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

Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren.

Von

A. Goette

(Straßburg).

Mit Tafel XV—XVII und 10 Figuren im Text.

Vor circa zwei Jahren publicirte ich eine vorläufige Mittheilung über dieses Thema (12); durch einige inzwischen angestellte Nachuntersuchungen glaube ich den Gegenstand nunmehr zu einem gewissen Abschluss gebracht zu haben.

Meine Befunde beziehen sich wesentlich auf die Saurier; sie zeigen sich aber bei keiner der untersuchten Gattungen in allen Stücken gleich scharf und charakteristisch, so dass die verschiedenen Formen sich gegenseitig ergänzen müssen. Den Ausgangspunkt und die Grundlage meiner Untersuchungen bildeten Lacerta viridis und Lacerta agilis und andererseits Anguis fragilis. Das Alter der untersuchten Föten lässt sich bei der lebendig gebärenden Blindschleiche überhaupt nicht und selbst bei den Lacerten nicht genau angeben; doch ist dies von geringer Bedeutung, weil die Entwicklung nicht in allen Eiern einer Brut in gleichem Tempo verläuft. Auch genügte für meinen Zweck die Unterscheidung weniger größerer Entwicklungsperioden, nämlich von der ersten Anlage der Wirbel bis zum Beginn ihrer Verknöcherung, dann im Anfange und im weiteren Verlauf der letzteren, woran sich die Zustände der Wirbelsäule kurz vor und bald nach dem Ausschlüpfen der Jungen anschließen.

Von anderen Sauriern wurden noch untersucht: Ameiva vulgaris, Pseudopus pallasii, Tarentula mauretanica, Platydactylus guttatus, Hatteria punctata. Im Anschluss an die Darstellung der Wirbelbildung der Saurier werde ich Einiges über ähnliche Bildungen bei anderen Wirbelthieren anführen.

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

Der Wirbelbau bei Lacerta und Anguis.

1. Die Wirbelkörper.

Wie ich schon in früheren Arbeiten auseinander gesetzt habe (13, p. 483, 13a, p. 123) — was seitdem auch von anderer Seite aufgenommen ist —, unterscheide ich an dem sich entwickelnden Wirbel den primären Wirbelkörper und die ganzen ursprünglichen Wirbelbögen. Die erste Anlage der primären Wirbelkörper ist eine durch die ganze Länge des Rumpfes und des Schwanzes ununterbrochen fortlaufende Bildung und besteht aus der ganzen Chorda und der sie in Gestalt eines Hohlcylinders einschließenden zelligen Perichordalschicht[1]. Während sich die letztere in die einzelnen primären Wirbelkörper gliedert, legen sich die Basen der oberen, bez. auch der unteren Wirbelkörper an die Wirbelkörper an und umgreifen sie mehr oder weniger von den Seiten her. Diese beiderlei Wirbelelemente sind Anfangs deutlich von einander abgesetzt; in vorgerückten Entwicklungsperioden gleichen sich aber ihre geweblichen Unterschiede und die Konturgrenzen vollständig aus, so dass sie nicht mehr aus einander zu halten sind und man die Grenzen von Wirbelkörper und Bögen dort annimmt, wo die letzteren jenseits ihrer ursprünglichen Basen aufzusteigen beginnen. Mit anderen Worten: das was man am fertig entwickelten Thier den Wirbelkörper nennt, besteht aus dem primären Wirbelkörper und den Wirbelbogenbasen, wesshalb ich ihn zum Unterschied von dem primären den sekundären Wirbelkörper genannt habe.

Genau dieselben Entwicklungserscheinungen trifft man auch bei den Sauriern; und mancher Irrthum hinsichtlich ihres Wirbelbaues ist darauf zurückzuführen, dass der Unterschied und die Bedeutung der primären und sekundären Wirbelkörper übersehen wurden.

Die Sonderung der primären Wirbelkörper unserer Saurier beginnt schon sehr frühe, indem die Perichordalschicht, sobald sie deutlich hervortritt, in der Mitte jedes künftigen Wirbels sehr dünn bleibt, aber davor und dahinter, also gegen seine Enden bedeutend anschwillt und sich verdichtet, dunkler wird (Fig. 1). Diese Anschwellungen, in denen die Enden der auf einander folgenden Wirbelkörper noch ungesondert vereinigt sind, schnüren die Chorda nach

[1] Ich ersetze dadurch den früher von mir gebrauchten Namen »äußere oder zellige Chordascheide«, um die Bezeichnung »Chordascheide« ausschließlich für die cuticulare Absonderung der Chorda zu reserviren.

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

innen noch gar nicht ein[1], sondern treten bloß nach außen hervor, so dass jeder Wirbelkörper, den man sich innerhalb jener indifferenten Anschwellungen von den übrigen abgetrennt denkt, mit seiner von einem Ende zum anderen ausgeschweiften Oberfläche einer Fadenrolle gleicht, deren gleichmäßig cylindrischer Kanal den von der Chorda eingenommenen Raum darstellt.

Gleichzeitig lagern sich die Basen der oberen Wirbelbögen seitlich in die vertebrale Einsenkung der Oberfläche des primären Wirbelkörpers und füllen sie beinahe in ihrer ganzen Länge aus (vgl. Fig. 18, 33); dies hindert aber nicht, seine beschriebene Gestalt, sei es in Mediandurchschnitten oder in tieferen Frontaldurchschnitten, unterhalb der Bogenbasen, unmittelbar zu erkennen[2], oder aus Querdurchschnitten zu konstruiren. In den letzteren zeigt sich die gewebliche Trennung der primären Wirbelkörper und der Wirbelbogenbasen sehr deutlich schon zu einer Zeit, wann alle Theile noch aus einem indifferenten Bildungsgewebe bestehen. Die Perichordalschicht setzt sich nämlich aus spindelförmigen Zellen mit entsprechend verlängerten Kernen zusammen, welche Zellen die Chorda in Querebenen umspinnen und dabei sogar abgeplattet sein können; die Zellen und Kerne der Wirbelbögen sind dagegen annähernd kugelig (Fig. 3, 11). So prägnant nun diese Merkmale beide Massen in Querdurchschnitten unterscheiden, so ergiebt sich doch aus der koncentrischen Lagerung der Perichordalzellen, dass sie in Längsdurchschnitten der ganzen Wirbelkörper ebenfalls rundlich aussehen und unter diesen Umständen der primäre Wirbelkörper von den Bogenbasen, wo sie mit in den Schnitt fallen, nicht deutlich abgegrenzt erscheint (s. vorige Anmerkung). Geht man freilich mit den Frontaldurchschnitten bis unter die Chorda, so präsentirt sich die Querstellung der Perichordalzellen in recht weiter Ausdehnung (Fig. 2).

Übrigens gesellt sich in den Querdurchschnitten zu dem geweblichen Unterschied beider Wirbelelemente noch ein anderes Grenzmerkmal: der Kontur der Bögen geht in den meisten vertebralen

---

[1] Bei genauer Prüfung lässt sich sogar im Gegentheil feststellen, dass die Chorda innerhalb jener Anschwellungen Anfangs und für eine kurze Zeit ein wenig breiter ist als in der Wirbelmitte.

[2] Freilich ist dabei zu beachten, dass die Wirbelbogenbasen vom Kopf bis in die Schwanzregion den primären Wirbelkörper seitlich beinahe in seiner ganzen Höhe einfassen und erst weiter rückwärts sich so weit erheben, dass sie einen ansehnlichen Theil seiner Seiten frei lassen (Fig. 3, 13—15, 18). Einwandfreie Frontaldurchschnitte der primären Wirbelkörper erhält man daher nur im Schwanz.

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

Abschnitten nicht unmerklich in denjenigen der primären Wirbelkörper über, wie es der Fall sein müsste, wenn die Perichordalschicht nach Ansicht mancher Beobachter nur eine Ausbreitung der Bogenbasen wäre; sondern er ist unter einem mehr oder weniger scharfen Winkel an jener Schicht, bez. von dem primären Wirbelkörper abgesetzt (Fig. 13, 14). Die auf diese Weise entstehenden Grenzfurchen erhalten sich länger als die geweblichen Unterschiede und bei einigen später zu beschreibenden Sauriern, deren Wirbelbau unzweifelhaft ursprünglicher ist als bei Lacerta und Anguis, sogar zeitlebens (Hatteria, Ascalabotae, s. Textfigur 3), — ein sicheres Zeichen, dass das fragliche Grenzmerkmal keine zufällige Erscheinung ist, sondern eine frühere Entwicklungsstufe in der stammesgeschichtlichen Wirbelbildung bezeichnet.

Der Kontur des Querdurchschnittes der primären Wirbelkörper ist bei Lacerta und bei Anguis nicht ganz gleich, indem die Chorda und die Perichordalschicht der Blindschleiche durchweg quer elliptisch sind (Fig. 15), bei Lacerta dagegen vertebral regelmäßig cylindrisch, intervertebral an der Oberseite abgeplattet (Fig. 11—14) Diese Verbreiterung und Abplattung der intervertebralen Abschnitte von Lacerta, die sich später wieder ausgleicht, nimmt in den nächstfolgenden Perioden sogar erheblich zu, und zwar im Zusammenhang mit der besonderen Entwicklung jener Abschnitte, die sich alsbald gegen die eigentlichen Wirbelkörper abgrenzen und eine gewisse Selbständigkeit erlangen.

Die erste Sonderung dieser Intervertebralringe fällt noch vor die Zeit, wann sich die ersten Spuren intervertebraler Einschnürungen der Chorda zeigen, und ist dadurch gekennzeichnet, dass in der Mitte jener Anschwellungen jederseits eine querverlaufende Rinne erscheint, die die auf einander folgenden Wirbelkörper trennt (Fig. 1, 4). In ihrem Bereich entwickelt sich der Intervertebralring. Die perichordalen Spindelzellen, die gegen die wulstigen Enden der primären Wirbelkörper dichter liegen und länger geworden sind, und dadurch dieser Grenzzone ein dunkleres Aussehen verleihen, finden sich auch im Intervertebralring; daneben sieht man aber auf Frontaldurchschnitten sehr bald längere Faserzellen in der Richtung von vorn nach hinten im Boden der Rinne verlaufen. Diese Längsfasern reichen in den jüngsten Stadien des Intervertebralringes bis nahe an die Chorda; und ich habe einigen Grund zur Annahme, dass sie ursprünglich den ganzen Intervertebralring bis zur Chorda durchzogen und ihm so den Charakter eines Intervertebralligamentes verliehen.

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

In den mir vorliegenden Schnitten von Lacerta ist aber die innerste Schicht des Intervertebralringes faserfrei und heller als die Umgebung, also immerhin eben so gut von ihr zu unterscheiden wie die faserige Außenzone. Dadurch lässt sich feststellen, dass der Intervertebralring in seiner ersten Anlage eine Form hat, die nach den Befunden bei Hatteria und den Ascalaboten (Fig. 25, 26, 28) als eine ursprüngliche bezeichnet werden muss: er sinkt außen zwischen den Wirbelkörperenden rinnenförmig ein, erfährt dann einwärts durch ihre wulstigen Ränder eine Verschmälerung in der Richtung von vorn nach hinten, um in der Tiefe, im Bereich der hellen Zone, sich wieder zu verbreitern, indem er sich unter jene Ränder vorschiebt. Die primären Wirbelkörper erscheinen dadurch gewissermaßen bikonkav, so dass aber nicht sowohl die intervertebral bereits verengte Chorda, als vielmehr die innerste Zone des Intervertebralringes die trichterförmigen Erweiterungen des eigentlichen Wirbelkörpers ausfüllt.

Übrigens sind die Intervertebralringe von Lacerta bis in die Schwanzregion hinein ein wenig nach hinten ausgebogen, und an ihren dorsalen und ventralen Abschnitten sind die beschriebenen Eigenthümlichkeiten theils weniger deutlich und theils gar nicht vorhanden. An der dorsalen Seite ist dies die natürliche Folge der angegebenen Abplattung, wesshalb der Intervertebralring dort überhaupt nicht unter das Niveau der anstoßenden Wirbelkörperränder sinkt. Auch ventral habe ich die Furche nicht gesehen; doch kann dies auf einem Übersehen des betreffenden Entwicklungsstadiums beruhen, denn sie ist auch an den Seiten trotz ihrer scharfen Ausprägung nur von kurzer Dauer.

Diese Bildung der Intervertebralringe habe ich bei Anguis nicht mit gleicher Bestimmtheit erkannt, aber auch nichts positiv Abweichendes gefunden, indem bloß die beschriebenen histiologischen Sonderungen indifferenter erscheinen.

Sehr bald wird die intervertebrale Rinne von einem hellen Wulst ausgefüllt, der sich in Folge seiner lockeren, bindegewebigen, faserigen Beschaffenheit von dem ursprünglichen Intervertebralring, und wegen des koncentrischen Verlaufes seiner Fasern auch von dem umgebenden Bindegewebe deutlich abgrenzt (Fig. 5). Trotzdem ist es nicht zu verkennen, dass er aus einer sekundären Anpassung eben dieses Bindegewebes an den rinnenförmig eingesunkenen Intervertebralring und nicht aus einer plötzlichen Anschwellung dieses letzteren selbst hervorgeht. Denn mit seinem vorderen und hinteren Rand, wo seine äußeren und inneren konvexen Schichten konver-

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

giren, läuft er nicht in die Oberfläche der primären Wirbelkörper, sondern über sie hinaus in die deutlich davon getrennte Periostschicht aus. Man kann ihn daher als einen intervertebral verdickten Abschnitt des Periosts auffassen, der sich dem Intervertebralring anschließt und endlich größtentheils ihm einverleibt wird (s. u.). Im Schwanz ist dieser Außenwulst nur an den Seiten zu erkennen (Fig. 11); dorsal hindert die angegebene Abplattung und ventral das untere Bogenpaar seine Entwicklung. In der Halsgegend, wo diese Einflüsse zurücktreten, zeigt sich der Außenwulst als eine unzweifelhaft ringförmige Bildung (Fig. 12).

Eine zweite gleichzeitige Veränderung am Intervertebralring besteht darin, dass seine helle Innenzone sich aus dem Bereich der primären Wirbelkörper zurückzieht und sich auf Kosten der längsgefaserten Schicht nach außen hin verdickt; ihr Durchschnitt, früher plan-konvex im Sinne eines Fingerringes, wird daher nunmehr kreisförmig (Fig. 4, 5). Dem entsprechend sind die centralen Theile der Wirbelkörperenden vorgewachsen und haben die oben beschriebene Bikonkavität beseitigt; die hinteren Wirbelenden sind sogar konvex geworden, die vorderen im Rumpf und im Anfang des Schwanzes schwach konkav, im übrigen Schwanz ziemlich eben. Die zwischenliegenden Intervertebralringe haben in Folge dessen eine gleichmäßigere Dicke in der Längsrichtung der Wirbelsäule gewonnen.

Die weitere Umbildung des Intervertebralringes erfolgt hauptsächlich durch eine Veränderung seines Gewebes. Während die longitudinalen Fasern allmählich verschwinden, runden sich seine Zellen ab und passen sich denen des anstoßenden vorderen Wirbels an, so dass ihre frühere Abgrenzung gegen einander zuletzt ganz aufhört (Fig. 6, 7). Noch auffälliger ist dieselbe Anpassung des Außenwulstes, der dadurch zuerst mit dem vorausgehenden Wirbelkörper und später mit dem Intervertebralring verschmilzt; gegen den folgenden Wirbelkörper bleiben aber Intervertebralring und Außenwulst durch eine dünne konvex-konkave Lage länglicher, quergestellter Zellen gesondert (Fig. 7). Auch an der Außenseite entwickelt sich eine scharfe Grenze zwischen dem neuen, erweiterten Intervertebralring und dem folgenden Wirbelkörper in Form einer Rinne, in der das frühere lockere Gewebe des Außenwulstes unverändert blieb. Eine ähnliche, aber viel flachere Rinne befindet sich auch an der vorderen Grenze des früheren Außenwulstes und dient noch längere Zeit dazu, die Lage der ursprünglichen intervertebralen Theile zu bestimmen.

Unterdessen hat die noch zu beschreibende Verkalkung der

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

primären Wirbelkörper begonnen, die von deren Mitte aus nach den Enden fortschreitet; am hinteren Ende erreicht sie alsbald die Grenze des Intervertebralringes, am vorderen Ende macht sie aber in einem gewissen Abstande von dem Intervertebralringe Halt, worauf das davorliegende Endstück des Wirbelkörpers sich in dasselbe knorpelähnliche, an den Rändern weichere und dunklere Gewebe verwandelt, wie es der Intervertebralring aufweist. In Folge dessen zeigen die Föten mittleren Alters (Fig. 7) zwischen den verkalkenden mittleren Abschnitten je zweier auf einander folgender Wirbelkörper eine durchweg gleichartige, knorpelähnliche Verbindungsmasse derselben, die durch eine zellige quere Scheidewand in zwei an einander geschlossene wulstige Ringe getheilt ist: 1) einen vorderen, der aus der Verbindung des ursprünglichen Intervertebralringes mit dem größten Theil des Außenwulstes hervorgegangen ist und durch fortschreitende Verschmelzung mit dem anderen Wirbelkörper zu dessen hinterem Gelenkkopf wird, und 2) einen hinteren Ring, der als das ursprüngliche Vorderende seines Wirbelkörpers zu dessen Gelenkpfanne wird. Die Gelenkpfanne wird später namentlich bei Anguis noch dadurch vergrößert, dass die erwähnten Reste des Außenwulstes sich ihrem Rande anschließen und ebenfalls verknorpeln, wodurch auch die Außenfläche des Gelenkkopfes von der Gelenkpfanne überdeckt wird (Fig. 16). Die Scheidewand zwischen diesen beiden Theilen erhält sich bei Lacerta noch bis nach dem Ausschlüpfen der Jungen; dagegen zeigt sich schon bei mittelgroßen Föten von Anguis ein feiner Spalt in jener Scheidewand, die spätere Gelenkhöhle, die beide Wirbelkörper definitiv und vollständig trennt[1].

Solche unverkennbare intervertebrale Gelenkanlagen veranlassten Gegenbaur, der den Aufbau der Saurierwirbel zuerst eingehend schilderte (10), den Zwischenraum zwischen den verkalkenden Abschnitten zweier Wirbelkörper als »Intervertebralknorpel« zu bezeichnen, aus dessen Quertheilung Gelenkkopf und Gelenkpfanne hervorgingen. Die viel weiter zurückliegenden Stufen haben uns aber gezeigt, dass dieser Intervertebralknorpel weder eine einheitliche noch eine ursprüngliche Bildung ist und daher einen besonderen

[1] Im hinteren Theil des Schwanzes sind beide Gelenkenden mehr oder weniger eben begrenzt; dort unterbleibt auch die eben beschriebene Vergrößerung der Gelenkfläche und die Spaltbildung. — Leydig's Angabe (16, p. 55), dass die letzten Schwanzwirbel von Lacerta amphicöl seien, ist mir unerklärlich; ich finde dort und bei Anguis (gegen J. Müller) dieselbe Gelenkbildung wie an den vorausgehenden Wirbeln.

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

Namen gar nicht beanspruchen kann. Die älteste intervertebrale Bildung ist vielmehr der faserige Intervertebralring, der bei den Vorfahren unserer heutigen Lacertiden und nächstverwandten Saurier als Intervertebralligament diente, und darauf unter entsprechender Form- und Gewebsveränderung mit dem vorausgehenden Wirbelkörper als dessen Gelenkkopf verschmolz, während die sich von ihm allmählich trennende Gelenkpfanne aus dem folgenden ursprünglichen Wirbelkörper hervorgeht.

Gegenüber der Vorstellung von dem Intervertebralknorpel, der angeblich nur der unverkalkte Rest eines kontinuirlichen perichordalen Knorpelrohres wäre, jedoch bei dem successiven Fortschritt der Verkalkung von der Mitte zu den Enden der Wirbel überhaupt keine bestimmten Grenzen haben kann, unterscheidet sich die von mir nachgewiesene Entwicklung der intervertebralen Theile auch dadurch, dass die Sonderung und Trennung der Wirbelkörper nicht erst durch die Gelenkbildung herbeigeführt wird, sondern von vorn herein angelegt ist, im Zusammenhang mit der ursprünglichen Sonderung des Intervertebralringes. Seine spätere Verschmelzung mit einem der beiden Wirbelkörper hebt aber jene Trennung nicht auf, die ja in der Gelenkspalte fortdauert, sondern beseitigt nur eine besondere intervertebrale Bildung.

