars pubica des Beckens. Darauf weisen alle meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen hin.

Bevor ich nun meine eigenen Resultate kurz zusammenfasse, möchte ich noch kurz die nahe liegende Frage nach dem Verbleiben der Beutelknochen bei den Mammalia placentalia erörtern. Da muss ich vor Allem bemerken, dass ich dieselben bei keinem einzigen Embryo, geschweige denn bei einem erwachsenen Thier — und ich habe Vertreter aller Hauptgruppen untersucht — aufzufinden im Stande gewesen bin[1]. Mein Hauptaugenmerk habe ich selbstverständlich auf die Edentaten gerichtet, und hier die auch von anderer Seite schon beschriebenen Verknöcherungszonen in der Symphysengegend wieder aufgefunden. Fig. 18 stellt das Becken eines vom Kopf bis zur Schwanzspitze 8 cm messenden Exemplares von Dasypus novemcinctus dar. An der betreffenden Stelle liegt eine dem vorderen Symphysenrand folgende Kalkknorpelmasse (bei *), welche den hinteren Symphysenrand (bei †) nicht beherrscht. Lateralwärts von dieser Stelle (bei *P*) liegt das eben in die Verknöcherung eintretende Os pubis. Auch im Os ischii (*Is*, *Is*[1]) ist der Ossifikationsprocess noch weit zurück, während das Darmbein (*I*, *I*[1]) schon ungleich mehr solidificirt erscheint. Ein solches »Os interpubale« (»Pelvisternum« Albrecht) kommt bekanntlich auch bei Bradypus, Choloepus, Manis und bei Chiropteren vor. In manchen Fällen ist es paarig, so z. B. bei Manis und bei Pteropus melanopogon, dessen Becken ich auf Fig. 19 † † abgebildet habe[2].

Ähnliche Lagebeziehungen zeigt auch ein zuweilen im medialen Schambeinende der Primaten, wie auch des Menschen, auftretender Ossifikationspunkt, und zweifellos würde er sich auch noch bei anderen Säugethieren auffinden lassen. Dabei möchte ich auf die Fig. 8 verweisen, welche die mediane Beckenpartie von Agama colonorum darstellt. Hier bleiben, wie oben schon erwähnt, die von den medialen Enden der Schambeine wohl abgetrennten Epipubica im Niveau der Schambeine liegen, und in jedem entwickelt sich ein starker Ossifikationspunkt (bei *Ep*, †).

[1] Ich sehe dabei ganz ab von den Befunden Huxley's bei Hunden, wo die betreffenden Hartgebilde meiner Ansicht nach mit den Beutelknochen nichts zu schaffen haben.

[2] »Bei Noctilio verknöchert der Symphysenknorpel besonders (‚Cartilago interpubica') und verschmilzt erst bei zunehmendem Alter mit den Schambeinen; bei anderen Individuen (Weibchen?) divergiren die Schambeine caudalwärts stärker und sind nur durch Ligament oder Knorpel verbunden.« (W. Leche, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 5. Abth. Säugethiere: Mammalia. 27. Lfg. p. 582—583.

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

So wenig ich nun auch geneigt bin, diese symphysealen Verknöcherungspunkte schlechtweg mit den Ossa marsupialia zu parallelisiren, so wenig vermag ich in denselben nur einfache Apophysen des Schambeines zu erblicken. Man wird zugeben müssen, dass genau von demselben Bezirk des Symphysenknorpels aus bei Anamnia und Mammalia aplacentalia das Epipubis hervorwächst, und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich das Auftreten jener Ossifikationspunkte als den Ausdruck betrachte für die an jener Stelle des Wirbelthierbeckens im Allgemeinen sich ausprägende, und auch auf die Mammalia placentalia sich fortvererbende ganz besondere Wachsthumsenergie.

Mit anderen Worten: Die Matrix, so zu sagen das Bildungsmaterial des Epipubis, bezw. der mit einem solchen homologen Beutelknochen, findet sich auch noch bei den Placentaliern, und wird hier, wie überall im Vertebratenbecken, durch die in embryonaler Zeit die Partes pubicae vereinigende Knorpelzone repräsentirt.

