

Aus dem zoologisch-vergl.-anatom. Institut der Universität Zürich.

Beiträge zur
Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vogelbeckens.

Von

N. G. LEBEDINSKY.

An dieser Stelle möchte ich über die Hauptergebnisse meiner Dissertationsarbeit berichten, die unter dem gleichen Titel in der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaften“ (Bd. 50) in kurzer Frist erscheinen wird. Diese Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Professor Dr. A. Lang und Herrn Professor Dr. K. Hescheler ausgeführt. Für die vielfache Unterstützung und zuvorkommendste Berücksichtigung meiner Wünsche sei meinen beiden hochgeehrten Lehrern auch an dieser Stelle bestens gedankt. Auch Herrn Prof. Dr. O. Zietzschmann, Direktor des veterinär-anatomischen Institutes der Universität Zürich, welcher mir mit grösster Bereitwilligkeit das zur Herstellung von Wachsplattenmodellen erforderliche Instrumentarium zur Verfügung stellte und mich in die Plattenmodelliermethode einführte, bin ich zu grossem Danke verpflichtet.

Die Arbeit, über welche hier referiert werden soll, gliedert sich in zwei annähernd selbständige Teile, einen anatomischen und einen embryologischen. Im ersten Teil wird die vergleichende Osteologie des erwachsenen Vogelbeckens auf Grund des Studiums von mehr als dreihundert Vogelskeletten behandelt und im Anschluss daran ein Versuch gemacht, die Beziehungen zwischen der Lebensweise und der allgemeinen Beckenform der Vögel zu ermitteln.

Vor allem interessierte mich die Längenausdehnung der Darmbeine; auch der Abstand der Acetabula von einander schien mir von der Lebensweise der Vögel abhängig zu sein. Ausserdem wurden die Längen des prae- und des postacetabularen Ilium, des Ischium und des Pubis, sowie die Grösse des Processus pectinealis mit Hinblick auf die Lebensweise studiert. Dabei kam ich in bezug auf die erste Frage (Längenausdehnung) zur gleichen Annahme wie Dames,

nämlich zu der, dass „die Länge des Vogelbeckens im Vergleich zur Länge des Rumpfes . . . nur der Ausdruck des Bestrebens ist, für die Muskeln der hinteren Extremitäten und die hohen an ihre Leistungen gestellten Anforderungen Platz genug zu gewinnen“ (Dames). Es ist ja bekannt, dass die Vögel überhaupt ein viel regeres Leben als viele andere Wirbeltiere führen und infolgedessen viel mehr Bewegungen auszuführen haben, um ihre Beute zu fangen und so den täglichen Bedarf an Nahrung zu decken. Hiezu aber ist den Vögeln, soweit sie sich mittelst der hinteren Extremitäten fortbewegen, eine sehr starke Muskulatur des Beckengürtels nötig, die ihrerseits sehr grosse Knochenflächen als Ansatzstellen voraussetzt. Bei den guten Schwimmern unter den Wasservögeln kommt ja das Moment, dass die hinteren Extremitäten nur zur Stütze des Körpers zu dienen haben in der Hauptsache überhaupt nicht in Frage, die Darmbeine sind hier aber ebenso lang wie bei den ausgesprochenen Laufvögeln, und so halte ich die Richtigkeit der oben ausgesprochenen Ansicht für genügend fundiert.

Alle schnell laufenden und rasch schwimmenden Vögel zeichnen sich auch durch den Besitz eines kleinen Acetabularabstandes aus, während derselbe bei den weniger spezialisierten Land- und Wasservögeln gewöhnlich viel grösser ist. Fassen wir die lokomotorische Tätigkeit der bipeden Tiere (Hüpfer ausgenommen) näher ins Auge, so können wir einen gemeinsamen Zug bei allen Arten der Fortbewegung konstatieren — durch Schritte oder Ruderschläge werden dem Körper jederseits abwechselnd Stösse erteilt, wodurch die geradlinige Fortbewegung zustande kommt. Je näher zur medianen Sagittalebene des Körpers dabei der Stoss durch das Femur direkt geleitet wird, desto unmittelbarer wird das Tier vorwärts geschoben, ohne dass es die Tendenz, sich gleichzeitig nach der dem Stosse entgegengesetzten Seite zu drehen, stark durch Muskelanstrengung zu bekämpfen hat.

Ich glaube also, dass die Längenausdehnung der Darmbeine und ihrer einzelnen Teile, sowie die Grösse des Acetabularabstandes im engen Zusammenhang mit den verschiedenen Anforderungen steht, welche an die lokomotorische Tätigkeit der Hinterextremitäten gestellt werden, wenn ich auch ausdrücklich darauf hinweisen möchte, dass dies nicht die einzige Erklärung sein kann, da hier, wie überall im Reiche der Organismen bei den formbildenden Prozessen viele Ursachen bald parallel, bald hingegen in divergierender Richtung mitspielen. Zudem prägt die Vorgeschichte jeder einzelnen Art, ihre Abstammung, den Organen einen starken, schwer auszuwischenden Stempel auf.