Der Umstand, dass Gegenbaur seine Untersuchungen an jenen späten Entwicklungsstadien begann, beeinflusste auch seine Vorstellung von den Beziehungen der Wirbelkörper und Wirbelbögen, die nach ihm in ungesondertem Zusammenhang angelegt würden und sich alsdann einheitlich in Knorpel und Knochen verwandelten. Dieser Ansicht schloss sich neuerdings auch Corning an (5); denn obwohl er von einer »äußeren Chordascheide« (Perichordalschicht) spricht, lässt er sie doch noch vor der Sonderung der Wirbelkörper, also schon in ihrer ersten Anlage mit den Wirbelbögen verschmelzen. Noch weiter ging Ebner (8), der nicht nur eine selbständige Anlage beider Wirbelelemente leugnet, sondern die Wirbelkörper geradezu aus zwei getrennten lateralen Knorpelstücken, d. h. nach seinen Abbildungen aus den Bogenbasen hervorgehen lässt. — Wie ich zeigte, unterscheidet sich aber im ersten Anfange der Wirbelbildung die Perichordalschicht der primären Wirbelkörper durch ihre koncentrisch um die Chorda gelagerten Spindelzellen sehr deutlich von den anliegenden Bogenbasen mit ihren runden Zellen; und wenn sich diese Sonderung später verwischt, so geschieht es doch keineswegs durch eine in allen Theilen gleiche Gewebsmetamorphose, ganz

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

abgesehen davon, dass die oben (p. 346) erwähnten Grenzrinnen zwischen Körper und Bögen noch lange und bisweilen dauernd ihre ursprüngliche Sonderung kennzeichnen.

Die erste gewebliche Veränderung in den primären Wirbelkörpern geht Hand in Hand mit ihrem Wachsthum, wobei neben ihrer ansehnlichen Verlängerung und der Verdickung ihrer Enden merkwürdigerweise eine, Anfangs selbst absolute Verdünnung des Mittelstückes einhergeht, weil die Perichordalzellen dort sich aus der mehrfachen Schichtung bis zu einer oder zwei Lagen aus einander ziehen und so offenbar zum Längswachsthum des Wirbels beitragen, das man sonst nur von den Enden ausgehen ließ (Fig. 1, 4, 6, 7). Während dieser Veränderung behalten die Zellen in der nächsten Umgebung der Chorda, also an jenem dünnen Mittelstück, durchweg ihre gestreckte Form und koncentrische Lagerung; wo sie aber bei der zunehmenden Verdickung der Perichordalschicht gegen die Wirbelenden hin sich von der Chorda entfernen, passen sie sich allmählich den Zellen der Wirbelbogenbasen an und werden ebenfalls rund. Dann beginnt in der Wirbelmitte eine Aufhellung und Vergrößerung der Zellen, die in Folge dessen sich gegenseitig abplatten, polygonal werden; diese Veränderung setzt sich allmählich gegen die Wirbelenden und in die Wirbelbögen fort. An den Enden selbst, nämlich vorn an der Gelenkpfanne und hinten an der Grenze gegen den künftigen Gelenkkopf, sowie in einem kurzen Stück der Bögen nach außen von ihren Basen entsteht durch die Ansammlung einer mehr oder weniger reichlichen Grundsubstanz, die sich allmählich aufhellt und schwächer färbt, ein wirklicher Hyalinknorpel (Fig. 8, 9, 13—15). Vertebralwärts davon erreicht aber das Gewebe der primären Wirbelkörper und der Bogenbasen niemals dasselbe Knorpelstadium, da es von der Wirbelmitte aus, wo die großen und polygonalen hellen Zellen sich zuerst zeigten, alsbald zu verkalken beginnt. Zuerst erscheint eine periostale Knochenlamelle über und unter dem primären Wirbelkörper und den ihn seitlich fortsetzenden Bogenbasen, und in der Längsrichtung von der Gelenkpfanne bis an den Gelenkkopf (Fig. 7, 13); dann verkalkt die vorher kaum sichtbare, netzartig dünne Grundsubstanz zwischen den Zellen, worauf dieses Gewebe an einzelnen Stellen zu einer breiigen Masse einzuschmelzen beginnt und so die Bildung des Knochenmarkes einleitet (Fig. 10, 16). Nur in der Mitte des Wirbels fließt der Periostknochen dort, wo er außerhalb des Bereiches der Bogenbasen die

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

dünne Perichordalschicht unmittelbar berührt, mit ihr zu einem primären Knochen zusammen (Fig. 13—15). Es liegt auf der Hand, dass diese letztere Art von Knochenbildung sich mit der Annahme nicht gut verträgt, dass ihr ein wirklicher Hyalinknorpel vorausging.

Die Wirbelbögen verhalten sich jenseits der geschilderten hyalinknorpeligen Grenzzone ihrer Basen etwas anders als die Wirbelkörper, in so fern sie vor dem Beginn der Verkalkung einen halbknorpeligen Zustand durchlaufen. Dann erscheinen dort ebenfalls die polygonalen großen Zellen mit der netzartigen Verkalkung und dem Periostknochen, worauf die Markbildung als Unterlage des definitiven Knochens anfängt. Überall bleibt zwischen dem Mark und dem Hyalinknorpel eine intakte Verkalkungszone übrig.

Kurz zusammengefasst würde das Ergebnis dieser Beobachtungen so lauten: 1) der primäre Wirbelkörper und die ihm angeschlossenen Bogenbasen verknöchern, ohne dass ihr Gewebe vorher durchweg ein hyalinknorpeliges geworden ist, ein solches bildet sich nur an den Gelenkenden; 2) kurz vor der inneren Verknöcherung erscheint ein periostaler Knochen; 3) in den Wirbelbögen außerhalb des sekundären Wirbelkörpers geht die Knorpelbildung etwas weiter als in diesem, und an der Grenze zwischen beiden Theilen, bez. zwischen den Basen und den aufsteigenden Stämmen der Wirbelbögen entwickelt sich sogar eine vollkommene Knorpelzone, die bis nach dem Fötalleben bestehen bleibt und eine Abgliederung der Wirbelbögen vortäuschen kann. Es geht daraus hervor, wie wenig die bisher angenommene Gleichartigkeit der Gewebsbildung und namentlich der Knochenbildung innerhalb des ganzen Wirbelbogens zutrifft.

Es ist hier noch eine Besonderheit bei der Verknöcherung unserer Saurierwirbel zu erwähnen. Im Grunde der mehrfach erwähnten Grenzfurche zwischen dem primären Wirbelkörper und den Bogenbasen und ungefähr in der Mitte der Wirbelkörper wird der Periostknochen über und unter der Wirbelbogenbasis nur unvollkommen angelegt und verschwindet während der Einleitung zur Markbildung vollständig, so dass die Markmasse oben und unten frei daliegt und, da sie an den übrigen Seiten von verkalktem Gewebe umgeben ist, als die Ausfüllung eines kurzen Kanales erscheint, der jederseits den Wirbelkörper in senkrechter Richtung durchbohrt und sehr lange, bei manchen Sauriern selbst dauernd bestehen bleibt (Fig. 8, 14). Letzteres habe ich bei Lacerta und Anguis selten, häufiger bei Pseudopus und regelmäßig bei Ascalaboten angetroffen

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

(Textfigur 3). Natürlich dringen später auf diesem Wege Blutgefäße in die Wirbel; der beschriebene Kanal ist aber vor anderen Gefäßkanälen durch die Regelmäßigkeit seines Vorkommens und seiner Lage ausgezeichnet, indem er die Mitte des primären Wirbelkörpers und der ganzen Wirbelbogenbasis sowie die Grenze zwischen beiden bezeichnet.

Über das Schicksal der Chorda während des Fötallebens ist nur wenig zu sagen. Ihre Zusammenschnürung durch den nach innen vorwachsenden Intervertebralring bez. Gelenkkopf, der dadurch aus der Ringform in die Scheibenform übergeht, erfolgt bei Lacerta mehr gleichmäßig koncentrisch, bei Anguis mehr von der Seite her, und geht so weit, dass in den eben ausgeschlüpften Jungen das zusammengeschnürte Stück fadendünn, bei Lacerta und Ameiva übrigens daneben noch deutlich spindelförmig geworden ist (Fig. 9, 10). Der vertebrale Chordarest hat ebenfalls die Form einer Spindel, ist aber vorn abgerundet, hinten spitz; von dieser hinteren Spitze aus verkürzt sich die Spindel, so dass sie namentlich in den kurzen Wirbeln zuletzt nur die vorderen $^2/_3$ oder selbst die Hälfte der ganzen Wirbellänge einnimmt (Fig. 16). In Folge des frühen Erscheinens der Gelenkspalte bei Anguis lässt sich feststellen, dass die erste Zusammenschnürung der Chorda vollständig im Gelenkkopf liegt.

In der Mitte des vertebralen Chordaabschnittes der Schwanzwirbel entwickelt sich bei Lacerta ein kompaktes, großzelliges Gewebe, das nach dem Befunde bei einer jungen Ameiva zu schließen, allmählich die ganze Spindel durchsetzt und dort wahrscheinlich eine Verknöcherung vorbereitet (Fig. 7—10). Einen Knorpel kann ich darin so wenig sehen wie Gegenbaur. Obgleich es wahrscheinlich ist, dass auch die Chorda von Anguis eine ähnliche Umbildung erfährt, fand ich doch selbst bei jungen Blindschleichen in der Chordaspindel nur eine dünne quere Scheidewand aus zusammengepressten Membranen des Gallertkörpers und an ihrer Peripherie einige wenige von den großen Zellen (Fig. 16).

2. Die Wirbelbögen.

Die Basen der oberen Wirbelbögen schließen sich, wie schon erwähnt, seitlich an den primären Wirbelkörper an, und nur in einiger Entfernung hinter dem Sacrum rücken sie mehr hinauf, so dass sie auch später noch sich vom primären Wirbelkörper unterscheiden lassen. Aber auch in den übrigen Wirbeln geht die Her-

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

stellung der sekundären Wirbelkörper langsam vor sich; denn die rollenförmigen primären Wirbelkörper treten Anfangs zwischen den Bogenbasen noch deutlich hervor, bis die Verdickung der letzteren die muldenförmigen Grenzfurchen ausfüllt. Die Knorpelzonen an der Außenseite der verknöchernden Bogenbasen bezeichnen den Anfang des Bogentheils, der später allein der Wirbelbogen heißt. Diese das Rückenmark umwachsenden Bogentheile sind eben so breit wie ihre Basen, daher nicht cylindrisch, sondern plattenförmig, und sie vereinigen sich paarweise in derselben Breite über dem Rückenmark, also nicht in einem Punkt, sondern in einer längeren Naht.

So einfach erscheint die Bogenbildung aber nur in den Rumpfwirbeln; aus den jüngeren Entwicklungsstufen der Schwanzwirbel ergiebt sich dagegen ein ganz anderer Aufbau der oberen Wirbelbögen unserer Saurier. Doch lässt sich diese Entwicklung an Durchschnitten allein nicht vollkommen verfolgen; viel übersichtlicher sind vielmehr die ganzen fötalen Schwanzwirbelsäulen, die man durch Maceration freigelegt hat und im Ganzen untersucht. Denn da die Ausbildung der Wirbel von vorn nach hinten fortschreitet, so zeigt die ganze Wirbelreihe alle Entwicklungsstufen in kontinuirlichem Übergang.

Ich beginne mit den Föten von Lacerta viridis. Wenn man eins der eben bezeichneten Präparate der Schwanzwirbelsäule (Fig. 18) von hinten her und in der Seitenansicht durchmustert, so überzeugt man sich leicht, dass jeder Wirbelbogen, der später als eine breite Platte erscheint, aus zwei getrennten, hinter einander aufwachsenden und annähernd cylindrischen Spangen hervorgeht, die trotz ihrer sonstigen Verschiedenheit als gleichwerthige obere Wirbelbögen aufzufassen sind, da sie in ihren allgemeinen Lagebeziehungen zum primären Wirbelkörper, zum Rückenmark und zu den Seitenfortsätzen durchaus übereinstimmen. Der vordere dieser Wirbelbögen entwickelt sich früher und vollkommener als der hintere; er sitzt mit seiner Basis auf der vorderen Hälfte des Wirbelkörpers[1], krümmt sich in einer senkrechten Querebene um das Rückenmark und biegt dann unter einem annähernd rechten Winkel

[1] Gegenbaur kennt bei Lacerta und Anguis nur einen Wirbelbogen auf jeder Seite des Wirbels, und lässt ihn Anfangs in der Mitte des letzteren aufsitzen, später aber nach vorn rücken (10, p. 42, 44). Das, was Gegenbaur in seiner Fig. 2, Taf. IV, als Wirbelbogenbasis bezeichnet, ist jedoch der oben beschriebene, noch mit Markzellen gefüllte Kanal der vereinigten Basen.

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

nach hinten um. Dieser hintere Bogenschenkel verläuft aber weder genau horizontal, und noch weniger in einer Sagittalebene, sondern divergirt mit seinem Gegenstück von vorn nach hinten und ein wenig nach oben.

Von der Umbiegungsstelle unseres Wirbelbogens entwickelt sich ferner noch ein vorderer Schenkel, der aber viel kürzer ist als der hintere und im umgekehrten Sinn mit seinem Gegenstück divergirt. Die Enden jedes hinteren Schenkelpaares stoßen mit denen des vorderen Schenkelpaares vom folgenden Wirbel in einem nach außen vorspringenden stumpfen Winkel zusammen und bilden mit ihnen die sogenannten schiefen oder Zwischenbogengelenke. Zwischen beiden zu einem Gelenk gehörigen Enden entwickelt sich eine dunkle, weiche Verbindungsmasse, die die Spitze des Winkels bildet; erst später wächst das Ende des vorderen Wirbels dachziegelförmig über das andere Ende hin, wobei die Verbindungsmasse sich schlingenförmig zwischen sie legt und sich in die beiden Gelenkenden sondert.

Kurz vor dem Gelenkende lässt der hintere Schenkel einen medialen Fortsatz hervorwachsen, der schräg nach hinten und innen aufsteigt und folglich mit seinem Gegenstück konvergirt (Fig. 20 bis 22). Zwischen beiden Fortsätzen befindet sich ein dichteres Gewebe, das rückwärts in eine Spitze ausläuft und in der Medianebene von einem dünnen, fadenförmigen Zellenstrang durchzogen wird, der sich von einem Wirbel zum anderen und so über die ganze Wirbelsäule kontinuirlich hinzieht. Ich halte ihn für ein Homologon des elastischen Längsbandes der Fische.

Nach dieser Beschreibung bildet also der vordere Wirbelbogen einen aufsteigenden, in einer senkrechten Querebene gekrümmten Stamm und je einen kürzeren vorderen und einen längeren hinteren Schenkel, die vom oberen Ende des Stammes mit einander und mit ihren Gegenstücken nach außen und oben divergiren. Dazu kommt dann noch der mediale, ganz über dem Rückenmark liegende Fortsatz. Alle diese Theile sind bereits angelegt, wenn der zweite, hintere Wirbelbogen in der Schwanzwirbelsäule von Lacerta erscheint, um als eine halb rudimentäre Bildung nur einen Theil des von dem ersten Bogen hergestellten Gerüstes zu verstärken. Er zeigt sich zuerst als ein kleines, aus dem beschriebenen knorpelähnlichen Gewebe bestehendes Stück, das unmittelbar hinter der vorderen Wirbelbogenbasis und mit dieser allmählich verschmelzend ebenfalls dem primären Wirbelkörper aufsitzt und parallel zum anderen Bogen

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

in die Höhe wächst (Fig. 18, 19). Schließlich erreicht dieser zweite dünne und cylindrische Bogen den hinteren Schenkel des ersten Bogens, wodurch zwischen allen diesen Theilen eine ovale Öffnung geschaffen wird. Mit dem fortschreitenden Wachsthum der Wirbelbögen verschmälert sich diese Öffnung bis zu einer Spalte, die am dritten Schwanzwirbel derselben Föten schon ganz verwachsen ist. Die nach vorn folgenden Wirbelbögen sind einfach, haben aber die Breite wie jene doppelten Bögen zusammen, und ihre ebenfalls über die ganze Länge des Wirbels ausgedehnten Basen zeigen innen und außen eine Einbuchtung als Merkmal einer eigentlichen Doppelanlage, was auch noch durch die Anlagen der Seitenfortsätze der drei ersten Schwanz- und der Sacralwirbel bestätigt wird (s. u.). Ich schließe daraus, dass die definitiven Wirbelbögen von Lacerta durchweg aus je zwei hinter einander liegenden Bögen zusammengesetzt sind, einem vollständigen vorderen und einem mehr rudimentären hinteren, der aber nur an der Bildung des aufsteigenden Bogenstammes betheiligt ist. Im Schwanz kann dies direkt beobachtet, im Rumpf nur durch Vergleiche erschlossen werden.

Die Entwicklung des vorderen Hauptwirbelbogens habe ich so weit beschrieben, dass die mit allen Fortsätzen versehenen beiderseitigen Stücke über dem Rückenmark einander entgegenwachsen, sich aber dort noch nicht verbunden haben. Projicirt man eine Serie von Frontaldurchschnitten dieser Stücke in eine Flächenfigur (Fig. 20), so bilden die schrägen Bogenschenkel jederseits eine knieförmig gebogene Spange, deren Enden in den schiefen Gelenken liegen, und deren am weitesten gegen die Medianebene vorspringendes Knie dem Ende des aufsteigenden Bogenstammes entspricht. Dennoch kommt, wie weitere derartige Projektionen lehren (Fig. 21, 22)[1], die erste Verbindung nicht zwischen diesen beiderseitigen Vorsprüngen zu Stande, sondern zwischen den medialen Ästen, die, aus den hinteren Schenkeln hervorwachsend, als die eigentlichen Enden des ganzen Bogens nach hinten und oben konvergiren und endlich in der bezeichneten Spitze der vorläufigen Verbindungsmasse zusammenstoßen. Aus dieser ihrer Vereinigung geht der eigentliche Dornfortsatz hervor. Darauf erst erreichen sich die einander genäherten Enden der Bogenstämme und bilden dadurch einen

[1] Die Dorsalansichten ganzer macerirter Wirbelsäulen bestätigen die Projektionsbilder, sind aber aus technischen Gründen weniger brauchbar als die letzteren.

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

zweiten Schluss der Wirbelbögen. Zwischen ihm und dem Dornfortsatz bleibt im Wirbeldach ein länglicher medianer Schlitz von spindelförmiger Gestalt zurück, der sich allmählich durch Nahtbildung schließt. Aus dieser Naht erhebt sich in der Folge eine scharfkantige Leiste, die rückwärts in den Dornfortsatz ausläuft und von diesem dann nicht gut unterschieden werden kann (vgl. Textfigur 1). Der Vorderrand des ganzen Wirbeldaches bleibt ausgeschweift, da er unmittelbar aus den divergirenden vorderen Wirbelbogenschenkeln hervorgeht; von der ursprünglichen Divergenz der hinteren Schenkel erhält sich nur ein schwacher Rest unter dem überragenden Dornfortsatz.

In Folge der angegebenen Entwicklung der Wirbelbögen weicht der ganze Wirbelkanal von einer cylindrischen Form recht merklich ab; am engsten zwischen den aufsteigenden Stämmen der vorderen Wirbelbögen, erweitert er sich davor und dahinter bis zur Intervertebralgegend ganz erheblich (Fig. 19). Anfangs, so lange das Rückenmark den Wirbelbögen ziemlich dicht anliegt, wird es von diesem Wechsel in der Lichtung des Wirbelkanals natürlich direkt beeinflusst, wie seine regelmäßigen, namentlich in der dorsalen Hälfte bedeutenden Einschnürungen und Erweiterungen beweisen. Während der folgenden Ausdehnung des Wirbelkanals verlieren sie sich aber sehr schnell.