In seltenen Fällen nur, wie z. B. bei Mycetes ursinus (junges Exemplar) (Fig. 20), wo übrigens ein M. pyramidalis fehlt, erhebt sich jene Zone über den vorderen Schambeinrand in Form einer mäßigen Vorwölbung (*Ep*), an welcher man wieder zwei kleinere buckelige Prominenzen (* *) (Ursprünge des M. rectus) unterscheiden kann [1]. Derartige Vergleichungen erscheinen aber nur zulässig, wenn man das Placentalierbecken, wie auch speciell dasjenige der Primaten in einem Entwicklungsstadium untersucht, wo die in der Symphysengegend liegende Knorpelmasse noch gänzlich einheitlich, und die Anbahnung eines später von Bindegewebe erfüllten Spaltraumes noch nicht angebahnt ist. Auf menschliche Verhältnisse übertragen würde dies also besagen, dass Embryonen vom Ende des siebenten Monates an in jenem Sinne nicht mehr verwendbar sind.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Das Epipubis ist in phylogenetischer Beziehung auf die medialen, zur Symphysis ischiopubis zusammentretenden beiderseitigen Apophysenenden der ventralen Beckenplatte zurückzuführen.

2) Der betreffende Differenzirungsvorgang erfolgt am vorderen, dem Kopf zugewendeten Beckenrand, dicht neben der ventralen Mittellinie, und genau so entsteht am caudalen Beckenrand das Hypoischium.

3) Schon bei Selachiern in schwachen Spuren angedeutet, gewinnt das Epipubis bei Polypterus eine typische Keilform, und zwar der

[1] Ähnliches findet sich auch in der Reihe der Insectivoren und wäre der Mühe werth, weiter verfolgt zu werden.

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

Art, dass sich hier gleichsam die ganze vordere Hälfte der noch sehr kleinen Beckenplatte in dasselbe fortsetzt.

4) Daraus folgt, dass das Epipubis einen integrirenden Bestandtheil des Wirbelthierbeckens ausmacht, dass es also so alt ist wie letzteres selber, so weit es sich um die Pars ventralis derselben handelt. Das Ilium ist der in der Phylogenese zuletzt erworbene Beckentheil.

5) Schon bei Dipnoërn gewinnen beide Fortsätze, sowohl der Processus epipubicus als der Processus hypoischiadicus, bedeutend an Länge, bleiben aber zeitlebens mit dem Becken noch zu einer Masse verbunden.

6) Das Menobranchusbecken erscheint nur als ein weiter fortentwickeltes Polypterus- und Dipnoërbecken, und wie bei letzterem, so erscheint auch hier die ventrale Beckenplatte zu einem langen, schnabelartig sich zuspitzenden Fortsatz (Processus epipubicus) ausgezogen. Auch jener entsteht, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, paarig, und bei Proteus und Amphiuma kommt diese paarige Anlage des Epipubis zeitlebens zum Ausdruck.

7) Jene schlanke, dolchartige Form des Epipubis (Dipnoër, Menobranchus) vererbt sich auch auf gewisse Reptilien, wie namentlich auf die Chelonier, auf Hatteria, Varanus und andere Saurier.

8) Auch bei den Chamaeleonten zeigt sich das Epipubis in typischer Anlage, allein später schlägt es durch Aussendung von quer gerichteten Seitenarmen eine eigenartige Entwicklung ein, und erinnert dadurch an die Ossa marsupialia der Monotremen und Beutler.

9) Wieder besonderen Form- und Wachsthumsverhältnissen begegnet man beim Epipubis gewisser Derotremen und aller Salamandrinen. Wohl stellt dasselbe auch hier noch in vielen Fällen, sei es in embryonaler oder postembryonaler Zeit, einen integrirenden Bestandtheil des übrigen Beckens dar, allein dann und wann beginnt es sich davon zu emancipiren und bleibt dann nur durch fibröses Gewebe mit der Symphysis pubis verbunden. Dazu kommt, dass es ab origine unpaar ist und sich an seinem vorderen Ende in zwei Zinken gabelt, welche als eine sekundäre Erwerbung aufzufassen sind.