Im zweiten, embryologischen Teile meiner Arbeit unternehme ich eine Revision der bestehenden Beobachtungen über die Entstehung und Gestalt der ersten knorpeligen Beckenanlagen der Vögel im Zusammenhang mit der Frage nach den Homologiebeziehungen der einzelnen Teile des Vogelbeckens zu denjenigen der Reptilien, um auf diesem Wege die vielerörterte Frage nach der nahen Blutsverwandtschaft der Vögel und der Dinosaurier ihrer Lösung näher zu bringen. Ausserdem verfolge ich beim Huhn die spätere Entwicklung des Knorpelbeckens und gebe auf Grund dieser Beobachtungen eine kontinuierliche Darstellung der Etappen in der Ausbildung der Beckenform.

Zur Untersuchung gelangten Embryonen folgender Arten:

- Haushuhn (*Gallus domesticus*).
- Hausente (*Anas boschas domestica*).
- Haustaube (*Columba livia domestica*).
- Rabenkrähe (*Corvus corone*).
- Sperling (*Passer domesticus*).
- Grosser Brachvogel (*Numenius arquatus*).
- Haubensteissfuss (*Podiceps cristatus*).
- Lachmöve (*Larus ridibundus*).

Es wurden alle vorhandenen Stadien, soweit das Material reichte, sowohl an Längs- wie an Querschnitten untersucht. Ferner habe ich nach der Methode von Born und Peter bei fünfzig- bzw. fünf- undzwanzigfacher Vergrösserung sechs Modelle der ersten knorpeligen Beckenanlagen vom Haushuhn und von der Lachmöve hergestellt und in vielen Fällen die Methode des Durchsichtigmachens der ganzen Embryonen mit Benzol-Schwefelkohlenstoff, mit vorangehender Durchfärbung des Knorpels mit Methylgrün, angewandt, um dadurch die mikroskopischen Befunde zu kontrollieren.

Die Hauptergebnisse decken sich im wesentlichen mit denjenigen Bunge's und Mehnert's; daher werden in meiner Arbeit nur diejenigen Beobachtungen angeführt, welche entweder die Entwicklungsgeschichte des knorpeligen Vogelbeckens vervollständigen, oder aber eine Streitfrage in der einen oder anderen Hinsicht entscheiden helfen.

Es können auf Grund meiner Untersuchungen folgende Thesen aufgestellt werden:

Die Verknorpelung des Femur geht der Beckenverknorpelung voran und ist von letzterer unabhängig (schon von Bunge und Mehnert festgestellt).

Bei Vögeln, welche keinen (*Larus*) oder einen nur sehr kleinen (*Podiceps*) *Processus pectinealis* im erwachsenen Zustande besitzen, tritt derselbe während der Embryogenese nicht auf.

Der *Processus pectinealis* vergrössert sich beim Haushuhn im Laufe der Ontogenese. Eine Rückbildung findet nicht statt. (Auch von Mehnert festgestellt.)

Die Frage nach den Homologiebeziehungen der einzelnen Vogelbeckenteile zu den einzelnen Teilen des Reptilbeckens ist Gegenstand der Erörterung vieler älterer und neuerer Autoren gewesen. Es ist hauptsächlich das Pubis derjenige Teil des Sauropsidenbeckens, welcher dabei die meisten Schwierigkeiten bot. Besonders gross sind diese Schwierigkeiten für den Vergleich der Vögel und der Dinosaurier, die ein zweistrahliges Schambein besitzen. Welchem der beiden Pubisäste ist das vordere untere Beckenelement des Vogelbeckens homolog? Kann man den *Proc. pectinealis* der Vögel vom vorderen Pubisaste der Praedentaten ableiten durch die Annahme einer allmählichen Reduktion? Sind somit die Vögel direkte Nachkommen der Praedentaten, oder ist die grosse Ähnlichkeit im Bauplan dieser Abteilungen bloss auf Konvergenz zurückzuführen? — Das sind einige der wichtigsten Streitfragen.

Es fehlt hier der Platz, die Meinungsverschiedenheiten der einschlägigen Arbeiten anzuführen; ich verweise in dieser Hinsicht auf meine Dissertation. Hier will ich nur die eigene Ansicht kurz wiedergeben.

Da der *Processus pectinealis* vom Ilium aus entsteht und das vordere untere Vogelbeckenelement (*Pubis*) embryonal eine zum Ilium annähernd vertikale Lage einnimmt, so kann nur dieses vordere untere Stück als wahres Homologon des Reptilpubis angesehen werden, umso mehr als der *Proc. pectinealis* auf den ersten Entwicklungsstadien überhaupt noch fehlt.