Die unteren Bögen des Schwanzes beginnen bei Lacerta in der Regel am dritten, seltener am zweiten Schwanzwirbel (bei Anguis vom zweiten Sacrale an); gelegentlich vereinigt sich das vorderste dieser Bogenpaare nicht zu einem Dornfortsatz, sondern bleibt klaffen. Die Basen dieser Bögen sitzen unten seitlich dem Intervertebralring an und wachsen unter ihm mit zugeschärften Rändern einander entgegen (Fig. 11), so dass jedes Bogenpaar einen dreieckigen, für die caudalen Stammgefäße bestimmten Raum allseitig umschließt. Da die Anlagen der unteren Bögen aus demselben Gewebe bestehen wie die Anlagen der oberen Bögen, so ist ihre Sonderung von dem faserigen Intervertebralring besonders deutlich.

Bei Lacerta bleiben die unteren Bögen auch im erwachsenen Thier intervertebral sitzen, bei Anguis verschmelzen sie mit je dem vorderen Wirbelkörper. Dennoch tragen sie in beiden Fällen dieselben Muskelsepten wie der folgende obere Bogen. Die caudalen unteren Bögen unserer Saurier gehören also stets je dem hinteren Wirbel an.

Die oberen Wirbelbögen der Blindschleiche unterscheiden

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

sich dadurch von denen der Lacerten, dass beide, der vordere und der hintere, gleich stark sind und so dicht neben einander verlaufen, dass sie sich gleich Anfangs berühren und mit einander verschmelzen, ohne jemals, so weit ich sah, eine Öffnung zwischen sich frei zu lassen (Fig. 17, 23). Da sie aber nur in einem schmalen Streifen zusammenhängen und daher an der Außen- wie an der Innenseite tiefe Grenzfurchen bilden, ist ihre Duplicität unverkennbar. Auch an den jüngsten von mir untersuchten Föten war der hintere Wirbelbogen bereits in Verbindung mit dem oberen Schenkel; auf Sagittaldurchschnitten sieht es selbst so aus, als wenn der vordere Wirbelbogen in den vorderen Gelenkfortsatz, der hintere dagegen in den hinteren Gelenkfortsatz ausläuft. Ich bin aber nicht im Stande, irgend welche Merkmale dafür anzugeben, dass der hintere Wirbelbogen von Anguis im Gegensatz zu demjenigen von Lacerta, irgend einen Antheil an der Bildung des bezüglichen oberen Schenkels hat.

Wenn nun die Blindschleiche zum direkten Nachweise der doppelten Wirbelbögen weniger geeignet ist als Lacerta, so bietet sie dagegen sehr gute indirekte Belege für diese Doppelbildung in der Entwicklung der caudalen Seitenfortsätze. Am einfachsten liegen die Verhältnisse in den mittleren Schwanzwirbeln von Anguis, wovon man sich an einer Anzahl von Frontaldurchschnitten desselben siebenten Schwanzwirbels eines jüngeren Fötus überzeugt (Fig. 17). Die verschmolzenen doppelten Bögen sind innen und außen durch Furchen deutlich geschieden. In ihrer unteren Hälfte wird die äußere Furche dadurch vertieft, dass beide Bögen leistenförmig vorspringen; diese Vorsprünge sind nun, wie die tieferen Schnitte beweisen, schon die Wurzeln von paarigen Seitenfortsätzen, die sich schräg abwärts verlängern und darauf mit ihren Enden zu einem einfachen Fortsatz vereinigen, wodurch die Ausbuchtung zwischen ihren Wurzeln in ein rundliches Loch verwandelt wird. Durch diese senkrechten Löcher der caudalen Seitenfortsätze treten keine Blutgefäße hindurch, auch verwachsen sie später größtentheils vollständig. Nur bei Pseudopus bleiben sie vom sechsten Schwanzwirbel an erhalten. Da sie nun nicht durch Blutgefäße hervorgerufen, sondern die sie einschließenden Knochenspangen selbständige Bildungen sind, die auf jeder Seite eines Wirbels paarig aus den beiden deutlich unterscheidbaren Wirbelbogenbasen hervortreten, so müssen die fertigen Seitenfortsätze der Schwanzwirbel von Anguis und jedenfalls auch von Pseudopus als Doppelbildungen aufgefasst werden, deren hinter einander liegende Einzelstücke unter dauernder oder vorübergehen-

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

der Bildung eines Foramen transversarium mit einander verschmelzen und genetisch auf die doppelten Wirbelbögen zurückzuführen sind.

Verfolgt man nun die eben beschriebenen caudalen Seitenfortsätze von Anguis nach vorn zu, so stößt man an den ersten Schwanzwirbeln und den Sacralwirbeln auf bemerkenswerthe Abänderungen, die sich erst mit Hilfe von Sagittaldurchschnitten ganz verstehen lassen (Fig. 24). Am dritten Schwanzwirbel (c^3) liegen alle Theile noch so wie es für die hinteren Schwanzwirbel beschrieben wurde: die beiden Seitenfortsätze entspringen neben einander von den beiden Wirbelbogenbasen ihrer Seite, verlaufen in gleicher Höhe nach außen und umschließen dabei ein freilich stark verengtes Foramen transversarium, das von keinem Gefäß durchsetzt wird. Die Vene, die unter dem Wirbel hervorkommt, verläuft längs der Grenze beider Fortsätze und auch unter dem Foramen nach außen, um sich dann an die Hinterseite des einfach gewordenen Fortsatzes zu begeben. — Am zweiten Schwanzwirbel (c^2) kommt es nicht mehr zur Bildung eines Foramen transversarium, obgleich die an einander geschmiegten Seitenfortsätze noch kenntlich gesondert sind. Bevor sie aber in die einfache Spitze auslaufen, erhebt sich der vordere Fortsatz merklich über den hinteren, der sich wieder unter jenen vorschiebt. — Am ersten Schwanzwirbel (c^1) und den beiden Sacralwirbeln (s^1, s^2) beginnt dieselbe Drehung der beiden Seitenfortsätze gleich nach ihrem Ursprung, so dass sie aus der Lage hinter einander, die an den hinteren Schwanzwirbeln die ausschließliche ist, in eine solche über einander übergehen, wobei immer der vordere Fortsatz zum oberen wird. Nach ihrer Vereinigung divergiren sie wieder in zwei Spitzen, was sich im postfötalen Leben eigentlich nur am zweiten Sacralwirbel erhält[1]. An allen drei Wirbeln ist das Foramen transversarium vorhanden und groß an beiden Sacralwirbeln, kleiner am ersten Schwanzwirbel; es ist etwas schräg von hinten und außen nach vorn und innen gerichtet und wird von einer Vene durchsetzt, die aus dem sogenannten Caudalherz entspringt. An den Sacralwirbeln erwachsener Blindschleichen ist dieser Bau ihrer Seitenfortsätze noch gut zu erkennen; nur sind die Foramina transversaria so verkleinert, dass ohne Kenntnis der Entwicklung sie für gleichgültige Gefäßkanäle gehalten werden könnten (Textfiguren 1 und 2).

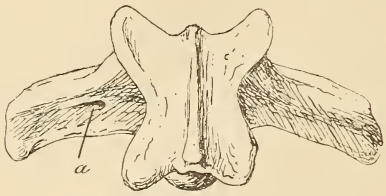
Endlich ist für alle genannten Seitenfortsätze hervorzuheben, dass

---

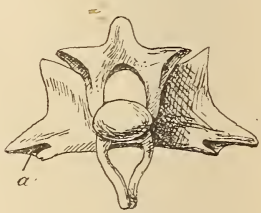
[1] Diese zwei Spitzen veranlassten schon Leydig zu der Bemerkung, dass dieser Seitenfortsatz aus zwei Hälften zusammengesetzt sei (16, p. 33.)

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

sie im fötalen Zustande eine deutliche Sonderung in einen proximalen und einen distalen Abschnitt erkennen lassen. Die Grenze liegt im Bereich des For. transversarium und wird durch eine weiche Gelenkanlage gebildet, die sich jedoch später zurückbildet (Fig. 17). Immerhin ist diese Erscheinung nicht ohne Bedeutung. Untersucht man nämlich den letzten Präsacralwirbel von Anguis, so findet man noch die doppelten Wirbelbogenbasen, aber von den doppelten Seitenfortsätzen nur noch den vorderen, der jedoch ebenfalls die Gelenkanlage enthält, so dass an der vollkommenen Homologie dieser



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Textfig. 1. Erster Sacralwirbel der Blindschleiche von oben. Textfig. 2. Zweiter Sacralwirbel desselben Thieres von hinten. *a*, Foramen transversarium.

Gliederung mit derjenigen jedes Seitenfortsatzes der sacralen und caudalen Wirbel nicht zu zweifeln ist. Bei Anguis trennt sich nun das distale Stück des präsacralen Seitenfortsatzes zu einer Rippe ab, während ich bei Pseudopus bald eine freie Rippe, bald einen eben so langen ungegliederten Seitenfortsatz am Präsacralwirbel fand, der einmal sogar auf einer Seite die beiden Zacken einer Doppelbildung trug. Ich schließe daraus, dass die caudalen und sacralen Seitenfortsätze von Anguis und Pseudopus ursprünglich aus je einer Rippe und einem Rippenträger (Querfortsatz) bestanden; da beide aus Doppelanlagen hervorgingen, die bis auf die Gelenkenden mit einander verschmolzen, so blieb zwischen dem gegabelten Rippenträger und der gegabelten Rippe das For. transversarium zurück, das nach der Rückbildung des Gelenkes entweder ebenfalls verschwand oder als Durchbohrung des ungegliederten, einfachen Seitenfortsatzes erscheint.

Erst auf Grund der bei Anguis festgestellten Bildung der sacralen und caudalen Seitenfortsätze lassen sich diejenigen von Lacerta verstehen; denn ihre Variabilität ist so groß, dass aus ihnen allein eine richtige Vorstellung über ihren genetischen Aufbau nicht gewonnen werden kann. — Im Zusammenhange damit, dass die hinteren Wirbelbögen jedes Schwanzwirbels von Lacerta rudimentär sind, erscheinen auch ihre (hinteren) Seitenfortsätze häufig unvoll-

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

kommen entwickelt; und zwar fehlen sie entweder ganz oder sind nur durch ein Band vertreten, das später, wie mir scheint, ebenfalls verschwindet, oder endlich sie sind mit dem vorderen Seitenfortsatz völlig verschmolzen.

1) Der völlige Schwund der hinteren Seitenfortsätze ist die Regel für die Schwanzwirbel von Lacerta vom vierten oder fünften an rückwärts; am vierten bis sechsten Schwanzwirbel kommen daneben die bandförmigen rudimentären hinteren Seitenfortsätze und selbst normale Doppelbildungen mit einem For. transversarium vor. 2) Außerdem traf ich am sechsten bis achten Wirbel bisweilen gabelförmige, d. h. doppelte Seitenfortsätze an, die statt sich mit ihren Spitzen zu verbinden, nach außen etwas divergirten (Fig. 33). 3) Für die drei ersten Schwanzwirbel und die beiden Sacralia von Lacerta kann als Regel gelten, dass ihre Seitenfortsätze allerdings doppelt angelegt, aber an ihrer Oberseite völlig verschmolzen sind, so dass nur noch eine Grube oder Rinne an der Unterseite des Fortsatzes als letzter Rest des For. transversarium zurückbleibt. Tiefere Frontaldurchschnitte durch solche Fortsätze können daher eine Durchbohrung oder eine Gelenkbildung, oberflächliche Durchschnitte ganz einfache Bildungen vortäuschen (Fig. 8). Erst die vollständigen Schnittserien entscheiden darüber, ob diesen Seitenfortsätzen überhaupt Doppelbildungen zu Grunde liegen, und wenn dies der Fall ist, ob die angegebene Verwachsung oder ein von einem For. transversarium durchbohrter Seitenfortsatz wie bei Anguis vorliegt. Diese letztere normale Bildung habe ich aber nur am ersten Schwanzwirbel von Lacerta häufig, an den Sacralwirbeln dagegen niemals angetroffen[1].

Über den queren Zerfall der meisten Schwanzwirbel unserer Saurier, denen sich bekanntlich noch andere Formen anschließen [vgl. Stannius, Hyrtl, Gegenbaur (50), Leydig, Cope (4, p. 193)] kann ich nichts weiter anführen, als dass er weder eine ursprüngliche Bildung noch der Ausdruck einer Doppelanlage der ganzen Wirbel ist. Denn er vollzieht sich erst an den jungen Thieren und verläuft am aufsteigenden Bogen allerdings längs der Grenze der ursprünglichen doppelten Bögen (Fig. 10), am Wirbeldach aber mitten durch die Fortsätze des vorderen Bogens allein. Es ist daher die

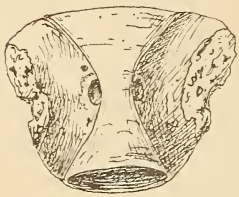
[1] Ausnahmsweise habe ich an einem Sacralwirbel von Anguis den hinteren Fortsatz durch ein Band ersetzt gefunden, so dass das For. transversarium in eine schräge Rinne verwandelt war.

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

Bezeichnung dieser beiden oberen Hälften des fertigen Wirbels als zweier Bögen (Hyrtl, Cope) nicht gerechtfertigt.

Die Wirbel der Ascalaboten.

Zur Untersuchung kamen Tarentola mauretanica und Platydactylus guttatus, die erstere Art in verschiedenen Altersstufen von ganz jungen Thieren an, die andere Art nur im Reifezustand. — Durchweg lassen sich die primären Wirbelkörper und die ihnen angefügten ursprünglichen Wirbelbogenbasen deutlich unterscheiden, weil diese sehr dünn bleiben und daher den primären Wirbelkörper in keiner Weise verdecken können (Textfig. 3). Bricht man die oberen Bogenhälften eines solchen Wirbels ab, so dass der Boden des Wirbelkanals offen da liegt, so sieht man sofort die schon an den Föten von Lacerta beschriebenen beiderseitigen Grenzfurchen, zwischen denen der primäre Wirbelkörper ganz scharf hervortritt, und dazu noch den senkrechten Kanal im Grunde der Furchen, den wir schon bei Lacerta und Anguis kennen lernten. Angesichts dieser unverkennbaren Sonderung der ursprünglichen Wirbelelemente kann bei den Ascalaboten von einem sekundären Wirbelkörper nicht die Rede sein.



Textfig. 3.
Siebenter Rumpfwirbel von Platydactylus guttatus nach Abtragung der Bögen von oben gesehen.

Bezüglich der Bildung der intervertebralen Theile habe ich der Beschreibung Gegenbaur's (10) wenig hinzuzufügen. Im Allgemeinen sind die amphicölen Wirbelkörper durch ringförmig bleibende Zwischenstücke so mit einander verbunden, dass die Chorda intervertebral am weitesten bleibt und gegen die Wirbelmitte sich verengt (Fig. 28). An dieser engsten Stelle ist sie in allen Wirbeln in ein großzelliges Gewebe verwandelt, das später knorpelähnlich wird, aber nicht wie bei Lacerta sich nach vorn und hinten ausdehnt, sondern innerhalb seiner ursprünglichen Grenzen bleibt. Die Amphicölie entspricht jedoch nicht der Form der knöchernen Wirbelkörper, d. h. die Erweiterung der Chorda folgt nicht ganz der Erweiterung des Knochens, indem der Intervertebralring sich an der Innenseite des Knochenrandes vertebralwärts vorschiebt und so die Chorda von dem Knochen abhebt. Nach Gegenbaur schnürt der Intervertebralring bei Platydactylus guttatus die Chorda so weit zusammen, dass sie sich fältelt; ich habe aber auch beim gemeinen

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

Gecko im Rumpf eine flache und breite, im Schwanz eine schmale aber tiefere intervertebrale Einschnürung gefunden. Die sehr reducirten Chordareste zweier zusammenstoßender Wirbel bilden daher nicht einen Doppelkegel, sondern eine schwach ausgeprägte und in der Mitte etwas verschmälerte Spindel mit abgerundeten Enden. Außen ist der Intervertebralring rinnenförmig vertieft.

Gegenbaur nennt das Gewebe der Intervertebralringe schlechtweg einen Knorpel, der auch unter dem Knochen sich vertebralwärts fortsetze, bei Platydactylus guttatus sogar kontinuirlich bis zum nächsten Intervertebralring etc. An Querdurchschnitten kann man sich aber leicht überzeugen, dass die Zellen dieses Gewebes langgestreckte Spindeln oder Fasern sind, die koncentrisch um die Chorda liegen, und dass namentlich in den äußeren Schichten weder Knorpelkapseln noch eine hyaline Grundsubstanz zu erkennen sind. Nur die innerste Schicht des Intervertebralringes erhält, namentlich in den Schwanzwirbeln, ein knorpelähnliches Aussehen, wodurch der Unterschied des dunkleren äußeren Fasergewebes um so deutlicher hervortritt.

Es wurde schon von den schwächlichen Basen der oberen Bögen gesprochen; während sie aber doch noch Knochenmark enthalten, fehlt dieses im aufsteigenden Bogen über dem Ursprung der Seitenfortsätze vollständig, indem dort nur die Periostknochen der Basen zu einer dünnen Knochenlamelle zusammenfließen, die sich erst in den Gelenkfortsätzen zur Aufnahme von Knochenmark eröffnet. Ich schließe daraus, dass die oberen Bögen der Ascalaboten, ähnlich wie es bei manchen Teleostiern der Fall ist (13*a*), nur an der Basis und den Gelenkfortsätzen knorpelig angelegt werden, sonst aber aus einer bindegewebigen Grundlage direkt verknöchern.

Die unteren Bögen der Ascalaboten verhalten sich im Schwanz gerade so wie bei Lacerta, d. h. sie sind als dreieckige, geschlossene Knochenrahmen den Intervertebralringen angeheftet. Da die letzteren sich aber nicht in Gelenkköpfe verwandeln, sondern relativ selbständig bleiben, so lassen sie sich mit den anhängenden unteren Bögen wie besondere Wirbelabschnitte von den knöchernen Wirbeln ablösen. Bei den Ascalaboten (ob bei allen?) setzt sich aber die Bildung unterer Bögen auch in den Rumpf fort[1]. Bei Platydactylus guttatus geschieht dies in der Weise, dass von den unteren Bögen nur die mit einander verschmolzenen Basalstümpfe übrig bleiben,

[1] Dies hat schon A. Müller, wenn auch nicht ganz genau, angegeben (17).

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

die dann als halbmondförmige Knochenspangen dem Intervertebralring anliegen. In der Halsgegend wächst aus dieser Knochenspange der untere Dorn hervor, der also als Homologon und Rudiment eines unteren Bogenpaares gelten muss. Da nun die ähnlichen unteren Dornen der Lacertiden, wie ich finde, eben so entstehen (Fig. 12), so bezieht sich die oben angegebene Homologie auch auf sie und wohl auf alle gleichen Bildungen der Reptilien und anderer Amnioten, wie es schon Leydig annahm (16, p. 55).

Über die Doppelbildungen der Wirbelbögen und ihrer Seitenfortsätze bei den Ascalaboten habe ich in Ermangelung des nöthigen Materials nichts direkt feststellen können; die Bildung der fertigen Sacralwirbel lässt aber die Zusammensetzung der Seitenfortsätze aus zwei Stücken und eine zweitheilige Basis der oberen Bögen unschwer erkennen.

Die Wirbel von Hatteria punctata.

Die Wirbelbildung von Hatteria schließt sich sehr nahe an diejenige der Ascalaboten an, stellt aber eine höhere Stufe dar, in so fern die Verengerung der Chorda durchweg weiter vorgeschritten und der Intervertebralring nach allen Seiten tiefer eingewachsen ist. Die primären Wirbelkörper von Hatteria sind ebenfalls von den oberen Bögen deutlich gesondert, aber relativ länger und weniger ausgeschweift als diejenigen von Tarentola und Platydactylus, und ihre perichordale Knochenmasse enthält sehr große Markräume. Der Intervertebralring oder richtiger die Intervertebralscheibe, eine Art von geschichtetem Faserknorpel[1], füllt einmal die Zwischenräume zwischen den abgerundeten dicken Knochenrändern aus und setzt sich dann an ihrer Innenseite vertebralwärts fort, so dass eine dünne knorpelähnliche Lamelle unter dem ganzen Knochen die einzelnen Intervertebralscheiben mit einander verbindet (vgl. Gegenbaur's Beschreibung von Platydactylus). Im Einzelnen sind jedoch die Rumpfwirbel von den Schwanzwirbeln etwas verschieden.