10) Die enge Zusammengehörigkeit des Epipubis mit dem übrigen Becken kommt auch noch zum Ausdruck bei den aplacentalen Säugethieren, wo es durch die Beutelknochen repräsentirt wird[1]. Genese

[1] Schon Dugès hat das Epipubis der Salamandrinen als »marsupial cartilage« bezeichnet, und auch Huxley ist für die Homologie des in Frage stehenden Skelettheiles bei Amphibien, Reptilien und den aplacentalen Säugethieren auf das energischste eingetreten. Gleichwohl muss betont werden, dass beide Forscher den strikten, und wie ich gezeigt habe, nur auf ontogenetischem Weg zu erbringenden Beweis schuldig geblieben sind.

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

und Lagebeziehungen der letzteren erheben ihre morphologische Bedeutung als Homologa des Epipubis der Anamnia und Reptilien über jeden Zweifel, und wenn wir unseren Blick rückwärts werfen, so können wir das Epipubis als eines der zähesten und ausdauerndsten Skelettelemente in der Reihe der Wirbelthiere bezeichnen. Zugleich aber lernen wir dadurch ein neues, sehr lehrreiches Beispiel von Funktionswechsel kennen, in so fern ein anfänglich nur kleiner und offenbar durch Muskelwirkung entstandener Knorpelfortsatz allmählich an Größe zunehmend zu einem Stützorgan der Bauchdecken und gleichzeitig zu einem accessorischen Festigungsmittel des Beckengürtels wird (Polypterus, Dipnoër). Wieder in anderen Fällen (Salamandrinen, Ichthyoden, Amphiuma, Reptilien) handelt es sich um die Schaffung neuer Ursprungsflächen der Bauch- resp. Extremitätenmuskeln, und endlich tritt der Apparat in Form der Ossa marsupialia in gewisse Beziehungen zum Fortpflanzungsgeschäft, bezw. zu der an die Existenz eines Marsupium geknüpften Brutpflege der aplacentalen Säugethiere, wobei stützende Funktionen für die Bauchdecken wieder eine Hauptrolle zu spielen scheinen.

Während sich die Beutelknochen als solche auf die placentalen Mammalia nicht fortsetzen, bleibt der Mutterboden derselben, d. h. die die beiderseitigen Partes pubicae mit einander verbindende mediane Knorpelzone des Beckens, bei allen Säugethieren bis zum Menschen hinauf während der Embryogenese nachweisbar. Später aber erscheint an dieser Stelle häufig Faserknorpel, und indem die nachträglich hinzutretenden, sehr wechselnd sich verhaltenden Höhlenbildungen noch weitere Komplikationen setzen, werden die ursprünglichen Verhältnisse immer mehr verwischt.

Freiburg i. B., im December 1891.

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

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI und VII.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

Ac, Acetabulum;
Ap, Apophyse;
Bas, Basale der Bauchflosse;
BF, Bauchflosse;
BP, Beckenplatte;
Cr, Muskelleiste;
Ep, Epipubis;
Fobt, Foramen obturatorium;
Fpis, Foramen pubo-ischiadicum;
I, I^1, Ilium;
Inc, Incisur zwischen den Ursprungsschenkeln der Beutelknochen;
Is, Is^1, Ischium;
Lg, Lg^1, *Lgt*, fibröse Bandmassen;
PP, Processus praepubicus;
P, P^1, Pubis;
Prh, Processus hypoischiadicus;
Rad, Radien der Bauchflosse;
Sy, Sy^1, Sy^2, Sy^3, Gegend der Symphysis ischio-pubica resp. pubica;
Tub.il.p, Tuberculum ileo-pectineum.

Alle Becken sind von der Ventralseite dargestellt.

Fig. 1. Becken und ein Theil der Bauchflossen von Polypterus. 68 cm großes Exemplar. $2^1/_2$mal vergrößert. †, Andeutung der früheren Trennung beider Beckenhälften; ✱, Syndesmose zwischen der Apophyse (*Ap*) des Basale metapterygii und des Beckens (*BP*).

Fig. 2. Protopterus. Natürliche Größe. ✱✱, Stelle, wo die Nerven von der Dorsalseite her in die Extremitätenmuskulatur einstrahlen.

Fig. 3. Menobranchus. 21 cm lang. Ziemlich stark vergrößert.

Fig. 4. Amphiuma. Junges Exemplar.