Dieser *Processus* ist bei Carinaten seiner Entstehung nach ein Auswuchs des Ilium, kann somit in keiner genetischen Beziehung mit dem zweistrahligem *Pubis* der Praedentaten stehen, muss vielmehr als ein Muskelfortsatz des Ilium angesehen werden. Bei Ratiten (*Casuaris* und *Apteryx*), bei denen nach Baur und Parker der *Processus pectinealis* zur einen Hälfte vom Ilium, zur anderen vom *Pubis* aus gebildet wird, liegt kein zwingender Grund vor, die untere, zum *Pubis* gehörende, Partie dieses Fortsatzes als ein Rudiment des Vorderastes des Praedentatenpubis aufzufassen, da ja auch bei diesen Vögeln das vordere untere Beckenelement bei seinem ersten Auftreten eine zum Ilium annähernd vertikale Lage besitzt

und somit entschieden dem Embryonalpubis der Carinaten, sowie demjenigen der rezenten Reptilien, entspricht.

Da ich mit Marsh der Ansicht bin, dass bei den Praedentaten gerade der vordere Pubisast dem wahren Reptilpubis homolog zu setzen ist, und ferner, wie gezeigt, das vordere untere Element des Ratitenbeckens infolge seiner embryonalen Lage ebenfalls als Pubis aufzufassen ist, so kann die untere Hälfte des Processus pectinealis der Ratiten nichts anderes als einen Neuerwerb der Ratiten darstellen.

Aus allen angeführten Gründen unterscheide ich mit den älteren Autoren (Meckel, Cuvier, Owen, Huxley, Gegenbaur), ferner mit Bunge und Mehnert am Vogelbecken nur ein Ilium, Ischium und Pubis. Den Proc. pectinealis dagegen, mag sich an seiner Bildung auch das Pubis beteiligt haben, betrachte ich einfach als eine am bereits typischen Vogelbecken entstandene Bildung zum Ansatz der Muskulatur. Eine direkte Verwandtschaft der Vögel mit den Praedentaten ist daher auf dieses Merkmal nicht zu begründen. Was ihre Verwandtschaft mit den Saurischia, im besonderen mit den Sauropoden, betrifft, so kann auf Grund meiner Studien nichts Bestimmtes darüber ausgesagt werden, wenn es auch feststeht, dass die ersten Entwicklungsstadien des Vogelbeckens dem Sauropodenbecken in hohem Grade ähnlich sind. Inwieweit letzterer Umstand für die direkte Ableitung der Vögel von den primitiven Dinosauriern spricht, wage ich nicht zu entscheiden.

Am Schlusse sei noch über die Homologiebeziehungen zwischen dem zweistrahligem Dinosaurierpubis und dem einfachen Pubis der Dinosaurier und anderer Reptilien ein paar Worte gesagt.

Es wurde von Bunge, Mehnert und von mir festgestellt, dass das Pubis und das Ischium der Vögel in den frühesten Knorpelstadien fast senkrecht zur Längsachse des Ilium stehen und somit eine Stellung einnehmen, die sich der Stellung dieser Beckenelemente bei den rezenten Reptilien nähert. Auf späteren Stadien verlassen die beiden Knorpel diese Stellung und es findet eine allmähliche Rotation ihrer distalen Partien caudalwärts statt, bis schliesslich Pubis, Ischium und Ilium einander nahezu parallel liegen. Wäre nun von den beiden Pubisästen der Praedentaten der hintere dem Pubis der Vögel und der rezenten Reptilien homolog, so wäre zu erwarten, dass sich unter den zahlreichen Dinosaurierresten auch noch solche finden, bei welchen der hintere Pubisast noch nicht die gewohnte, dem Ischium fast parallele Lage erreicht hätte, sondern noch einen mehr oder weniger grossen Winkel mit diesem Beckenteil bildete, was als eine Reminiszenz an die festgestellte ursprüngliche praeacetabulare Lage des Pubis bei den Reptilien zu deuten sein

würde. Das ist aber nicht der Fall. — Mag der hintere Ast des Pubis noch so klein sein, wie z. B. bei *Claosaurus* oder bei *Triceratops*, mag er andererseits stark (*Iguanodon*) bis sehr stark (*Laosaurus*, *Dryosaurus*, *Camptosaurus*, *Stegosaurus*) ausgebildet sein, immer verläuft er dem Ischium vollständig parallel. Hieraus ziehe ich den Schluss, dass bei der Entstehung sowie in der phylogenetischen Entwicklung des hinteren Pubisastes die bei den bekannt gewordenen Dinosaurierskeletten festgestellte Richtung dieses Beckenteiles von Anfang an eingeschlagen wurde, und dass somit dem hinteren Ast der Name *Postpubis* (Marsh) mit Recht zukommt, während der vordere Pubisast das wahre Pubis repräsentiert.