Die Knochenröhren der Rumpfwirbel (Fig. 25) sind in ihrer ganzen Länge von der geweblich zurückgebildeten Chorda durchzogen, doch ist dieser Kanal in der Wirbelmitte außerordentlich eng und erweitert sich erst allmählich gegen die Wirbelenden. In demselben Maße als die Knochenröhre sich erweitert, verdickt sich aber

[1] Die ringförmige Verkalkung, von der Cope spricht (3), habe ich in den Intervertebralscheiben durchaus vermisst.

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

auch der halbknorpelige Trichter, der als Fortsetzung der Intervertebralscheibe im Knochentrichter steckt, so dass die Form des letzteren noch viel weniger als bei den Ascalaboten die Form des Chordarestes bestimmt. Intervertebral wird der letztere von der Intervertebralscheibe so weit zusammengedrückt, dass er die Gestalt zweier hinter einander liegenden Spindeln annimmt. Dieser Raum wird von der Cuticularscheide und einer knorpelähnlichen Rindenschicht der Chorda begrenzt; der Gallertkörper liegt dieser Schicht nur theilweise an und ist im Übrigen zusammengefallen, zerknittert, in Auflösung begriffen. Auch die Cuticularscheide ist der Länge nach ziemlich dicht gefältelt, in der Mitte zwischen den Spindeln jedoch, namentlich von den Seiten her zusammengedrückt, also höher als breit, wesshalb der Mediandurchschnitt dort eine weitere Durchbohrung der Intervertebralscheibe vortäuscht als sie in Wirklichkeit existirt.

Mit den Intervertebralringen des Rumpfes sind bei Hatteria ebenso wie bei den Ascalaboten halbmondförmige Rudimente unterer Bögen verbunden.

Die Schwanzwirbel unseres Thieres (Fig. 26) unterscheiden sich von denen des Rumpfes einmal dadurch, dass die unteren Bögen vom dritten Wirbel an, wie es bei den Sauriern überhaupt die Regel ist, auswachsen und sich zu Spitzbögen vereinigen, dann aber noch besonders durch den inneren Bau. Die Lichtung der Knochenröhre erweitert sich von der Wirbelmitte aus nur bis zu einem gewissen Abstand von den Wirbelenden, um sich dann bis zu den letzteren wieder zu verengern und in einen engen Kanal auszulaufen; in jedem Schwanzwirbel von Hatteria befinden sich also zwei lange spindelförmige Chordareste, die in der Mitte des Wirbels durch einen dünnen Strang zusammenhängen und andererseits mit einem eben solchen Strang in die Intervertebralscheibe eintreten. In jenen Spindeln ist das Chordagewebe durch eine lockere theilweise knorpelähnliche Masse verdrängt; die terminalen Stränge bestehen aus einer dichteren Fasermasse.

Der caudale Wirbelkörper schließt also gegen die Intervertebralscheibe mit einer schwach dellenförmig vertieften, im Centrum nur von dem engen Kanal durchbrochenen Knochenfläche ab, die zudem mit der Intervertebralscheibe völlig verwachsen ist. Eigentliche Wirbelfacetten fehlen dort vollständig. — Die Fortsetzung des dünnen Chordastranges durch die Intervertebralscheibe ist, wenigstens auf Längsdurchschnitten, ganz unkenntlich, so dass der Unterschied dieser

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

Scheiben von denen des Rumpfes recht auffällig ist. Trotzdem lässt sich ein unmittelbarer Zusammenhang beider Wirbelformen unschwer herausfinden. Der Rumpf enthält ausnahmsweise das etwas ältere Stadium, mit der stärkeren Erweiterung der Wirbelkörper und dem schwächeren Einwachsen des Intervertebralringes, wesshalb die beiden Chordaspindeln der Wirbelenden noch durch ein schmäleres intervertebrales Verbindungsstück zusammenhängen; im Schwanz sind aber in Folge der Rückbildung jener Erweiterung oder der Wirbelfacetten beide Spindeln ganz in die Wirbelkörper eingeschlossen und ihr intervertebraler Zusammenhang durch die vollkommenere Ausbildung der Scheibe, wie es scheint, ganz gelöst oder nur spurenweise erhalten. Beide Formen sind aber schon bei den Ascalaboten in einem schwächeren Grade vorgebildet, indem auch dort die intervertebrale Einschnürung der Chorda caudal viel deutlicher hervortritt als im Rumpfe.

Aus diesen meinen Beobachtungen über den Wirbelbau von Hatteria geht mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit hervor, wie wenig die noch immer ganz allgemein verbreitete Auffassung berechtigt ist, dass jene Wirbel schlechtweg bikonkave oder amphicöle seien. Diese Bezeichnung ist nur für die Rumpfwirbel und nicht ohne eine gewisse Einschränkung statthaft, da die enge Höhlung für die zusammengedrückte Chorda und insbesondere ihre intervertebrale Verengerung und die dadurch herbeigeführte Sonderung in zwei Hälften mit den trichterförmig gegen einander geöffneten Facetten der gewöhnlichen amphicölen Wirbel nicht übereinstimmen. An den Schwanzwirbeln von Hatteria sind aber nicht einmal solche rudimentäre Facetten wie im Rumpfe vorhanden, da sie mit wirklichen, nur central durchbohrten Endflächen versehen sind und diese mit den vollständigen Intervertebralscheiben verwachsen, während die eigentlichen Homologa der Facetten als Chordaspindeln im Knochen des Wirbelkörpers eingeschlossen sind.

Noch ein Wort über das Knochengewebe der Hatteria-Wirbel (Fig. 25—27). Es ist nach allen Seiten von sehr unregelmäßigen Kanälen durchzogen, in denen nur spärliche bindegewebige Reste enthalten sind. Nach Form und Inhalt sind sie weder mit Markhöhlen noch mit Gefäßkanälen zu vergleichen. Auch ist die feste Substanz kein wirklicher Knochen, sondern gleicht nach der Entkalkung einem zellenarmen Knorpel mit eingeschlossenen Knochenmarknestern. In den Schwanzwirbeln sind beide Substanzen gut getrennt, in den Rumpfwirbeln sind sie aber so gemischt, dass der Eindruck eines

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

blasigen Gewebes entsteht. Selbst wenn man darin eine Art von Kalkknorpel erblicken wollte, so wäre doch noch so viel Neues hinzuzufügen, dass der Gegenstand eine eingehendere Untersuchung verdiente. Jedenfalls stellt Hatteria auch in ihrer Knochensubstanz eine vollständige Ausnahme unter allen lebenden Amnioten dar.

Einiges über den Wirbelbau anderer Wirbelthiere.

Meine Untersuchungen über den Wirbelbau der übrigen Reptilien beschränken sich darauf, einzelne Bestätigungen und Ergänzungen der Befunde bei den Sauriern zu liefern.

Bei den Föten einiger Schlangen (Coronella laevis, Hydrophis fasciatus) fand ich die senkrechten Kanäle wieder, die bei Lacerta so bestimmt die Grenze zwischen den doppelten Bögen angeben. Auch die Beziehungen zwischen den Wirbelkörpern und den Intervertebralringen sind die gleichen. Ob aber die Spaltung der letzten Rippen und nächstfolgenden Seitenfortsätze auf dieselbe Doppelanlage wie bei den Sauriern zu beziehen sind, habe ich in Ermangelung genügenden Materials nicht entscheiden können. — Von den Schildkröten weiß ich nichts anzuführen, was zum Verständnis des Wirbelbaues anderer Wirbelthiere beitragen könnte; dagegen ergab die Untersuchung der Krokodile einige bemerkenswerthe Aufschlüsse.

An Embryonen und jungen Föten standen mir solche von Crocodilus palustris, sowie ältere Föten von Crocodilus vulgaris zur Verfügung; dazu kamen noch junge Alligator lucius von circa 60 cm Länge zur Untersuchung. Im Vergleich zu den Sauriern zeigen sie folgende Eigenthümlichkeiten. Die Wirbelkörper, ebenfalls fadenrollenförmig, bestehen sehr frühe und durchweg aus einem echten Hyalinknorpel, in dem die innere Verkalkung auftritt, bevor ein Periostknochen entstanden ist (vgl. Rathke, 17a). Eine Sonderung der primären Wirbelkörper von den Bogenbasen habe ich nicht gesehen. Die Chorda atrophirt sehr frühe und in etwas älteren Föten finden sich von ihren vertebralen Abschnitten nur die terminalen Fäden in den noch nicht verknöcherten Epiphysen. Wahrscheinlich betheiligt sie sich, im Gegensatz zu den Sauriern, an der Verknöcherung des Wirbelkörpers so wenig wie bei den Vögeln und Säugethieren.

Intervertebral besitzen die Krokodilföten ähnliche faserige Ringe, bez. Scheiben wie die Saurier, die sich aber nicht in Gelenkköpfe verwandeln, sondern als Menisci zeitlebens selbständige Wirbel-

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

theile bleiben[1]. Im Schwanz sind ihre beiden Endflächen etwas vertieft, später beinahe plan (Fig. 29, 30), im Rumpf wie die Wirbelkörper etwas procöl. Nur ist zu beachten, dass die Procölie der Saurierwirbel durch den Anschluss der Menisci an die Wirbelkörper und die dadurch herbeigeführte Entwicklung eines ersten Gelenkkopfes eine andere Bedeutung hat als die Procölie eines Krokodil- oder eines Säugethierwirbels. In den jüngsten von mir untersuchten Föten von Crocodilus palustris ragt der noch ringförmige Meniscus konvex über die Wirbelkörper vor, und seine äußeren Faserschichten verlaufen koncentrisch zu dieser Konvexität, krümmen sich aber in der Tiefe in umgekehrter Richtung, konkav nach außen (Fig. 29). Nach der ganzen Form und dieser Faserung, sowie nach dem Zusammenhang der äußeren Schichten mit dem Periost ist dieser Meniscus gleich dem Intervertebralring + Außenwulst von Lacerta. Dies wird auch dadurch bestätigt, dass noch im Fötalleben der Krokodile ein äußerer, fester Ring sich von dem übrigen Meniscus ablöst, der alsdann tief eingeschnürt erscheint (Fig. 30). Diesen zuerst von Gegenbaur (11) für die Brustwirbel der Krokodile beschriebenen Ring habe ich an allen Wirbeln gefunden; nur hat er im Allgemeinen keine so scharfe innere Kante wie an den Brustwirbeln.

Die Faserbildung des Meniscus der Krokodile ist in den Außenschichten sehr deutlich, nach innen geht sie in eine Art von Faserknorpel über. In seinem Centrum ist ein spindelförmiger Rest der Chorda noch im späteren Fötalleben vorhanden, obgleich doch ihre Zusammenschnürung gerade intervertebral beginnt. Selbst in den Menisci des jungen Alligator habe ich eine centrale Höhlung angetroffen, die vielleicht von jenem Chordarest abzuleiten ist.

Von den Doppelbildungen der Bögen und Seitenfortsätze habe ich im Schwanz der Krokodile nichts wahrgenommen. Dagegen halte ich allerdings die zweiköpfigen vorderen Rippen dieser Thiere (Fig. 31) für richtige Homologa der doppelten Seitenfortsätze der Saurier, deren rudimentäre Abgliederung (s. p. 360) nur weiter ausgeführt zu werden braucht, um »zweiköpfige Rippen« zu ergeben. Der Einwand, dass die beiden Rippenköpfe der Krokodile über einander, jene Seitenfortsätze hinter einander liegen (vgl. Fig. 17 und 31), hat keine Bedeutung mehr, seit ich zeigte, dass die letzteren beim Übergang in die Sacralgegend sich thatsächlich in dieselbe Lage

---

[1] Die unverkennbare Homologie aller dieser Intervertebralscheiben rechtfertigt es, sie insgesammt Menisci zu nennen.

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

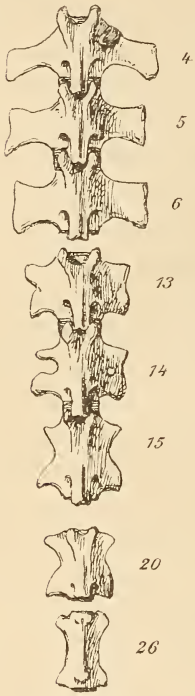
verschieben, welche die Rippenköpfe einnehmen (Fig. 24). Andererseits giebt es genügende Gründe gegen die Ansicht, dass die Zweiköpfigkeit dieser Rippen nur aus einer Spaltung eines einfachen Seitenfortsatzes hervorging. Auf dem Querdurchschnitt Fig. 31 sieht man die uns schon von den Sauriern her bekannte Grenzzone zwischen der Basis und dem Stamm des oberen Wirbelbogens, die in der vorderen Rumpfgegend der Krokodile bekanntlich dauernd knorpelig bleibt. Die beiden höckerförmigen Rippenträger (Querfortsätze der Autt.) liegen über und unter dieser Grenzzone, die, nach Allem zu urtheilen, schon der Abgliederung der oberen Bögen der Stegocephalen zu Grunde lag. Der obere Rippenträger sitzt also am Stamm, der untere an der Basis des Wirbelbogens. Dass nun der vermeintliche einfache Seitenfortsatz Anfangs jene Grenzzone überdeckt, ist eben so unwahrscheinlich, wie dass ein Ast von ihm darüber weg wanderte.

Wichtiger als dieses Argument ist aber der von mir schon vor Jahren gebrachte unmittelbare Nachweis, dass die ähnlichen zweiköpfigen Rippen der Urodelen aus Doppelanlagen hervorgehen und in dieser Weise sich im ganzen Rumpf und im Sacrum entwickeln (13a), denn dadurch ist der Beweis erbracht, dass die zweiköpfigen Rippen des Rumpfes wirklich Dasselbe sind wie die unzweideutigen doppelten Fortsätze im Schwanz der Saurier. Freilich entstehen die Doppelrippen der Urodelen an scheinbar ganz einfachen Wirbelbögen; denn selbst die von mir entdeckte Thatsache, dass sie aus je zwei Spangen hervorgehen, kann die Homologie mit den Doppelbögen der Saurier nicht sichern, da der hintere Bogen statt einer knorpeligen nur eine bindegewebige Grundlage hat (12). Dagegen kann ich jetzt hinzufügen, dass wenigstens der erste Wirbelbogen von Salamandra sich aus zwei Knorpelspangen zusammensetzt, die genau eben so wie die zwei ungleichen Spangen der folgenden Wirbel ein Nervenloch zwischen sich offen lassen. Für sich allein würde diese Thatsache nicht so schwer wiegen; da jedoch die Saurier uns lehren, dass alle ihre Wirbelbögen auf Doppelbildungen zurückzuführen sind, dürften jene noch spärlichen Befunde an den Urodelen nicht bedeutungslos sein.

Endlich habe ich noch vorläufig angezeigt, dass auch bei den Säugern doppelte Seitenfortsätze vorkommen. Zuerst fand ich sie bei ganz jungen Embryonen von Ovis aries, kenntlich an schmalen Spalten, die nicht nur in den breiten Seitenfortsätzen verlaufen, sondern noch bis in die sekundären Wirbelkörper eindringen, also

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

eine Duplicität der Wirbelbögen andeuten (Fig. 32). An wenig älteren Embryonen sind sie bereits spurlos verschwunden. Beutel-jungen von Didelphis quica von 1,5 cm Länge und Föten von Lepus cuniculus zeigen eigentlich nicht viel mehr als am fertigen Skelett zu sehen ist; wichtig ist aber trotzdem der Nachweis, dass die kurzen Flügel, die an den beiden Enden der längeren Schwanzwirbel vorkommen, genau dieselbe frühe und knorpelige Anlage haben wie die gabelförmigen oder selbst einfachen breiten, und meist durchbohrten Fortsätze eines oder einiger der vorderen Schwanzwirbel (Fig. 34, 35). Denn Anfangs, bevor jene hinteren Wirbel sich verlängern, sitzen ihre Flügel ebenfalls wie eine breite Gabel dicht zusammen, um erst allmählich aus einander zu rücken und dadurch als Seitenfortsätze unkenntlich zu werden. Den vollkommensten allmählichen Übergang jener Flügel zu den Gabeln und einfachen Platten der vorderen Schwanzwirbel finde ich bei Myrmecophaga tridactyla (Textfig. 4).



Textfig. 4.
Schwanzwirbel von Myrmecophaga tridactyla; die Zahlen beziehen sich auf die freien Wirbel hinter der Beckengegend.

Dass die Menisci der Säuger mit ihren centralen Chordaresten durchaus denen der Krokodile entsprechen, brauche ich nicht weiter zu erläutern (s. dagegen Gegenbaur, 11, p. 399). Dasselbe gilt für die zweiköpfigen Rippen.

Vergleich des Wirbelbaues der Saurier unter einander und mit anderen Wirbelthieren.

Unter den mitgetheilten Beobachtungen lenken besonders zwei Erscheinungsreihen die Aufmerksamkeit auf sich, 1) die wechselnden Formen der Wirbelkörper und der Intervertebralia und ihre Beziehungen zu einander, 2) die Doppelbildungen an den Wirbeln.

Bezüglich des ersteren Punktes steht es zunächst fest, dass die Fadenrollenform der primären Wirbelkörper und ihre Verbindung durch ringförmige Intervertebralia allen Amnioten und Amphibien und selbst den Fischen, so weit sie Wirbelkörper besitzen, gemeinsam und daher die allererste Form dieser Wirbelthiere ist. Freilich besitzen selbst Hatteria und die Ascalaboten nicht

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

schlechtweg innere Wirbelfacetten, die der äußeren Fadenrollenform entsprechen. Die von CREDNER beschriebene Palaeohatteria longicauda (6a), der unmittelbare Ahn der recenten Hatteria, hatte aber in der That amphicöle Wirbelkörper mit weiten Facetten für die Chorda und folglich statt der Menisci nur dünne Intervertebralringe, bez. Intervertebralligamente[1], d. h. die nach unserer Kenntnis älteste Form vollständiger Wirbel. Denn die knorpelige Beschaffenheit der Intervertebralringe mancher Selachier und der Urodelen ist eine sekundäre Erscheinung bei den ersteren und bei den letzteren wie bei den Sauriern durch die Gelenkbildung veranlasst.

Aus diesen ältesten Facettenwirbeln der Palaeohatteria entstanden die Wirbel von Hatteria und den Ascalaboten durch eine Verdickung der Intervertebralringe, die in die Facetten einwuchsen, die Chorda entsprechend verengten und bereits die Anfänge der Knorpelbildung zeigen. Hand in Hand damit geht die dauernde Sonderung der primären Wirbelkörper und der Wirbelbögen, sowie die beschriebene Metamorphose der vertebralen Chorda. Bekanntlich finden sich die beiden obigen Stufen der Wirbelbildung auch unter den Urodelen (vgl. GEGENBAUR, 10), und zwar als vorübergehende Entwicklungserscheinungen noch bei den Tritonen, um dann zur dritten Stufe überzugehen, die unter den Amnioten zunächst von den Sauriern erreicht wird. Jene Vorstufen sind dort freilich in der Entwicklung nicht so deutlich konservirt wie bei den Tritonen, aber immerhin angedeutet, nämlich theils durch die allererste intervertebrale Erweiterung der Chorda, und dann durch das Einwachsen des Intervertebralringes in die eigentlichen primären Wirbelkörper. Mit dem Schwund der intervertebralen Chorda fällt die Entstehung wirklicher Menisci und die Bildung sekundärer Wirbelkörper zusammen.