Fig. 5. Menopoma. 38 cm lang. Natürliche Größe. †, Bindegewebe am Sockel des Epipubis; ✱, mediane Verjüngung der Pars pubica in der Richtung gegen das Epipubis; Ep^1, Gabel des Epipubis.

Fig. 6. Mediane Partie des Beckens von Hatteria. $2^1/_2$mal vergrößert. †, Sutura pubo-ischiadica.

Fig. 7. Dasselbe von Varanus dracaena. ✱, ✱, Ossifikationspunkte in dem knorpeligen Symphysengewebe resp. im Processus hypoischiadicus.

Fig. 8. Dasselbe von Agama colonorum. $6^1/_2$mal vergrößert. Bezeichnungen wie auf voriger Figur. †, †, Ossifikationspunkte in der paarig bleibenden Cartilago interpubica.

Fig. 9. Chamaeleo sp.? Exemplar von 32 cm Länge (vom Kopf bis zur Schwanzspitze gemessen). Beinahe 4mal vergrößert. †, Andeutung der ursprünglichen Doppelnatur des Epipubis; ✱, Sutura puboischiadica; ✱†, knorpelige Apophyse der Tubera ischii. Ep^1, Andeutung der Ossifikationszone im Epipubis.

Fig. 10. Iguana tuberculata. 4mal vergrößert. †, Andeutung der paarigen Entstehung des Symphysenknorpels.

Fig. 11. Linke Beckenhälfte des Ornithorhynchus paradoxus von der Seite. Circa 20 cm langes Exemplar. ✱, Stelle, wo mit der Pars pubica (*P*) das Epipubis verbunden war; ✱†, Ossifikationszonen der Pars pubica; *a*, Sutur im Knorpel zwischen Pars pubica und ischiadica; †, †, Ossifikationsgrenzen des Ilium und Ischium; *S*, Ansatz einer Sehne.

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

Fig. 12. Echidna hystrix. Erwachsenes Thier. Um $^1/_3$ vergrößert. †✱, †, ††, Sutura ileo-pubica und ischio-pubica; ✱, Ossifikationspunkt in der Symphysis pubo-ischiadica; ✱✱, knorpelige Apophyse an den Ossa marsupialia; *Z*, zungenartiger Vorsprung am vorderen Schambeinrand; *GH*, Gelenkhöhle zwischen dem Sockel der Beutelknochen und dem Schambein; *Tb*, knorpeliges Tuber ischii.

Fig. 13. Mediane Beckenpartie von Acrobates pygmaeus ♀. Exemplar von 6 cm Rumpflänge. Stark vergrößert. b^1, Ecke der Beutelknochen, welche mit ihren medialen Enden in den knorpeligen Ursprungsschenkeln (††) stecken.

Fig. 14. Didelphys Azarae. Fötus 5,5 cm lang. ✱✱, Knorpelapophysen der Beutelknochen; ††, knorpelige mit der Cartilago interpubica zusammenhängende Ursprungsschenkel der Beutelknochen; *b*, knorpeliger Sockel der Beutelknochen; b^1, äußere Ecke desselben; ✱✱†, Sutura ischio-pubica und ileo-ischiadica.

Fig. 15. Didelphys Azarae. Exemplar von 12 cm Rumpflänge. 6fach vergrößert. Die Bezeichnungen wie auf voriger Figur.

Fig. 16. Macropus lugens. Exemplar von 12 cm Rumpflänge. *W*, *W*, einschneidender Spalt, welcher bei weiterem Vordringen die Beutelknochen allmählich abschnürt; ✱, Ossifikationspunkt in der Symphysis ischii. Die übrigen Bezeichnungen wie oben.