Im Allgemeinen schließen sich alle übrigen Amnioten den Sauriern an; immerhin wären folgende Unterscheidungsmerkmale hervorzuheben. Die Verknöcherung beginnt bei den Sauriern und Schlangen periostal und ist auch im Inneren nur theilweise durch Knorpel und Markbildung vermittelt, anderentheils aber eine direkte,

---

[1] Ich schließe dies nicht bloß aus dem Zustande der knöchernen Wirbelkörper von Palaeohatteria, die ja im Leben mehr oder weniger mit Weichtheilen ausgefüllt sein konnten, sondern namentlich daraus, dass die Ränder dieser Knochenhülsen scharf auslaufen, was nur bei weit amphicölen Wirbeln vorkommt, nicht aber dort, wo die Amphicölie durch einwucherndes Intervertebralgewebe beschränkt oder ganz beseitigt ist, wie dies gerade bei Hatteria als der weiter fortgeschritteneren, jüngeren Form stattfindet.

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

ohne einen vorausgehenden Hyalinknorpel (Mittelstück des primären Wirbelkörpers); ferner ist auch die Chorda an der Knochenbildung betheiligt. Schon bei den Krokodilen, noch mehr bei den Säugern wird der ganze Wirbelkörper rein knorpelig angelegt und verknöchert daher indirekt, ohne Betheiligung der sehr frühe atrophirenden und schwindenden Chorda. Zweitens ist für die Saurier und Ophidier charakteristisch die Verwandlung der Menisci in Gelenkköpfe, während dieselben bei Krokodilen und Säugern zeitlebens erhalten blieben.

So vermitteln die Saurier in ganz eminenter Weise das Verständnis für die Geschichte der Amniotenwirbel. Und in noch höherem Maße geschieht dies hinsichtlich der Doppelbildung gewisser Wirbeltheile. Denn nachdem die zweiköpfigen Rippen im Rumpf und im Sacrum der Urodelen sich als wirkliche Doppelbildungen ergeben haben, konnte aus den doppelten Seitenfortsätzen und rudimentären Rippenanlagen der Saurier, die sich im Sacrum zudem über einander schieben wie jene Rippen, gefolgert werden, dass alle zweiköpfigen Rippen anderer Reptilien, bez. der Krokodile, ebenfalls aus Doppelanlagen hervorgingen. Die Wiederholung gleicher doppelter Fortsätze an den Schwanzwirbeln der Säuger gewährleistet endlich dieselbe Deutung ihrer zweiköpfigen Rippen. — Die Untersuchung der Saurier hat aber noch weitere Aufschlüsse gebracht. Die doppelten Seitenfortsätze und Rippen sind keine isolirten Erscheinungen, vielmehr nur die Folge einer ursprünglichen und nur noch in den Föten der Saurier nachweisbaren Verdoppelung der oberen Bögen, von denen ihre Genese ausgeht.

Aber auch dabei kann die Untersuchung nicht stehen bleiben. Denn wennschon die Duplicität der Seitenfortsätze, die sich am längsten vererbte, auf eine gleiche aber viel früher zu Grunde gegangene Bildung der Wirbelbögen zurückzuführen ist, so musste der Gedanke nahe liegen, in einer eben so alten Verdoppelung der Wirbelkörper, also des ganzen Wirbels innerhalb eines jeden Körpersegmentes, die Lösung der ganzen Erscheinung zu suchen. Bei den lebenden Sauriern und anderen Amnioten ist ein solcher Nachweis ausgeschlossen; ihre vermuthlichen nächsten Vorfahren, die Stegocephalen, ließen mich jedoch mit einigem Grund erwarten, dass sie die vermisste Auskunft liefern könnten. Ein weiterer Grund, warum ich auf die Beziehungen des Wirbelbaues der lebenden Saurier zu demjenigen der Stegocephalen näher einging, war der, dass in neuerer Zeit seitens der Paläontologen, die sich mit den Wirbelthieren

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

beschäftigen, der ganz ungewöhnliche Wirbelbau der rhachitomen und embolomeren Stegocephalen in einer Weise als Ausgangspunkt der Wirbelbildung von Hatteria und folglich auch aller lebenden Saurier, ja der Reptilien und Amnioten überhaupt hingestellt wurde, dass dadurch die Lehre vom Aufbau der Wirbelsäule in einem ganz neuen Licht erschien. Schon dieser Umstand gestattet es nicht, bei einem Versuch einer Geschichte der Amniotenwirbel die Stegocephalen unberücksichtigt zu lassen.

Eine historische Übersicht der paläontologischen Untersuchungen über die Stegocephalen findet man bei Baur (1), bei Zittel (21) und theilweise bei Hay, einem Schüler Baur's (14).

Nachdem schon H. v. Meyer den rhachitomen Wirbelbau von Archegosaurus ganz zutreffend beschrieben und mit dem Stammskelett von Acipenser verglichen hatte, das nur Wirbelbögen, aber keine Wirbelkörper enthält, hat der verdienstvolle Paläontologe Cope über die Beziehungen der Wirbelsäule der rhachitomen und embolomeren Stegocephalen zu denjenigen der Amphibien und Amnioten, also aller lebenden Digitaten[1], eine grundlegende Ansicht ausgesprochen (3), die vielfach als maßgebende gilt, und von der Cope's Anhänger Baur annimmt, dass dadurch »eine neue Ära für das richtige Verständnis der Wirbelsäule« inaugurirt sei. Freilich weichen Gaudry und Fritsch in einzelnen Deutungen von Cope ab, lassen sich jedoch nicht auf so entschiedene und umfassende Vergleiche wie Cope ein, so dass jede Kritik der neuen Lehre ganz naturgemäß an diesen letzteren Namen anknüpfen muss.

Von allen Stegocephalen kommen zunächst nur die am längsten bekannten Rhachitomen und dann die später entdeckten Embolomeren zur Sprache. Ihre Wirbelsäule zeigt neben oberen und unteren Bögen Theile im Umfange der Chorda, die mit Wirbelkörpern nicht ohne Weiteres zu vergleichen sind (vgl. Textfig. 5—8). Die oberen Bögen sind durchweg unverkennbar, da sie wesentlich eben so gebildet sind wie bei Amphibien und Reptilien; sie verschmelzen jedoch meist nicht mit den perichordalen Theilen und bleiben von ihnen getrennt. Eben so deutlich sind die caudalen unteren Bögen in der bekannten Form der »Gabelknochen« (os en chevron, Sparrenknochen); doch erscheinen sie als kontinuirliche Fortsetzungen

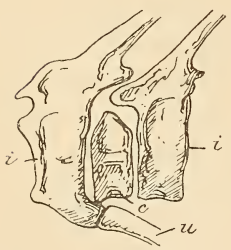
---

[1] So bezeichne ich alle mit Zehenfüßen versehenen Wirbelthiere im Gegensatz zu den Fischen oder Pinnata.

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

gewisser größerer oder kleinerer Knochen, meist im Bereich der unteren Hälfte der Chorda, und diese ganzen Skelettstücke, nämlich die Gabelknochen und ihre Träger, heißen nach Cope die Intercentra (Hypocentra nach Gaudry, Fritsch, Zittel, Hay). Die homologen Folgestücke der caudalen Intercentra im Rumpf besitzen keine Gabelknochen, sondern bestehen nur aus dem perichordalen Träger. In den Zwischenräumen zwischen den auf einander folgenden oberen Bögen und Intercentren liegen die perichordalen Centra (Cope) oder Pleurocentra (Gaudry u. A.). Andere Wirbelelemente als die genannten und fossil allein erhaltenen Knochenstücke wurden bei der Vergleichung nicht berücksichtigt. — Die Deutungen Cope's (3) gehen überall von den Intercentren aus, weil diese allein ein ständiges und leicht kenntliches Merkmal besitzen, nämlich die Kontinuität des Gabelknochens mit dem perichordalen intercentralen Stück.

Bei den Embolomeren Cricotus (Cope) und Diplovertebron (Fritsch) sind die Centra und Intercentra (Pleuro- und Hypocentra) ganz gleiche, in der Mitte durchbohrte Scheiben, die mit einander alterniren und sich nur durch ihre Beziehungen zu den Bögen unterscheiden (Textfig. 5). Im Rumpf tragen die Centra die oberen Bögen und die Rippen, die Intercentra keinerlei Bogentheile; im Schwanz sind wiederum die Intercentra durch die Gabelknochen gekennzeichnet, und die oberen Bögen sollen sich dort nach Cope theilweise von den Centren auf die Intercentren verschieben. — Nachdem Cope die Menisci von Hatteria gefunden hatte (3), erklärte er sie für Homologa der ähnlichen Intercentra der Embolomeren, so dass, wie Baur sich ausdrückt, die rudimentären unteren Bogenbasen im Rumpfe von Hatteria als ventrale Verknöcherungen dieser scheibenförmigen Intercentra und daher nothwendigerweise die caudalen Gabelknochen als Auswüchse derselben aufzufassen wären. Die Wirbelkörper von Hatteria müssten folglich Centra sein, und daher eben so die Wirbelkörper aller übrigen Amnioten.



Textfig. 5.
Wirbel von Diplovertebron punctatum (nach Fritsch). *i*, Intercentrum; *c*, Centrum; *u*, unterer Bogen.

Bei den Rhachitomen (Eryops, Archegosaurus etc.) sind die ebenfalls durch die caudalen Gabelknochen bestimmten Intercentra nach oben rinnenförmig aufgebogen, so dass ihre Enden die Basen

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

der oberen Bögen erreichen; das Centrum liegt jederseits, also in jedem Wirbelsegment paarig, als flacher und kleinerer perichordaler Knochen zwischen den oberen Bogenbasen (Textfig. 7, 8). — Nach Cope wären die rhachitomen Wirbel die älteren Formen, die sich so in die embolomeren Scheiben verwandelten, dass jedes rhachitome Intercentrum und jedes Paar der Centra um die Chorda ringförmig herumwüchsen.

Das Merkmal des kontinuirlichen Zusammenhanges der Gabelknochen mit perichordalen Wirbeltheilen bestimmte Cope endlich auch in den Wirbelkörpern der lebenden Amphibien und Teleostier nur Intercentra anzuerkennen, während die Centra, die Homologa der Wirbelkörper der Amnioten, dort vollständig zu Grunde gegangen seien. — Baur und Hay, die Cope's Deutung der Amniotenwirbel als Centra bestätigen, modificiren seine Ansicht über die Amphibienwirbel in so fern, als sie darin neben dem Intercentrum als Haupttheil noch einen Rest des Centrum im Intervertebralgelenk annehmen. In der Hauptsache wird aber dadurch nichts geändert.

An dieser ganzen Darstellung muss vor Allem das Ergebnis befremden, dass die Wirbel der verschiedenen recenten Wirbelthierklassen nicht homologe Bildungen seien. Dieser Eindruck des Befremdlichen steigert sich noch, wenn man überlegt, dass man dabei nicht stehen bleiben kann, sondern auf demselben Wege der Vergleichung zu noch auffälligeren Widersprüchen gedrängt wird. Das nächstliegende Beispiel dafür bieten gerade die von mir untersuchten Saurier. Aus demselben Grund wie die Amphibienwirbel müssen nach Cope's Grundsätzen auch die Wirbel von Anguis, Pseudopus etc., da sie im Schwanz mit den Gabelknochen ein Continuum bilden, als richtige Intercentra bezeichnet werden, deren zugehörige Centra verloren gegangen wären. Mit anderen Worten: die Schleichen besäßen keine Homologa der Wirbel ihrer nächsten Verwandten, der Lacerten, sondern ihre Wirbelkörper sammt Gabelknochen (Intercentra) wären nur eine weitere Ausbildung der rahmenförmig verwachsenen Gabelknochen von Lacerta (Intercentra).

Man wende mir nicht ein, dass die Gabelknochen von Anguis und Pseudopus erst sekundär mit den Wirbelkörpern verschmelzen, und dass folglich dieser Zusammenhang nicht der Definition der Intercentra entspricht, die als ursprünglich einheitliche Bildungen gedacht sind (s. o. Baur). Denn ich wüsste nicht, woher diese nur aus der Entwicklungsgeschichte unmittelbar zu entnehmende That-

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

sache den genannten Forschern bekannt sein könnte; und selbst diese Kenntnis vorausgesetzt, könnten sie dieselbe nicht ohne auffällige Inkonsequenz zu ihren Gunsten anführen, da sie genau dasselbe, nämlich die selbständige Anlage der unteren Bögen und ihre spätere Verschmelzung mit den Wirbelkörpern bei den Amphibien, gegen meine bestimmten Angaben und ohne weitere Gründe bezweifeln oder schlechtweg negiren (1, 3). Sollte trotzdem, um den angegebenen Schwierigkeiten zu entgehen, für Anguis, Pseudopus und andere Reptilien eine Ausnahme gemacht werden, so wäre dies die reinste Willkür; im entgegengesetzten Fall bleibt aber die ungeheuerliche Konsequenz unvermeidlich, die ich vorhin anführte.

Dieses Dilemma führt uns zu der Frage nach der Berechtigung der grundlegenden Definitionen Cope's und Baur's. Die behauptete Homologie aller beschriebenen Intercentra beruht ausschließlich auf der Annahme, dass die Kontinuität der Gabelknochen mit den darüberliegenden perichordalen Wirbelstücken ihre genetische Einheit bedeute, so dass die letzteren eine Erweiterung der Basen der Gabelknochen oder umgekehrt die Gabelknochen Auswüchse jener perichordalen Theile darstellen. Irgend eine Begründung dieser Annahme habe ich nirgends gefunden, weder für die Stegocephalen noch für die lebenden Saurier, an denen unsere Forscher doch eigene Untersuchungen vornahmen. Dagegen kann ich auf Grund meiner Beobachtungen über die Entwicklung der Saurierwirbel als Thatsache verzeichnen, dass eine genetische Einheit ihrer sogenannten Intercentra, nämlich der Menisci oder der ihnen homologen Gelenkköpfe und der unteren Bögen gar nicht besteht, dass diese Theile vielmehr eben so deutlich gesondert entstehen wie die oberen Bögen und die Wirbelkörper, und dass zum Überfluss die unteren Bögen ursprünglich dem nächstfolgenden vertebralen Abschnitte angehörten, diese ihre normale Lage aber nur bei den Fischen und Amphibien beibehielten, bei den Amnioten dagegen erst durch eine Verschiebung und ein Aufgeben ihrer ursprünglichen Lagebeziehungen intervertebral wurden.

Aus dieser Feststellung folgt also, dass der alle Cope'schen Deutungen bestimmende Begriff des Intercentrum in seiner Allgemeinheit unhaltbar und daher die darauf gegründeten Schlüsse hinfällig sind. Vor Allem ist der anstößige Satz, dass die Wirbelkörper der Amphibien und Amnioten heterogene Dinge seien, wieder zu beseitigen. Ferner ist es aus demselben Grunde selbstverständlich, dass der Name Intercentrum im alten Sinne wenigstens in der

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

Anatomie der lebenden Wirbelthiere nicht mehr gebraucht werden kann. Denn wollte man auch das Intercentrum nunmehr in seine beiden Komponenten, die unteren Bögen und die mit ihnen verbundenen perichordalen Stücke zerlegen und darauf etwa nur für die letzteren allein den Namen Intercentrum beibehalten, so müsste doch dieses letztere vor Allem anatomisch so definirt sein, dass darauf hin seine Homologisirung in den verschiedenen Formen möglich wäre. Dies ist aber bisher nicht geschehen; es wurde nicht einmal danach gefragt, ob die verschiedenen als Centra und Intercentra bezeichneten Stücke der lebenden Thiere, z. B. die Wirbelkörper der Amphibien und die Intervertebralringe oder Menisci der Amnioten überhaupt unter sich vergleichbar seien, sondern ihre Homologie bloß auf Grund äußerer Ähnlichkeit mit gewissen fossilen Skelettheilen behauptet. Wohin ein solches Verfahren führt, haben wir gesehen; dass dies so nicht bleiben kann, liegt für den vergleichenden Anatomen auf der Hand.

Zweifellos war Cope im vollen Recht, die Identität der fossilen Wirbeltheile durch bequeme Namen zu sichern, auch ohne dass ihre anatomische Bedeutung gleich erkannt werden konnte. Desshalb war aber auch mit jenen Namen ein bestimmter anatomischer Begriff nicht verbunden. Sobald aber die verwandtschaftliche Beziehung zwischen diesen Stücken und der Wirbelsäule lebender Thiere aufgesucht werden sollte, konnte dies nur auf Grund von beiderseits gleichen allseitigen Form- und Lagebeziehungen der Theile geschehen. Und da diese Beziehungen nur bei den lebenden Thieren vollständig bekannt oder unmittelbar nachweisbar waren, bei den fossilen Stegocephalen aber nicht, so war es eine selbstverständliche Forderung, dass nur aus dem Bekannten das Unbekannte, aus der Anatomie der lebenden Thiere diejenige der fossilen gedeutet wurde. Statt dieser Forderung zu genügen, hat aber Cope in einer vielleicht verzeihlichen Überschätzung des so merkwürdigen fossilen Materials nur nach einem rein äußerlichen und willkürlich bestimmten Merkmal (Verbindung der Gabelknochen) Vergleiche angestellt, die einestheils zu dem bereits zurückgewiesenen ungeheuerlichen Ergebnis führten, anderentheils aber über den wirklichen Aufbau und die Geschichte des Amniotenwirbels keine weitere Auskunft lieferten, als dass seine wichtigste vertebrale Anlage aus zwei Knochenplättchen (Centra) bestände, von unbekannter geweblicher Herkunft und von unbekannten Beziehungen zu einem primären Wirbelkörper, zu einem Intervertebralring und zu den Bögen!

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

Nachdem einmal die Stegocephalen als Vorfahren der Amphibien und, durch Vermittelung der Rhynchocephalen und Pelycosaurier, auch der Amnioten anerkannt sind, hat der Vergleich des beiderseitigen Stammskeletts vor Allem mit der Frage zu beginnen: welche anatomische Bedeutung haben die fossilen Wirbelreste der Stegocephalen im Hinblick auf den primären oder sekundären Wirbelkörper und auf den Intervertebralabschnitt der lebenden Formen?

Beginnen wir mit den Embolomeren (Textfig. 5). Ihre in jedem Segment doppelten Wirbelscheiben imponiren ohne Weiteres als unter sich gleichwerthige Wirbelkörper; dafür spricht ihre große Übereinstimmung unter einander und mit anderen kurzen Wirbeln, z. B. von Ichthyosaurus, und andererseits die Unwahrscheinlichkeit anderer Deutungen, nämlich der einen Scheibe als Wirbelkörper, und der anderen als Meniscus oder beider als Hälften eines getheilten Wirbelkörpers. Eine solche Spaltung kommt allerdings bei manchen Sauriern vor, aber nur an verlängerten Schwanzwirbeln, und ferner durchsetzt sie außer dem Wirbelkörper auch die oberen Bögen (s. p. 361). Das Fehlen aller dieser Merkmale bei den Embolomeren schließt jede Wahrscheinlichkeit aus, dass wir es bei ihren Wirbelscheiben mit den Spaltungsprodukten einfacher Wirbel zu thun haben. Auch Cope und Baur haben diese Hypothese zurückgewiesen, allerdings ohne Angabe von Gründen. Ich brauche kaum hinzuzufügen, dass eine solche Annahme auch für die Geschichte des Wirbels belanglos wäre, da die Spaltung erst am fertigen Wirbel auftritt. Eben so wenig glaubhaft ist es, dass während die bogentragende Scheibe[1] unzweifelhaft ein Wirbelkörper ist, die andere einen Meniscus wie die gleichnamige Bildung der Amnioten vorstellte; denn als knöchernes Gebilde wäre sie mit der Funktion eines

[1] Da Cope gerade die bogentragenden Scheiben des Schwanzes für die Homologa der Menisci erklärt (s. o.), so hielt Hay für nothwendig, darauf hinzuweisen, dass auch bei den Amnioten die oberen Bögen intervertebral (intercentral) säßen, und erst sekundär sich auf die Wirbelkörper (Centra) verschöben. Er beruft sich dabei auf Gegenbaur und Hoffmann (14). Beide haben aber bloß missverständlich die knorpeligen Enden des Wirbelkörpers zum »Intervertebralknorpel« gerechnet, indem sie die wirklichen Grenzen der Intervertebralscheibe übersahen. Doch selbst wenn Gegenbaur mit seiner Bemerkung Recht hätte, so würde er gegen Hay und nicht für ihn zeugen; denn er spricht von einer Verschiebung des Bogens von der Mitte des Wirbels auf den davorliegenden Intervertebralknorpel, behauptet also das Gegentheil dessen, was Hay für seinen Beweis bedarf.

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

Meniscus schlecht in Einklang zu bringen. Allenfalls könnte man daran denken, dass sie als Wirbelkörper dennoch der Vorläufer eines wirklichen Meniscus war, dieser also einen rudimentären Wirbelkörper darstellt. Indessen ist beides durch die Entdeckung der Palaeohatteria durch Credner (6a) völlig gegenstandslos geworden. Denn wie wir sahen, besaß dieser Vorläufer unserer Hatteria in der That vollkommen amphicöle Wirbelkörper mit dünnen Intervertebralligamenten statt der Menisci, wie sie auch durch den Wirbelbau der verschiedenen lebenden Saurier als dessen Vorstufe erschlossen werden konnten.

Waren also die embolomeren Stegocephalen in der That Vorfahren der Rhynchocephalen, so musste auf dem Wege von jenen Stegocephalen bis zur Palaeohatteria je eine Wirbelscheibe jedes Segmentes, statt sich in einen Meniscus zu verwandeln (Cope), vielmehr vollständig verschwinden, so dass an ihrer Stelle ein einfaches ringförmiges Intervertebralligament zurückblieb, wie solche ja alle embolomeren Scheiben verbunden haben mussten. Der Meniscus von Hatteria und alle seine Homologa bei den übrigen Amnioten entstanden also innerhalb der recenten Formen (vgl. die Ascalaboten) und können nicht von irgend welchen Wirbelscheiben der embolomeren Stegocephalen abgeleitet werden. Indem aber auf diese Weise der wichtigste Vergleich Cope's sich als irrig erweist, bleibt für die Beziehungen jener embolomeren und der Amniotenwirbel nur noch die Möglichkeit übrig, dass die Doppelscheiben sich zu dem einfachen Amniotenwirbel verbanden und dabei die von mir beschriebenen Merkmale einer Verdoppelung an den Bögen und Seitenfortsätzen der Saurier zurückließen.

Um nun die Wahrscheinlichkeit der Verschmelzung solcher Doppelwirbel zu einfachen Wirbeln zu erhärten, veranlasste ich vor einigen Jahren Herrn Dr. L. Schmidt, die Wirbelsäule von Amia calva zu untersuchen, die bekanntlich in den meisten caudalen Segmenten je zwei Wirbelscheiben, weiter vorn dagegen, im Anfange des Schwanzes und im Rumpfe nur einfache Wirbelkörper besitzt. Die Untersuchung bestätigte meine Voraussetzung: einmal ergaben sich die caudalen »embolomeren« Scheiben als richtige Wirbelkörper, von denen je der vordere nur ausnahmsweise vollständige, in der Regel rudimentäre Bögen, der hintere Wirbelkörper umgekehrt in der Regel vollständige Bögen besitzt. Zweitens zeigte sich, dass neben ganz unzweideutigen einzelnen Verschmelzungen innerhalb der Reihe der embolomeren Wirbel, die einfachen vorderen Wirbel im

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

Wirbelkörper freilich keine Spur der Verdoppelung enthalten, vor den oberen Bögen aber dieselben Bogenrudimente tragen, die im Schwanze den vorderen embolomeren Wirbel kennzeichnen. Daraus durfte die Thatsache erschlossen werden, dass die einfachen vorderen Wirbel von Amia durch Verschmelzung aus den gleichen Doppelwirbeln hervorgehen, wie sie im Schwanze dauernd erhalten bleiben (18).

Die Verwerthung dieser Thatsachen für die Stegocephalen wird dadurch erleichtert, dass die für Amia angegebene Rückbildung der Bögen an je einer embolomeren Scheibe jedes Segmentes sich bei den embolomeren Stegocephalen wiederholt; andererseits wird die Homologie der beiderseitigen embolomeren Wirbel dadurch wieder eingeschränkt, dass die Rückbildung bei Amia den vorderen, bei Cricotus und Diplovertebron den hinteren Wirbel jedes Segmentes betrifft. Immerhin bliebe die allgemeine Übereinstimmung so weit bestehen, dass der hypothetische Übergang der embolomeren Stegocephalenwirbel in die Amniotenwirbel ganz wesentlich an Wahrscheinlichkeit gewinnt. In einer neuesten Publikation nimmt auch Hay eine vollständige Übereinstimmung in der Wirbelbildung der Ganoiden und Stegocephalen an, bestreitet aber gleichzeitig auf Grund embryologischer Untersuchungen an Amia die Richtigkeit der Schmidtschen Darstellung von der Verschmelzung embolomerer Wirbel zu einfachen Wirbeln.

Nach Hay entspricht an jedem Paare der embolomeren Schwanzwirbel von Amia der vordere, keine eigentlichen Bögen tragende Wirbelkörper einem Centrum (Pleurocentrum), der hintere bogentragende einem Intercentrum (Hypocentrum) der Stegocephalen. Jeder dieser Körper, die übrigens von Hay weder als amphicöle Wirbelkörper beschrieben noch so genannt werden, entsteht von vier Knorpelstücken aus, das Intercentrum von zwei oberen und zwei unteren vollkommenen Wirbelbögen, das Centrum von vier eben so gelagerten aber viel niedrigeren »Intercalarknorpeln«. Es ist aber von vorn herein klar, dass diese letzteren Knorpel, die an der Herstellung ihrer Wirbelscheibe (Centrum) genau eben so betheiligt sind wie die vier »Bögen« an der intercentralen Scheibe (s. u.), und die auch gelegentlich, wie aus Schmidt's Aufsatz zu ersehen ist (18, Fig. 1), zu vollständigen Bögen auswachsen, ebenfalls als wirkliche Bögen anzusprechen sind, die nur in der Regel rudimentär bleiben. Die vier Bogenpaare umwachsen jedoch die Chorda nicht, dies thun

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

vielmehr nach HAY nur ihre Periostknochen, die sich über die Bogenbasen hinaus erstrecken[1].

Im Schwanz vereinigen sich die vier centralen und die vier intercentralen periostalen Knochenplatten jedes Segmentes ringförmig um die Chorda und bilden so die zwei zusammengehörigen Wirbelringe Centrum und Intercentrum. Im Rumpfe schieben sich dagegen die rudimentären dorsalen Intercalarbögen unter die folgenden oberen Bögen und heben sie von der Chorda ab, verschmelzen wohl auch mit ihnen (HAY, Fig. 10), was die ventralen Intercalarbögen mit den zugehörigen unteren Bögen durchweg thun. In Folge dessen kämen dorsal nur die periostalen Knorpelplatten der Intercalarbögen oder eben die Centra, ventral nur die Platten der unteren Bögen oder die Intercentra zur Entwicklung, während die anderen Knochenplatten ausfallen. Die zwei centralen und die zwei intercentralen Platten jedes Segmentes bilden je einen Halbring, und beide Halbringe verwachsen um die Chorda zu einem ganzen Ring oder dem vollständigen Wirbelkörper. Dieser entsteht also aus einer centralen oberen und einer intercentralen unteren Hälfte, die nach Ursprung und Lage den rhachitomen Stücken anderer fossiler Amiaden entsprächen. Eine Verschmelzung von zwei ganzen Wirbelringen, wie sie SCHMIDT für die Rumpfwirbel von Amia calva angegeben habe, finde demnach nicht statt; diese seien vielmehr eben so wie die embolomeren Scheiben des Schwanzes direkt von einem rhachitomen Bau abzuleiten.

Da die Stegocephalen in der Wirbelbildung mit den Amiaden übereinstimmten, so gelte für sie dieselbe Auffassung des Ursprungs und des Zusammenhanges rhachitomer und embolomerer Wirbel. Hinsichtlich der Beziehungen dieser Wirbel zu denen der recenten Digitaten schließt sich HAY der Theorie COPE's an, mit der Einschränkung, dass das Centrum der Amphibien nicht ganz verloren geht, sondern im Intervertebralknorpel erhalten bleibt, wodurch natürlich ihr Gegensatz zu den Amnioten mit dem intercentralen Intervertebralstück nicht aufgehoben wird. Der Schwerpunkt von HAY's Darstellung liegt daher in der Entwicklungsgeschichte der Amiawirbel, die er zu

---

[1] Anfangs befindet sich nach HAY ein dichtes Bindegewebe zwischen der Bogenbasis und der Chorda, später ist es aber verschwunden, so dass die Bögen die Chorda unmittelbar berühren. Diese merkwürdige Erscheinung hat HAY nicht weiter beachtet oder zu erklären versucht; sie zeigt aber, dass die spärlichen von ihm beigebrachten embryologischen Thatsachen noch einer ganz wesentlichen Ergänzung bedürfen.

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

Gunsten der von Cope und Baur vertretenen Auffassung des Wirbelbaues der Stegocephalen zu verwerthen sucht. Ich halte aber seine Schlussfolgerungen nicht für begründet.

Seine thatsächlichen Beobachtungen laufen darauf hinaus, dass die einfachen Wirbel von Amia genau dieselben doppelten Anlagen haben wie ein jedes embolomere Wirbelpaar des Schwanzes, nämlich die vier vollständigen und die davor liegenden vier rudimentären Knorpelbögen. Dies ist aber nichts weiter als eine embryologische Bestätigung von Schmidt's Angaben über die fertigen Wirbel. Neu ist nur die weitere Beobachtung Hay's, dass an den einfachen Wirbeln das vordere obere Bogenrudiment sich etwas unter die hintere Bogenbasis schiebt. Bei seiner Deutung legt aber Hay den Nachdruck nicht auf diese unverkennbare Homologie der einfachen und der embolomeren Doppelwirbel von Amia, sondern auf den Umstand, dass die Verknöcherungen im Rumpfe, ohne die embolomere Stufe zweier getrennter Knochenringe zu durchlaufen, aus rhachitom angeordneten Stücken gleich in einen einfachen Ring übergehen. Dieses entwicklungsgeschichtliche Beweisverfahren ist mir aber ganz unverständlich. Keine embryologische Rückbildung — und die Verwandlung einer Doppelanlage in einen einfachen Theil ist eine solche Rückbildung — vollzieht sich erst nachdem alle Stufen der normalen Entwicklung vorher durchlaufen sind; der Ausfall einiger späterer Stufen ist vielmehr die allgemeine Regel. Der Umstand, dass die bei Amia durchweg vorhandenen doppelten Wirbelanlagen im Rumpfe nicht zu der normalen Vollendung, d. h. zu einer embolomeren Wirbelbildung gelangen, sondern vorher eine neue Entwicklungsrichtung zur Herstellung von einfachen Wirbeln einschlagen, erweist daher nicht etwa die Bedeutungslosigkeit jener Doppelanlagen, sondern vielmehr, dass die stammesgeschichtliche Entwicklung von ihnen ausging, um erst sekundär zur Bildung einfacher Wirbel überzugehen. Andererseits zeigt die Entwicklung der caudalen Wirbel von Amia den ganzen ursprünglichen Bildungsgang eben derselben Doppelanlagen zu ebenfalls doppelten, d. h. embolomeren Wirbeln. Jene Rückbildung, bez. Verschmelzung der Doppelanlagen des Rumpfes zu einfachen Wirbeln ist aber genau das, was Schmidt behauptet hat und was allein aus Hay's Beobachtungen gefolgert werden kann. Wenn dabei, wie Hay meint, ein rhachitomes Stadium interkurrirt[1], so wäre die korrekte Schlussfolgerung gewesen, dass

[1] Es ist aus dem Text und den Abbildungen von Hay nicht zu ersehen, ob diese Behauptung auf einer direkten Beobachtung beruht.

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

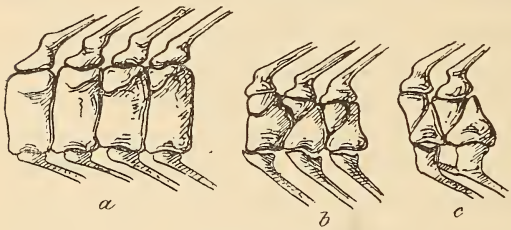
die rhachitome Wirbelform gewissermaßen den Übergang von embolomeren zu einfachen Wirbeln bildete. Diese Folgerung wäre allerdings das gerade Gegentheil von der allgemeinen Ansicht der Paläontologen, nämlich dass die embolomere Wirbelform aus der rhachitomen hervorging; trotzdem lässt sich jene Priorität der embolomeren Wirbelform, auch abgesehen von Hay's Angaben, ganz wohl begründen.

Schmidt hat bereits darauf hingewiesen, dass die fossilen Amiaden Eurycormus und Euthynotus zum Unterschied von Amia, mit der sie doch die embolomeren Schwanzwirbel gemein haben, im Rumpfe rhachitome Wirbel besitzen. Er schloss aus diesem Nebeneinander der rhachitomen Rumpfwirbel und der embolomeren Schwanzwirbel, dass die Rhachitomie ein Umbildungsprodukt des embolomeren Wirbelbaues und dieser folglich die ältere Bildung sei. Hay hat dies ganz missverstanden, wenn er dagegen anführt, dass Amia calva als der jüngste Amiade unmöglich die älteste, nämlich die embolomere Wirbelform behalten haben könnte; denn Schmidt's Schlussfolgerung bezog sich doch nur auf die verschiedenen Rumpfwirbel, während die embolomere Wirbelbildung im Schwanz unverändert fortdauerte und daher auch auf Amia überging. Diese Beständigkeit der Schwanzwirbel beruht aber auf einer entwicklungsgeschichtlichen Thatsache, die Hay offenbar übersehen hat. Er bestätigt allerdings die Gleichheit der Wirbelanlagen im Rumpf und im Schwanz von Amia, hält sie aber nicht für embolomere Anlagen, wie es nach meinen obigen Ausführungen selbstverständlich ist, sondern erklärt die embolomeren und die einfachen Wirbel für gewissermaßen divergente Erzeugnisse einer rhachitomen Grundform. Dies widerspricht der bekannten Thatsache, dass die Wirbel des Rumpfes und des Schwanzes, so weit sie verschieden sind, nicht einfach nach ganz verschiedenen Entwicklungsrichtungen divergiren, sondern nur verschiedene Stufen einer stammesgeschichtlichen Entwicklung darstellen, so dass in der Regel die vorn früher beginnende und schneller fortschreitende Ausbildung an den caudalen Wirbeln mehr oder weniger, vorübergehend oder dauernd zurückbleibt, also ältere Stufen aufweist. In dieser allgemeinen Regel stimmen die Amnioten, bei denen die Rückbildung von Doppelbildungen der Wirbel im Schwanze weniger fortgeschritten ist als im Rumpfe (s. o. Lacerta, Anguis), mit Amia vollkommen überein.

Auf Grund eben dieser Regel hat Schmidt bei den genannten fossilen Amiaden die rhachitomen Wirbel des Rumpfes als die späteren, jüngeren Formen, die embolomeren Wirbel des Schwanzes als

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

die ihnen vorausgehenden älteren Formen bezeichnet, so wie sich bei Amia calva die Vollwirbel des Rumpfes als Verschmelzungsprodukte von Doppelwirbeln ergeben hatten, die im Schwanz unverändert fortdauern. Freilich bleibt hier noch eine Lücke des Beweisverfahrens zurück: aus der Verwandlung embolomerer Wirbel einerseits in rhachitome Wirbel (fossile Amiaden), andererseits in einfache Vollwirbel (Amia calva) kann natürlich nicht ohne Weiteres geschlossen werden, dass die rhachitome Wirbelform thatsächlich die Übergangsstufe von embolomeren zu einfachen Wirbeln sei, die nur im ersten Fall nicht überschritten wurde, im zweiten Fall dagegen unkenntlich wurde oder ausfiel. Schmidt behandelte daher diese Vorstellung vorläufig als eine hypothetische; glücklicherweise findet sich aber eine direkte Bestätigung derselben bei dem fossilen Callopterus agassizi, der in der Originalabbildung von Thiollière (20) einen vollkommen rhachitomen Bau der Schwanzwirbel zeigt, die nach vorn zu sich allmählich in einfache Wirbel verwandeln, indem das vordere obere Stück (Centrum) sich fortschreitend zurückbildet und zuletzt mit dem vergrößerten Intercentrum verschmilzt[1] (Textfig. 6). Durch diesen und die vorhin genannten Befunde ist für die Amiaden der vollständige Beweis geführt, dass ihre Wirbelbildung durch die drei Stufen: embolomere, rhachitome, einfache Wirbel — in dieser Reihenfolge — verläuft. In den fertig entwickelten Thieren sind von diesen drei Stufen stets nur zwei zu sehen: embolomer — rhachitom (Eurycormus, Euthynotus), rhachitom — einfach (Callopterus), embolomer — einfach (Megalurus, Amia); in der individuellen Entwicklung der zwei letzten Gruppen werden aber zweifellos alle drei Stufen vorhanden gewesen sein.



Textfig. 6 *a*, *b*, *c*.
Drei Abschnitte der Wirbelsäule von Callopterus agassizi (nach Thiollière). *a*, Grenze von Rumpf und Schwanz, *b* und *c*, Schwanzgegend.

Diese ganze Diskussion sollte uns nur eine brauchbare Analogie für den hypothetischen Übergang der embolomeren Stegocephalenwirbel

[1] Schmidt hat Callopterus für seine Auffassung nicht zu verwerthen vermocht, weil er sich nur auf die Angabe von Zittel bezog, dass Callopterus ausschließlich rhachitome Wirbel besitze.

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

in die einfachen Wirbel der Amphibien und Amnioten liefern. Bevor aber diese Analogie — die beiderseits umgekehrte Lage von Centrum und Intercentrum (s. o. p. 380) schließt eine eigentliche Homologie aus — verwerthet werden kann, muss erst festgestellt sein, dass die Wirbel der Stegocephalen und der lebenden Digitaten nach ihrem ganzen Aufbau vergleichbar sind, was wenigstens für die Rhachitomen keineswegs evident ist und nach Hay's Darstellung sogar ganz zweifelhaft wird. Denn indem er eine vollkommene Homologie des Wirbelbaues bei Amiaden und Stegocephalen annimmt, und folglich seine entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse an Amia auch für die letzteren gelten lässt, setzt er nothwendig eine Kluft zwischen diesen fossilen und den lebenden Digitaten, die jeden direkten Vergleich völlig ausschließt.

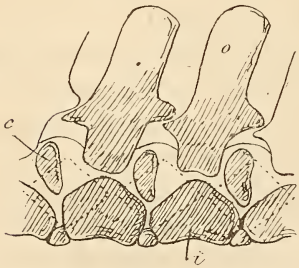
Nach Hay bestände die Anlage der Wirbelkörper bei den Stegocephalen, nach Analogie von Amia, aus den vorgeschobenen Periostknochen der knorpeligen Bögen, also aus getrennten und nicht selbständigen Stücken, wobei namentlich eine röhrige Anlage des Wirbelkörpers ausgeschlossen wäre. Da nun Periostknochen ohne ihre Unterlage nicht denkbar sind[1], so muss überall dort, wo isolirte Centra und Intercentra vorliegen, auch der zu Grunde liegende Knorpel vorhanden sein. An den Fossilen lässt sich dies freilich wegen der Zerstörung der Knorpel nicht kontrolliren; die lebenden Digitaten zeigen aber gerade das Gegentheil jener angeblichen Wirbelentwicklung. Bei ihnen ist die Anlage des primären Wirbelkörpers durchaus unabhängig und getrennt von den Bögen, ferner einheitlich röhrenförmig; dem entsprechend besteht sie auch dort, wo es, wie im Rumpfe, in der Regel gar keine unteren Bögen giebt, von denen doch nach Hay die untere Hälfte des Wirbelkörpers angeblich herrührt. Es soll dadurch keineswegs darüber entschieden werden, wie die allererste Wirbelbildung überhaupt, bei irgend welchen Fischen entstand; nur so viel steht fest, dass, wenn Hay's Angaben für die Stegocephalen richtig sind, die Wirbel dieser Thiere mit denen der lebenden Digitaten gar nicht verglichen werden können. Denn bei den letzteren fehlen die isolirten periostalen Wirbelkörperanlagen der Stegocephalen eben so vollständig, wie diesen angeblich

[1] »Knochen« ist an sich nichts weiter als ein allgemeines Gewebe ohne eine eigene bestimmte Form und Begrenzung, das sich überhaupt erst sekundär in einem anderen Grundgewebe (Bindegewebe, Knorpel) entwickelt. Eine morphologische Bedeutung gewinnen die Knochen erst durch ihre Unterlage oder durch Anpassung an andere Theile.