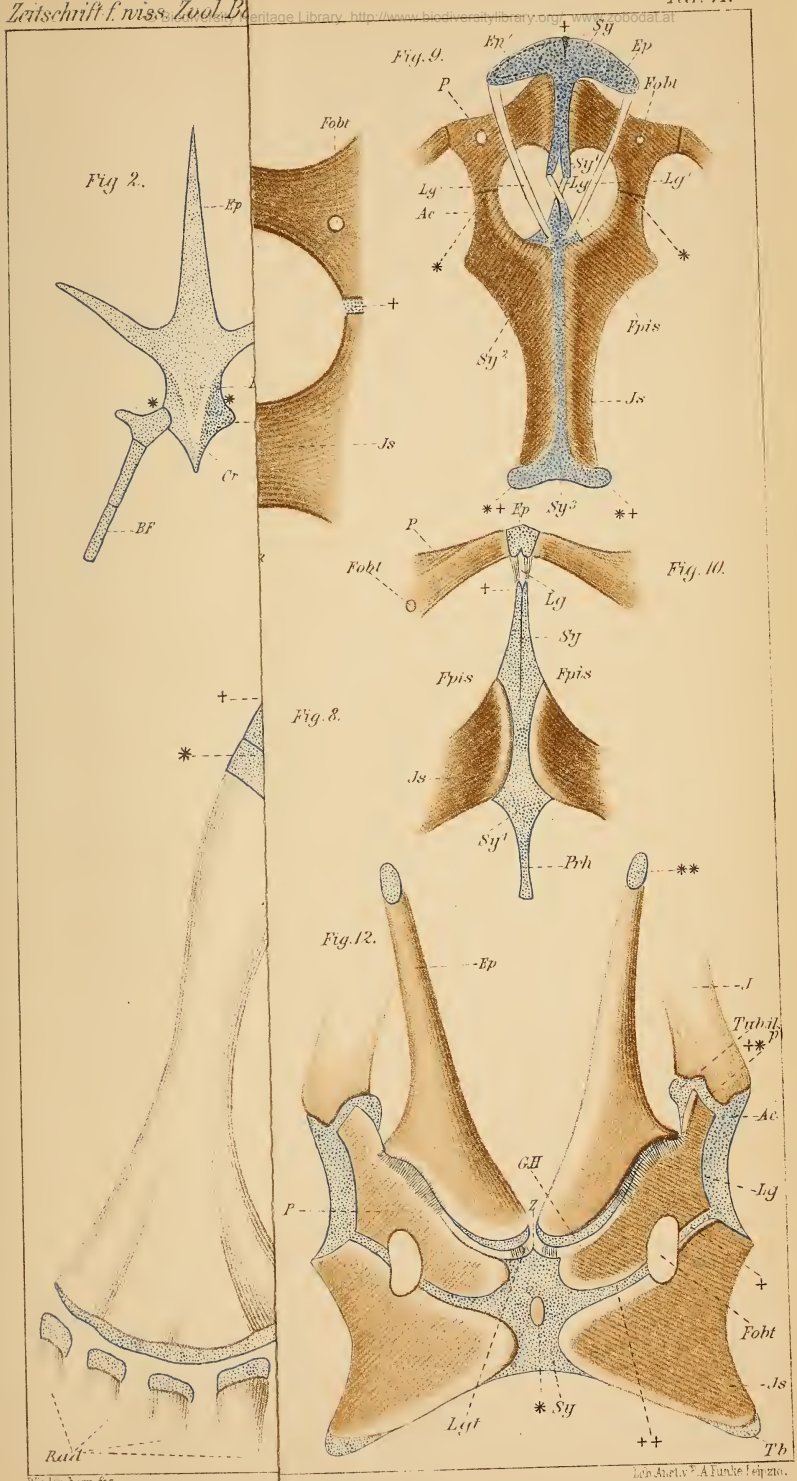
Fig. 17. Mediane Beckenpartie von Perameles sp.? Fast erwachsenes Thier, $3^1/_2$mal vergrößert. Hier sind die in einer gemeinschaftlichen Knorpelplatte vereinigten Sockelenden (†, †) der Ossa marsupialia mittels eines unpaaren Stiele (✱) mit dem Symphysenknorpel verschmolzen. Von einem Beutel war hier so wenig etwas zu sehen, wie bei Perameles Doreyanus Gr.

Fig. 18. Dasypus novemcinctus. Exemplar von 8 cm Gesammtlänge. ✱, »Os interpubale«, unter welchem bei † der Symphysenknorpel noch sichtbar ist; ✱†, obere Apophyse des Ileum.

Fig. 19. Pteropus melanopogon. Nahezu erwachsenes Exemplar. †, †, paariges Os interpubale.