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

der primäre Wirbelkörper abgeht. Hält man umgekehrt daran fest, dass Angesichts der beglaubigten Verwandtschaft beider Gruppen ihr Wirbelbau kein disparater sein könne, dann muss er eben bei den Stegocephalen anders beschaffen sein als Hay annimmt. Die Entscheidung kann demnach nur durch eine erneute Untersuchung der Stegocephalenwirbel erzielt werden, aber nicht auf Grund einer willkürlichen Nomenklatur, sondern nur mit Hilfe unserer anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse.

Zuerst mache ich auf eine ursprüngliche Begleiterscheinung des primären Wirbelkörpers aufmerksam, die Hay mit keinem Wort erwähnt, obwohl sie bei Amia eben so bekannt ist wie bei vielen Stegocephalen, ich meine die Amphicölie. Es ist klar, dass eine solche einheitliche Form durch unzusammenhängende, sich nicht einmal berührende perichordale Knochenplatten, wie sie bei den meisten rhachitomen Wirbeln vorkommen, nicht angelegt werden kann; die Amphicölie ist auch keine Leistung der Chorda, sondern, so weit unsere entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse zu urtheilen gestatten, das Ergebnis eines verschiedenen Wachsthums der bogentragenden und festeren vertebralen und der nicht bogentragenden und weicheren intervertebralen Abschnitte einer kontinuirlichen Perichordalschicht. Jedenfalls kann für jene rhachitomen Wirbel behauptet werden, dass, wo in ihnen eine innere Bildung im Sinne einer Amphicölie nachweisbar ist, dieser auch ein einheitlicher primärer Wirbelkörper zu Grunde lag, und umgekehrt: wo eine solche Anlage fehlt, wie angeblich bei denselben Rhachitomen mit ihren isolirten Wirbelelementen, da kann natürlich auch eine Amphicölie nicht bestehen.



Textfig. 7.
Halbschematische Konstruktion der Wirbel von Chelydosaurus Vranii (nach Fritsch). *i*, Intercentrum; *c*, Centrum; *o*, oberer Wirbelbogen.

Nun erfahren wir aber durch Fritsch (9), dass der rhachitome Chelydosaurus Vranii amphicöle Wirbelkörper besaß, die jedoch nur an der Seite und ventral verknöchert waren, und dass dieser seitlich ventrale Hauptknochen des Wirbels, das Hypocentrum arcuale Fritsch oder Intercentrum Cope, der inneren Amphicölie entsprechend fadenrollenförmig ausgeschweift war (Textfig. 7). Dieses Intercentrum von Chelydosaurus konnte daher als die partielle Verknöcherung eines bereits bestehenden, aber theilweise weichen und daher fossil nur unvoll-

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

kommen erhaltenen Wirbelkörpers unter keinen Umständen die Anlage irgend eines bestimmten Wirbelelements darstellen, sei es einer embolomeren Wirbelscheibe, eines Meniscus oder eines Amphibienwirbels; sondern es war nur der Anfang einer fortschreitenden geweblichen Veränderung eines vollständigen, ring- oder röhrenförmigen Wirbelkörpers und unter diesem Gesichtspunkt überhaupt kein selbständiger Wirbeltheil. Fritsch bezeichnete daher dieses Intercentrum von Chelydosaurus geradezu als die verknöcherte untere Hälfte eines bikonkaven Wirbels (9, p. 25).

Nach dieser Feststellung wird man die gleichen Intercentra von Archegosaurus, Sphenosaurus, Eryops, Discosaurus etc. kaum anders auffassen können, auch wenn die Amphicölie nicht direkt nachgewiesen, sondern nur aus der ausgeschweiften Form der Intercentra zu erschließen ist. Denn es kann, wie schon Fritsch richtig bemerkte (9, p. 14), aus dem leeren cylindrischen Innenraum der fossilen Wirbelsäule keineswegs ohne Weiteres geschlossen werden, dass er nur von einer cylindrischen Chorda ausgefüllt gewesen ist und mithin ein amphicöler Wirbelkörper gefehlt habe. Berücksichtigt man endlich, dass die Intercentra unserer rhachitomen Stegocephalen ventral unmittelbar zusammenstoßen oder nur durch kleine Keilstücke getrennt werden, so kann es meines Erachtens keinem Zweifel unterliegen, dass jedes Wirbelsegment dieser Thiere einen vollständigen, aber nur theilweise verknöcherten amphicölen Wirbelkörper mit seinen Bögen darstellt. Wenn daher Fritsch gelegentlich den Hauptknochen dieses Wirbelkörpers oder das Intercentrum schlechtweg einen Wirbelkörper nennt, so ist er — abgesehen von der Inkorrektheit, dass er wider besseres Wissen den Theil fürs Ganze nimmt — durchaus im Recht gegen Cope und seine Anhänger, die darin das Homologon eines unteren Bogens, sei es nebst einem Meniscus (Amnioten) oder nebst einem Wirbelkörper (Amphibien) sehen.

Auf der anderen Seite kann nicht mehr die Rede davon sein, dass die Untersuchungen von Hay auch nur den indirekten entwicklungsgeschichtlichen Beweis dafür erbracht hätten, dass die getrennten vertebralen Knochenplatten der rhachitomen Stegocephalen die Anlagen eines oder zweier embolomeren Wirbelkörper seien. Hätten er und seine Vorgänger Recht, dann fehlte eben die Möglichkeit, die Stegocephalenwirbel irgendwie für die Kenntnis der Genese der recenten Wirbelsäule zu verwerthen; diese Möglichkeit ergiebt sich vielmehr erst aus dem Nachweise des Gegentheils, dass nämlich

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

das Intercentrum eine unselbständige, partielle Verknöcherung eines ganzen amphicölen Wirbelkörpers ist, die sich nur auf die übrigen weichen Abschnitte auszubreiten braucht, um ohne jede morphologische Veränderung einen ganzen knöchernen Wirbelkörper herzustellen.

Eine Schwierigkeit bereiten allerdings noch die paarigen Centra, deren Bedeutung sich nicht sofort ergiebt, und die doch in die Zusammensetzung des durch das Intercentrum gekennzeichneten Wirbelkörpers einzugehen scheinen. Der Versuch von Fritsch, sie als Anlagen von Gelenkfortsätzen zu deuten, ist schon von Baur mit Recht zurückgewiesen worden. Sie können nach den obigen Erörterungen eben so wie die Intercentra nicht die selbständigen Anlagen eines ganzen Wirbeltheils, sondern ebenfalls nur die partiellen Verknöcherungen eines solchen sein, dessen übrige weiche Theile im fossilen Zustande verloren gegangen sind. Vergleichen wir die Lage der Centra in den verschiedenen Arten von Rhachitomen, so lässt sich ein dreifacher Modus derselben feststellen (Textfig. 8—10). 1) Die

Textfig. 8. Textfig. 9. Textfig. 10.

Textfig. 8, Wirbel von Eryops erythroliticus (nach Cope), Textfig. 9, von Archegosaurus decheni, Textfig. 10, von Discosaurus permianus (nach Credner), *i*, Intercentrum; *c*, Centrum; *o*, oberer Wirbelbogen.

Centra fügen sich vollkommen in die Ausbuchtung zwischen den oberen Bögen und dem Intercentrum ein, erscheinen also als Theile des bezüglichen einfachen und amphicölen Wirbels (Eryops — Cope, Sparagmites — Fritsch); 2) sie nehmen eine mehr intervertebrale, doch aber bloß seitliche Stellung ein, mit einem gewissen Abstand vom Intercentrum (Chelydosaurus, Cochleosaurus — Fritsch, Sparagmites — Credner, Archegosaurus — H. v. Meyer); 3) sie gehen intervertebral bis an die Unterseite hindurch, berühren oder vereinigen sich dort und bilden so einen halbringförmigen Knochen, ähnlich dem Außenrand einer Scheibe (Archegosaurus — Fritsth, Discosaurus — Credner).

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

Nach der übereinstimmenden Auffassung der Paläontologen wären diese Verschiedenheiten so zu verstehen, dass 2 und 3 den Übergang des rhachitomen Wirbelbaues zum embolomeren darstellen, indem die paarigen Centra (1, 2) erst zu einem Halbring (3) und dann zum vollständigen Ring und so zur embolomeren Scheibe zusammenwüchsen. Diese Vorstellung ist jedoch für die Centra eben so zurückzuweisen wie es für die Intercentra geschah. Einmal fehlt jeder zwingende Grund für eine solche Ansicht, da mit demselben Recht der Hypothese genau der umgekehrte Weg der Metamorphose angenommen werden kann: von den embolomeren Wirbeln zu der Form 3, 2, 1 der rhachitomen Wirbel, woran sich ganz natürlich der einfache Wirbel anschlösse. Zweitens setzt sich die gegentheilige Anschauung bezüglich der rhachitomen Centra noch viel mehr wie bezüglich der schon besprochenen Intercentra in Widerspruch mit feststehenden Thatsachen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Angesichts der Einkeilung der angeblich ältesten rhachitomen Centra (1, 2) zwischen die anderen Wirbeltheile ist es überhaupt ausgeschlossen, dass sie zu ring- oder röhrenförmigen perichordalen Abschnitten gehörten, ohne die nach Ausweis der Entwicklungsgeschichte eine Wirbelkörperbildung nun einmal nicht zu verstehen ist. Endlich dürfen nach demselben Ausweis den rhachitomen Centra, falls sie die ersten Anlagen von Wirbelkörpern wären, die eigenen Wirbelbögen nicht fehlen, mit denen die Wirbelbildung stammesgeschichtlich und einzelgeschichtlich stets beginnt. Nach meinen Untersuchungen an den recenten Sauriern müssen allerdings schon ihre Vorfahren, eben die Stegocephalen, doppelte Wirbelbogenpaare in jedem Segment gehabt haben; nach einem Blick auf die rhachitome Wirbelsäule ist es aber klar, dass die den Centra zugehörigen Wirbelbögen bereits mit dem anderen Paar verschmolzen gewesen sein müssen, also unmöglich eine neue Wirbelbildung einleiten konnten. Wie soll nun dem allen gegenüber die Bedeutung der rhachitomen Centra als Anfänge neuer Wirbelkörper aufrecht erhalten werden?

Glücklicherweise bedarf es gar keiner besonderen Hypothesen, um für alle angegebenen Schwierigkeiten eine Ausgleichung zu finden. Geht man davon aus, dass die angegebene Reihe der rhachitomen Wirbelbildungen mit dem Anschluss an die Embolomeren einerseits und an die einfachen Wirbel andererseits wirklich vorliegt, und dass die Entwicklungsrichtung von dem einfachen Wirbel aus, wie wir eben sehen, unmöglich ist, so bleibt eben nur die Annahme des umgekehrten Bildungsganges, von den Embolomeren aus, übrig, die

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

denn auch die gewünschte Ausgleichung bringt. Dass gerade Doppelbildungen den Ausgangspunkt für die schließlichen einfachen Wirbel bilden, kann um so weniger Wunder nehmen, als sie schon in den ältesten Zuständen der Wirbelbildung überhaupt, in den doppelten Bogenpaaren der Cyclostomen vorkommen. Dadurch aber, dass an den embolomeren Wirbeln der Stegocephalen die Bögen der hinteren Scheiben oder Wirbelkörper im fossilen Zustande ganz fehlen, also nach der Analogie der Amiaden wahrscheinlich nur in vergänglichen knorpeligen Rudimenten vorhanden waren, ist schon der Zustand der rhachitomen Formen angebahnt, wo dieselben Bögen wohl durch Verschmelzung mit dem anderen Bogenpaar jede Selbständigkeit einbüßten, und die zugehörigen Wirbelkörper successiv zu Scheiben mit nur noch halbringförmiger Verknöcherung (3), dann zu keilförmigen Schaltstücken mit getrennter paariger Verknöcherung (2, 1) herabsanken, um dann durch Verschmelzung mit dem anderen Wirbelkörper völlig zu verschwinden. Diese Vorstellung wird auf das beste dadurch illustrirt, dass Archegosaurus im Schwanz halbembolomere, im Rumpf rein rhachitome Wirbel besitzt (Fritsch), was nach dem Frühergesagten heißt, dass die embolomere Form der rhachitomen vorausging.

Die unter 1 angegebene Rhachitomie nähert sich aber einer einfachen Wirbelbildung bereits so sehr, dass das Zusammenfließen der noch getrennten Theile zu den einfachen Wirbeln, wie sie bei den übrigen reptilienartigen Stegocephalen, den Sauromorphi, ferner den Rhynchocephalen und allen anderen Amnioten vorkommen, kaum noch eine hypothetische genannt werden kann. Diese Herstellung der einfachen Amniotenwirbel aus ursprünglichen Doppelwirbeln erklärt endlich auf das Befriedigendste die merkwürdigen rudimentären Doppelbildungen, die ich zum Theil schon bei den Amphibien, dann bei den Sauriern und anderen Amnioten aufgedeckt habe. Dass dort die Doppelbildung der Wirbelkörper ganz verwischt ist, während sie an den Bögen noch angedeutet bleibt, findet eine Analogie und Erläuterung darin, dass genau dasselbe bei Amia direkt nachweisbar ist.

Die Hauptergebnisse meiner Untersuchung wären also folgende:

1) Die Bildung vollständiger Wirbel mit Wirbelkörper und Wirbelbögen beginnt in der Reihe der Amiaden wie in der Reihe der Stegocephalen und aller lebenden Digitaten mit der embolomeren Form, d. h. mit doppelten Wirbeln in jedem Segment.

2) Die Verwandlung dieser Doppelwirbel in einfache

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

Wirbel erfolgt vermittels ihrer paarweisen Verschmelzung, nachdem mehr oder weniger beide Wirbel (Ganoiden) oder vorherrschend der hintere von ihnen sich zurückgebildet hat (Digitaten).

3) Die rhachitome Wirbelform ist weder eine ursprüngliche noch eine selbständige Erscheinung, sondern nur eine Übergangsstufe in jenem Verwandlungsprocess.

4) Die Hauptbedeutung des embolomeren Ursprungs der Wirbel liegt für die Digitaten in der Vererbung gewisser Reste der Doppelbildung, nämlich der Bögen und der Seitenfortsätze und Rippen, deren bleibende Formen theilweise nur daraus zu verstehen sind.

Straßburg i/E., im November 1896.

Litteraturverzeichnis.

1. Baur, Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. Biolog. Centralblatt. VI. 1886.
2. —— The Stegocephali. Anat. Anzeiger. XI. 1896.
3. Cope, On the Intercentrum of the Terrestrial Vertebrata. Transact. Amer. Phil. Soc. XVI. 1888.
4. —— The Osteology of the Lacertilia. Proc. of Amer. Phil. Soc. XXX. 1892.
5. Corning, Über die sogen. Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. Morphol. Jahrbuch. XVII. 1891.
6. Credner, Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes. Zeitschr. geol. Gesellsch. XLII. 1881—1890. V. Sparagmites arciger.

6a. —— Die Stegocephalen und Saurier etc. Ebenda. VII. Palaeohatteria longicaudata.

6b. —— Die Stegocephalen und Saurier etc. Ebenda. IX. Discosaurus peruvianus.

7. —— Die Urvierfüßler des Sächsischen Rothliegenden. 1891. Naturwiss. Wochenschr.
8. Ebner, Über die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. CI. III. 1892.
9. Fritsch, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. II, 1. 1885.
10. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. 1862.
11. —— Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschr. III.
12. Goette, Über die Zusammensetzung der Wirbel bei den Reptilien. Zoolog. Anz. 1894. Nr. 458.

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

13. Goette, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 3. Die Plagiostome. Arch. f. mikr. Anat. XV.
13 a. —— Beiträge zur vergleichenden Morphologie etc. 5. Die Teleostier. 6. Die Rippen der Urodelen. Ebenda. XVI.
14. Hay, On the Structure and Development of the Vertebral column of Amia. Field Columbian Museum. Zoolog. Series. I. 1895.
15. Hyrtl, Über normale Quertheilung der Saurierwirbel. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. X. 1853.
16. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. 1872.
17. Aug. Müller, Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Arch. Anat. Phys. 1853.
17 a. Rathke, Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. 1866.
18. Ludwig Schmidt, Untersuchungen zur Kenntnis des Wirbelbaues von Amia calva. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.
19. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 1854.
20. Thiollière, Description des poissons fossiles prov. de gisements coralliens du Jura dans le Bugey 1854. Taf. X, Callopterus.
21. Zittel, Handbuch der Paläontologie. 1. Abth. Paläozoologie. III. Vertebrata. 1887—1890.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

a, intervertebraler Außenwulst, äußerer Ring des Meniscus der Krokodile;
b, Basis des oberen Wirbelbogens;
ch, Chorda;
d, Dornfortsatz;
f, faserige Außenschicht des Intervertebralringes;
g, Spinalganglien und -nerven;
gr, Grenzzone zwischen Basis und Stamm des oberen Wirbelbogens;
h, helle Innenschicht des Intervertebralringes;
i, Intervertebralring;
i' Gelenkkopf oder Meniscus;
k, senkrechter vertebraler Kanal;
m, künftige Gelenkhöhle;
o, vorderer oberer Wirbelbogen;
o', hinterer oberer Wirbelbogen;
p, primärer Wirbelkörper;
pr, Periostknochen;
r, Rinne des Intervertebralringes;
t, Seitenfortsatz;
u, unterer Wirbelbogen.

Die Längsschnitte 1—15 sind in gleicher Vergrößerung gezeichnet.

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

Tafel XV.

Fig. 1. Lacerta viridis, Embryo, vorderer Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 2. Dasselbe, tiefer Durchschnitt unter der Chorda.

Fig. 3. Dasselbe, Querdurchschnitt eines Wirbels aus dem zweiten Viertel des Schwanzes.

Fig. 4. Dasselbe, etwas älter, Frontaldurchschnitt eines Schwanzwirbels.

Fig. 5. Dasselbe, Frontaldurchschnitt durch den intervertebralen Abschnitt eines Schwanzwirbels.

Fig. 6. Dasselbe, etwas älter.

Fig. 7. Lacerta agilis, Fötus, Frontaldurchschnitt des achten Schwanzwirbels.

Fig. 8. Dasselbe, erster Schwanzwirbel. *x*, Grenzfurche zwischen Wirbelkörper und Bogen.

Fig. 9. Dasselbe, etwas älter, erster Schwanzwirbel.

Fig. 10. Lacerta agilis juv., sechster Schwanzwirbel; *q*, Stelle des queren Zerfalls des Wirbels.

Fig. 11. Lacerta agilis, Fötus, intervertebraler Querdurchschnitt eines Schwanzwirbels.

Fig. 12. Lacerta sp., Fötus, Querdurchschnitt eines Intervertebralringes des Halses.

Fig. 13. Lacerta agilis, Fötus. Querdurchschnitt durch einen Wirbel des zweiten Viertels des Schwanzes.

Fig. 14. Lacerta agilis, Fötus, etwas älter, Querdurchschnitt des dritten Schwanzwirbels.

Fig. 15. Anguis fragilis, Fötus, Querdurchschnitt durch einen Schwanzwirbel dicht hinter dem Seitenfortsatz.

Fig. 16. Anguis fragilis juvenis, Frontaldurchschnitt eines Schwanzwirbels.

Fig. 17. Anguis fragilis, Fötus, von oben nach unten folgende Frontaldurchschnitte desselben siebenten Schwanzwirbels. *t'*, Seitenfortsatz mit Foramen transversarium und rudimentärer Abgliederung.

Tafel XVI.

Fig. 18. Lacerta viridis, Fötus, macerirte Schwanzwirbelsäule vom 1. bis 43. Wirbel.