Fig. 20. Mediane Beckenpartie von Mycetes ursinus. Junges Thier. ✱✱, höckeriger Vorderrand der Cartilago interpubica. Der Knorpel ist durch und durch solid und auch auf Schnitten ist keine Höhle im Inneren nachzuweisen. *Ep*?, Stelle, wo die Beutelknochen, falls sie zur Entwicklung kämen, abgehen müssten.

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

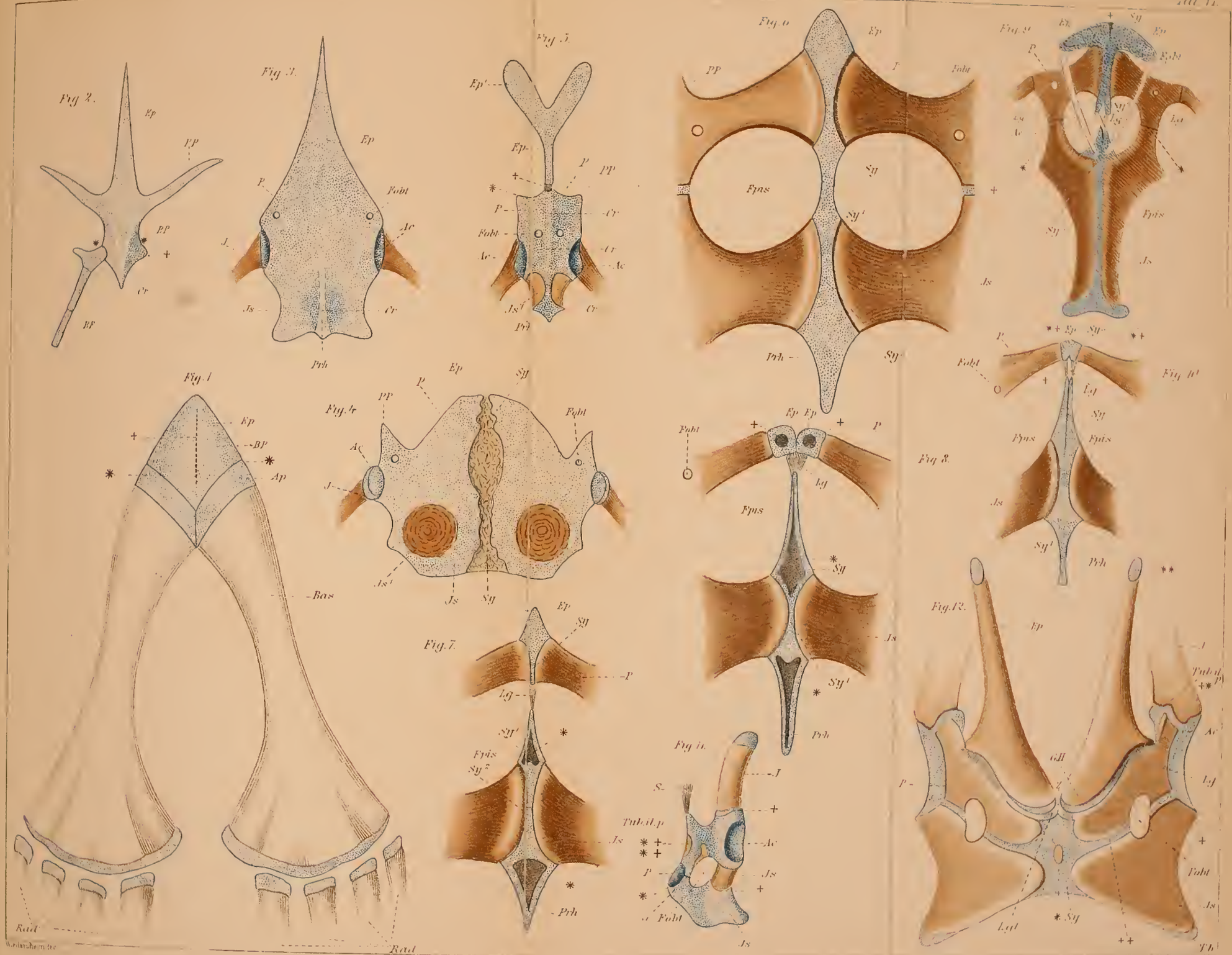


Wiedersheim fec.

Lith. Anst. v. A. Funke Leipzig.

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

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



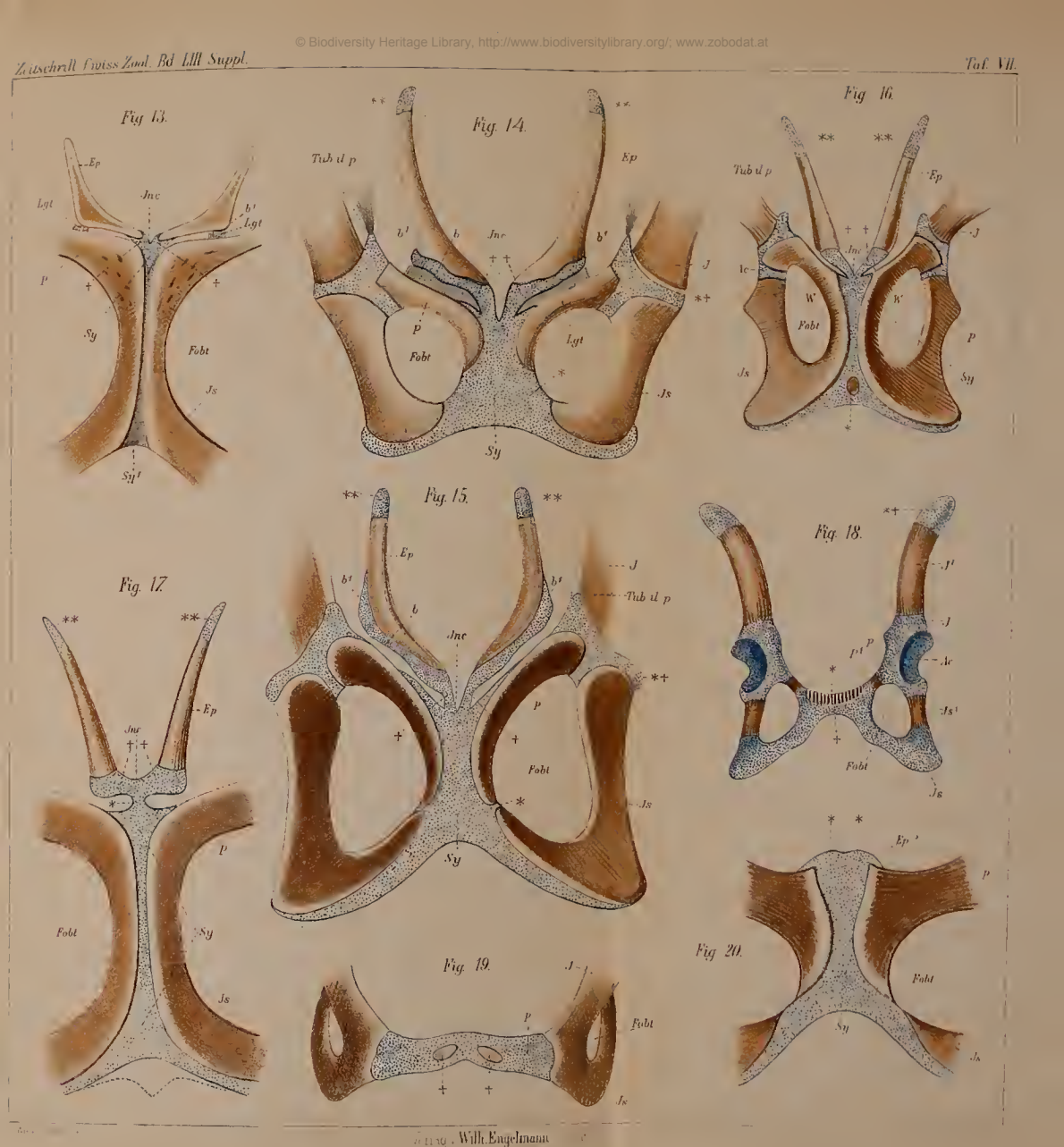
Lith. Anst. v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

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

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

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

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



Leipzig, Wilh. Engelmann

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 53_Supp

Autor(en)/Author(s): Wiedersheim Robert Ernst Eduard

Artikel/Article: Die Phylogenie der Beutelknochen. Eine entwicklungsgeschichtlich-vergleichend anatomische Studie. 43-66