Fig. 19. Lacerta viridis, Fötus, Frontaldurchschnitt durch das Rückenmark (*e*).

Fig. 20—22. Dasselbe, Projektion der Frontaldurchschnitte von Schwanzwirbeln (*4*, *5*, *8*, *9*), die Linien im Wirbeldach bedeuten die früheren Grenzen des vorderen Bogens.

Fig. 23. Anguis fragilis, Fötus, acht Schwanzwirbel schräg sagittal durchschnitten, links durch die Seitenfortsätze, rechts durch die Bogenbasen; grau = Knorpel, weiß = weiches Bildungsgewebe.

Fig. 24. Dasselbe, beide Sacral- und die drei ersten Schwanzwirbel (s^1, s^2, c^1, c^2, c^3 in auf einander folgenden Sagittaldurchschnitten von außen (obere Reihe), nach innen (untere Reihe). *t*, vorderer, *t'*, hinterer Seitenfortsatz.

Tafel XVII.

Fig. 25. Hatteria punctata adult., präsacraler Wirbel, Mediandurchschnitt. *x*, Wirbelmitte.

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

Fig. 26. Dasselbe, siebenter bis achter Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt. *x*, Wirbelmitte.

Fig. 27. Dasselbe, Stück des Wirbelknochens, stärker vergrößert.

Fig. 28. Tarentola mauretanica juv., Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 29. Crocodilus palustris, Embryo, Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 30. Crocodilus vulgaris, älterer Fötus, Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 31. Crocodilus palustris, Embryo, Querdurchschnitt eines Halswirbels.

Fig. 32. Ovis aries, Embryo, Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt, links im Niveau der Seitenfortsätze, rechts theilweise tiefer.

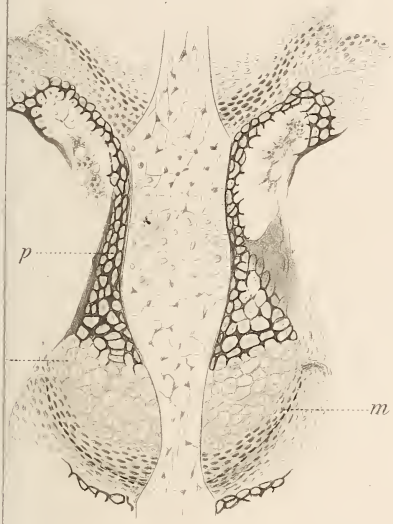
Fig. 33. Lacerta agilis, Fötus, zwei vordere Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

Fig. 34. Didelphis quica, Beuteljunges von 1,5 cm Länge, fünfter und sechster Schwanzwirbel, Frontaldurchschnitt.

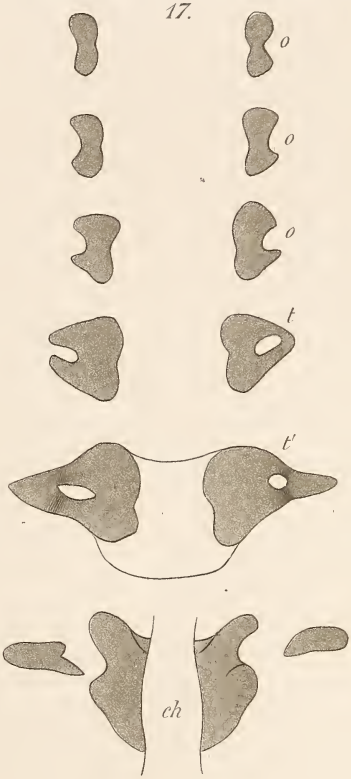
Fig. 35. Dasselbe adult., vierter bis sechster Schwanzwirbel.

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

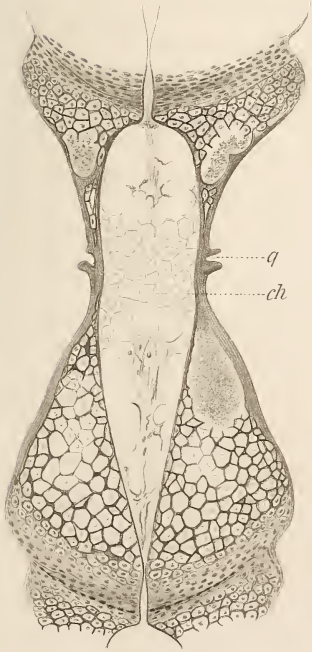
9.



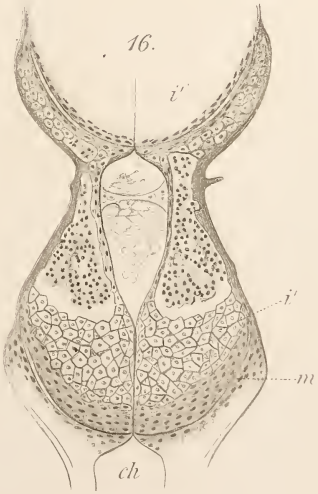
17.



10.



16.



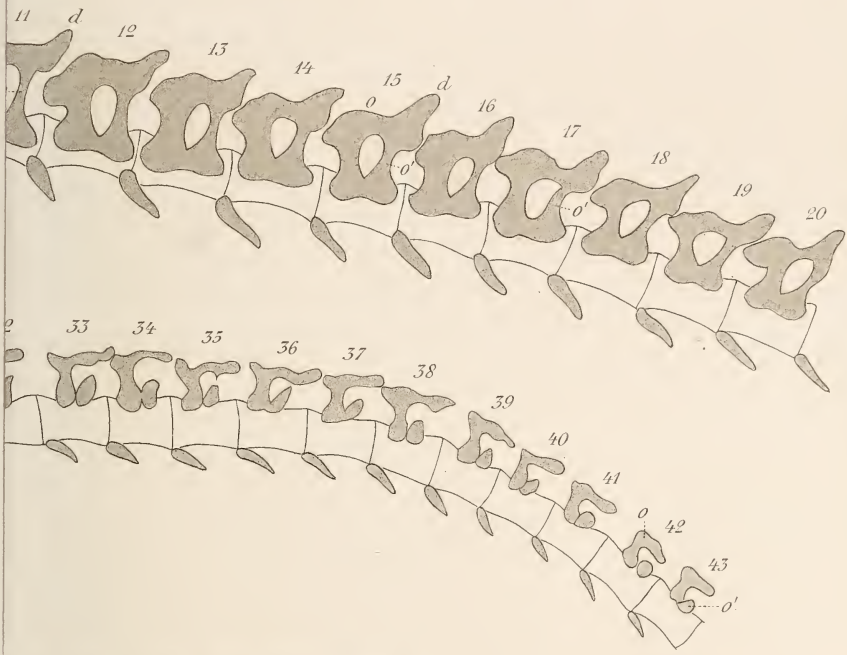
A. Goette.

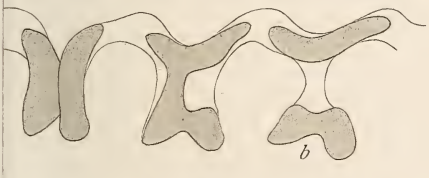
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

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

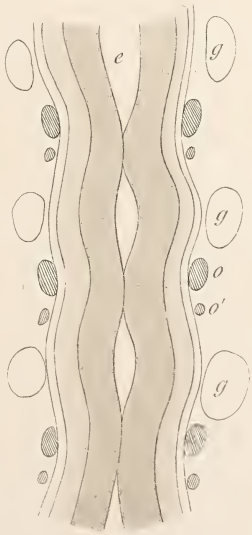
Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig

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

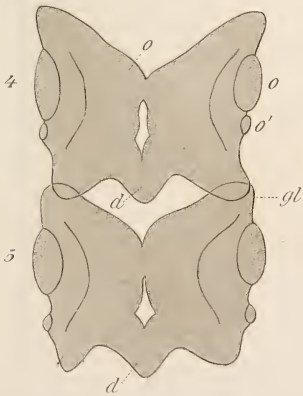




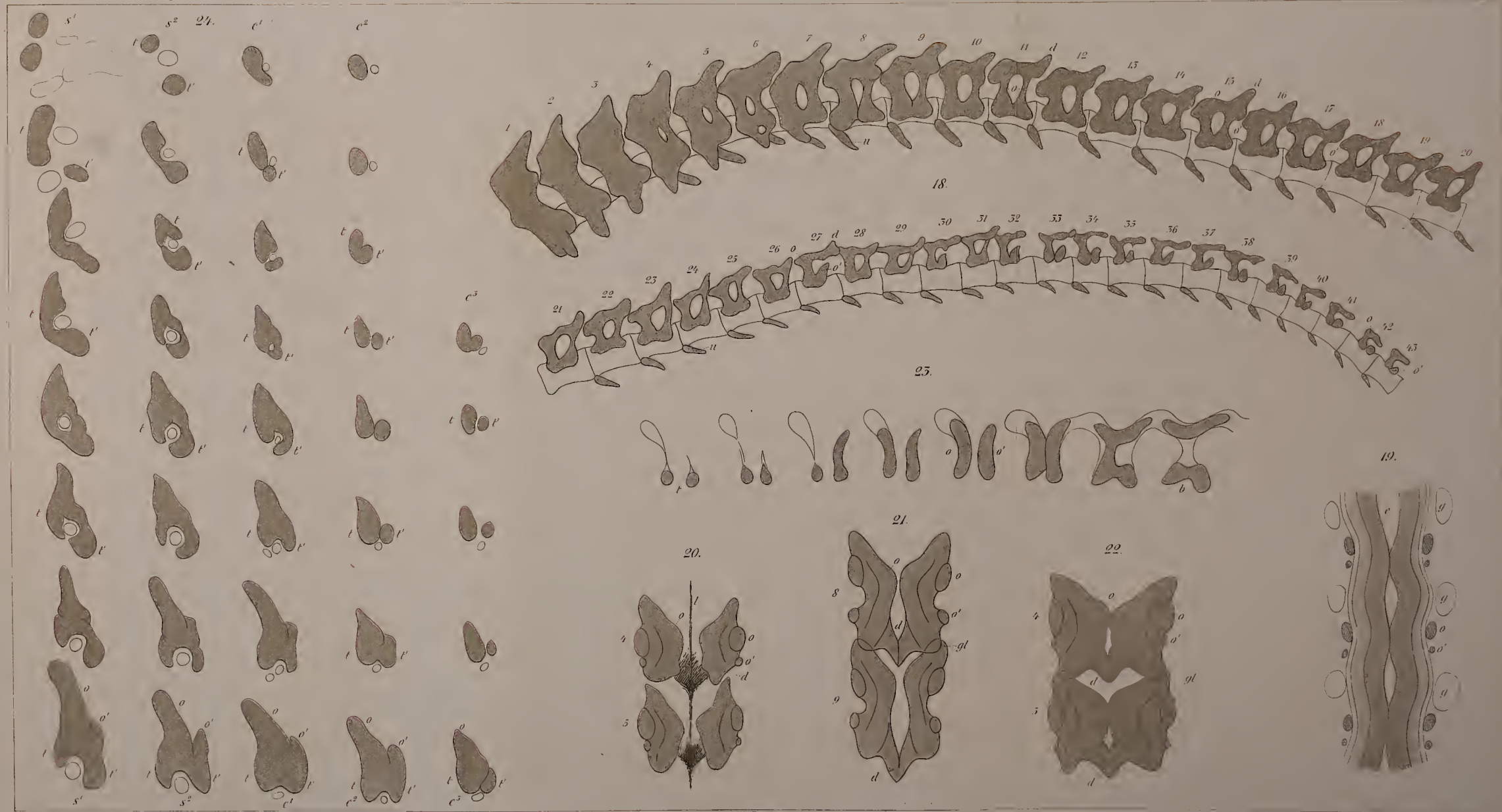
19.



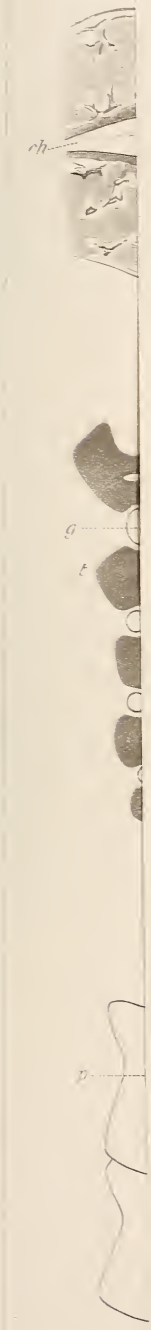
22.



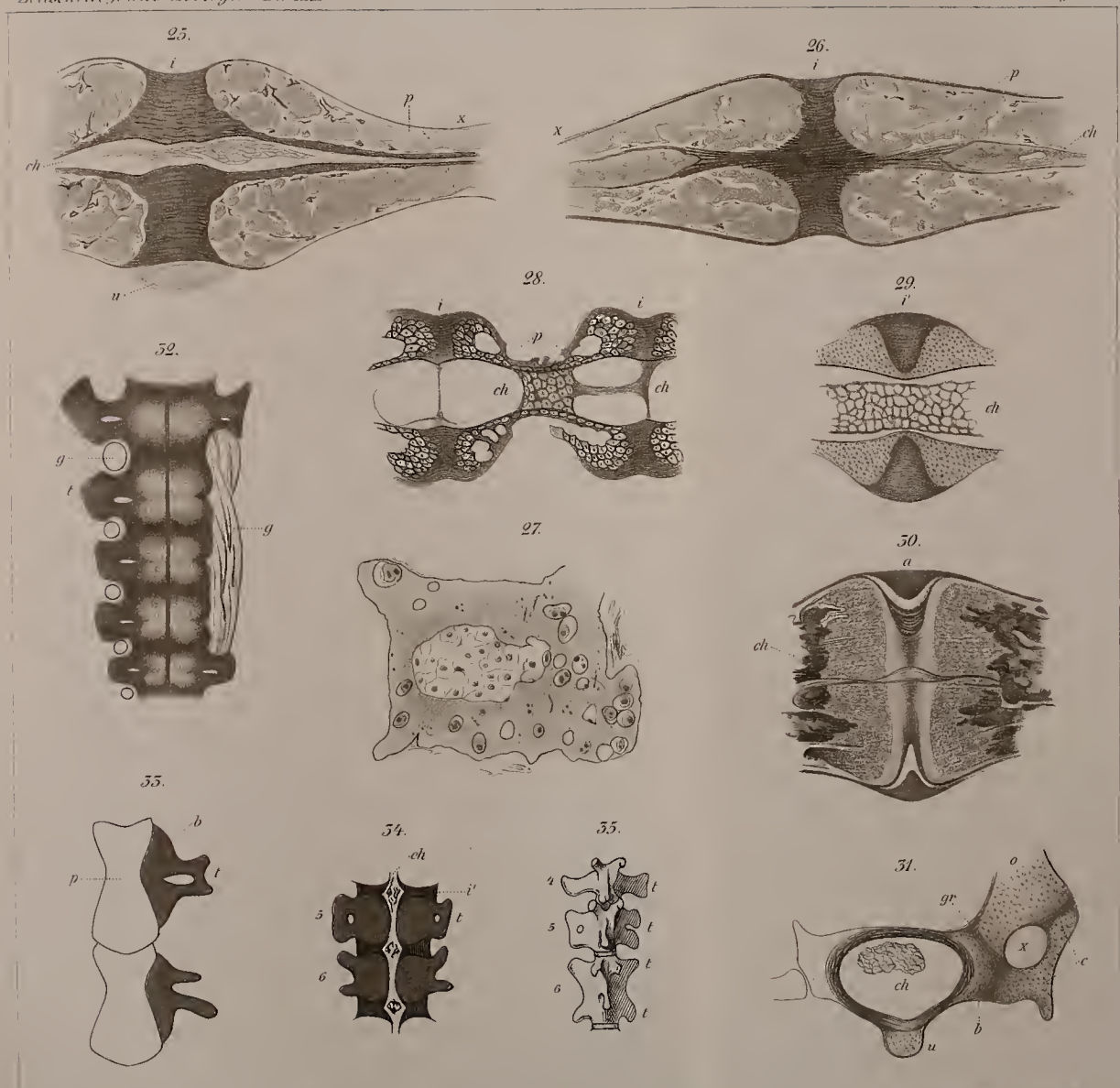
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



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

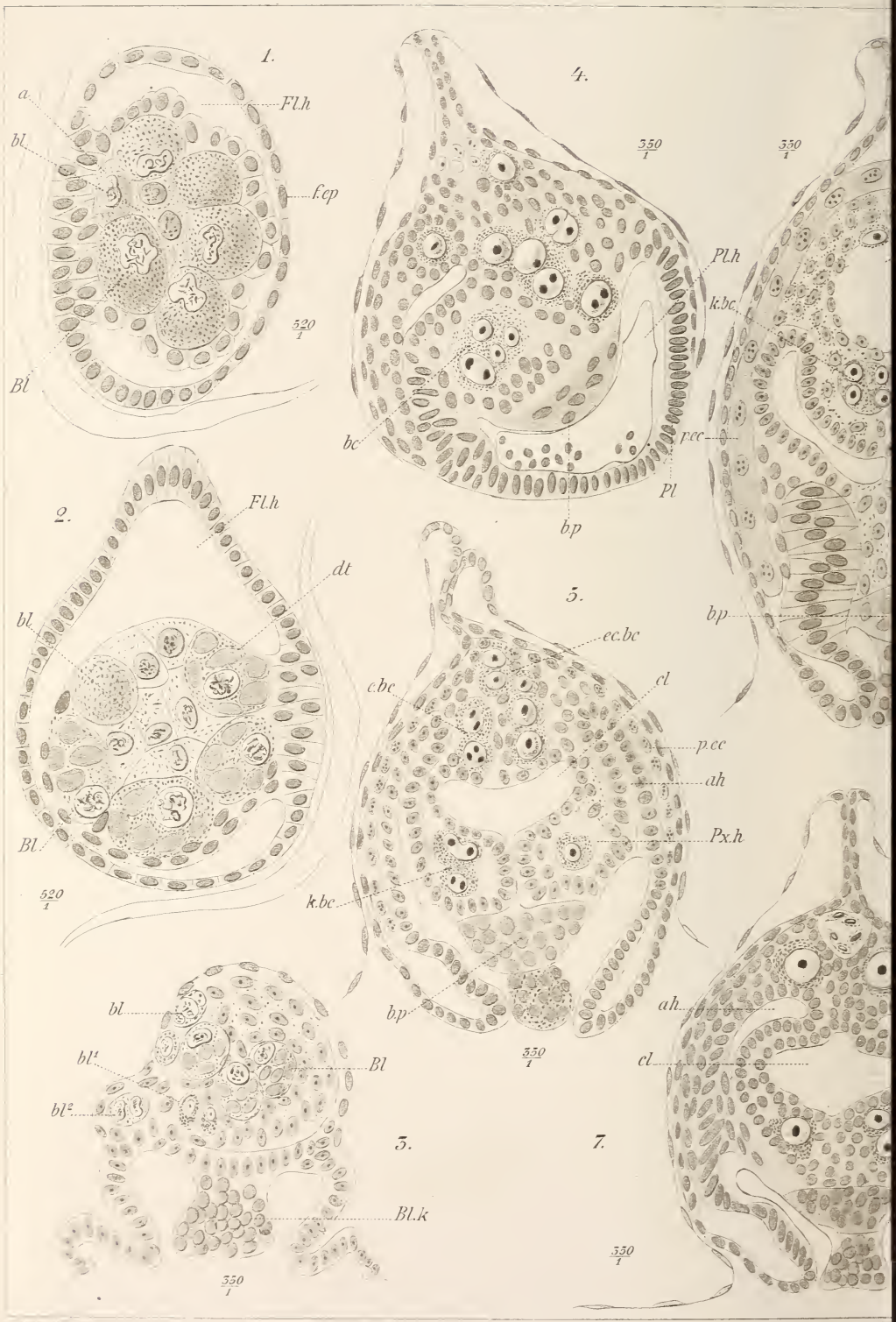


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig

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



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1896-1897

Band/Volume: 62

Autor(en)/Author(s): Goette A.

Artikel/Article: Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. 343-394