

Die Ossifikation des Skelettes beim Star und Mauersegler und deren Beziehung zur Frage des Unterschiedes zwischen Nestflüchter und Nesthocker

Von

UMBERTO COCCHI (z. Z. Zürich)

(Mit 6 Abbildungen im Text)

(Aus dem Röntgeninstitut und der radiotherapeutischen Klinik der Universität Zürich, Direktor Prof. Dr. H. R. SCHINZ)

SCHINZ und ZANGERL untersuchten 1937 im Verlauf von vergleichend-anatomischen Studien über die Osteogenese bei Wirbeltieren die Knochenentwicklung bei drei Vogelarten, beim Haushuhn, Haubentaucher und bei der Taube. Bei der Auswahl dieses Materials war die Annahme massgebend gewesen, dass bei den Vögeln in bezug auf die Entwicklungsreife des Skelettes im Moment des Ausschlüpfens ein bedeutender Unterschied zwischen Nestflüchtern (z. B. Haushuhn, Haubentaucher) und Nesthockern (Taube) bestehe. Es hat sich aber im Verlauf der Untersuchung herausgestellt, dass die Taube nur ein atypischer Vertreter der Nesthocker ist; sie ist wohl ökologisch als Nesthocker zu bezeichnen, doch ist die Osteogenese derjenigen eines Nestflüchters sehr ähnlich. Die Taube stammt vermutlich ursprünglich von Nestflüchtern und ist erst später zum Nesthocker geworden. Von typischen Nesthockern war kein genügendes Material zum Vergleich vorhanden.¹⁾ Erst später gelangten wir in den Besitz von 12 Exemplaren des gewöhnlichen Stares (*Sturnus vulgaris* [L.]) und von acht Exemplaren des Mauerseglers (*Cypselus apus* [L.]), die uns freundlicherweise von Prof. PORTMANN in Basel zur Verfügung gestellt wurden. Dafür möchte ich an dieser Stelle Herrn Prof. PORTMANN danken, ferner Herrn Professor STEINER, Zürich, und besonders meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. H. R. SCHINZ,

für die liebenswürdige Überlassung der Arbeit.

Diese 20 Tiere, die teils in 3½-, 4- und 5prozentigem Formol fixiert waren, wurden sämtlich nach der nach SPALTEHOLZ von PETRI modifizierten Aufhellungsmethode mit 2prozentiger KOH behandelt und mit alizarinsulfosaurem Na in 1prozentiger KOH gefärbt, wobei die Knochen und der verkalkte Knorpel rot gefärbt wurden, während das übrige Gewebe durchsichtig wurde. Genauere Details sind aus der Arbeit SCHINZ und ZANGERL zu ersehen.

Vom Star sind zwei Tiere am Schlüpfstag und den darauffolgenden drei Tagen getötet worden, die restlichen acht am 6., 8., 9., 13., 15., 17. und 19. Tag nach dem Ausschlüpfen. Der Schlüpfmoment findet am 12. resp. 13. Tag statt, so dass das absolute Alter unserer Stare also um je zirka 12 Tage höher anzusetzen ist. Vom Mauersegler sind uns auch nur postembryonale Stadien zugekommen. Da die individuellen Unterschiede hier wie beim Star sehr gross sind, so wurde nach sorgfältigem Vergleich eines reichen Materials für die einzelnen Stadien stets das mittlere Alter ausgesucht, und zwar je ein Exemplar vom 3., 4., 7., 11., 12., 13., 15. und 18. Tag. Da die Köpfe für anderweitige Untersuchungen benötigt wurden, sind diese Mauersegler kopflos. Der Mauersegler ist insofern besonders interessant, als er eine sehr scharf ausgeprägte Nestzeit von durchschnittlich 42 Tagen, nach 20 Tagen Brutzeit, hat und an einem ganz bestimmten Tag den ersten Flug ohne jede Vorbereitung zu unternehmen instande ist. Er stellt also das Extrem einer Instinktreifung ohne Übung dar.

Im folgenden soll nun zuerst die zunehmende Ossifikation des Starskelettes systematisch beschrieben werden: Vor dem 1. (Schlüpf-)Tag scheinen keine knöchernen Elemente vorhanden zu sein, da wir am

¹⁾ Herr Kollege PORTMANN hatte mir schon vor Jahren Starenmaterial zur Verfügung gestellt, von denen ich Röntgenbilder und Aufhellungspräparate machte. Die wissenschaftliche Verarbeitung blieb aber liegen, und ich habe deshalb Herrn COCCHI gebeten, unter Ergänzung neuen Materials die Arbeit durchzuführen und abzuschliessen.

SCHINZ.

1. *Tag* gerade als allererste Knochenbildung eine solche an den hinteren Extremitäten finden, und zwar am Femur, an der Tibia und an der Fibula. Das ganze übrige Skelett ist noch knorplig. Das 2. schlüpfreife Tier ist bedeutend weiter entwickelt. Es entspricht ungefähr dem viertägigen Tier (siehe dieses unten), weist aber ausserdem noch Ossifikation der Phalanx II der vorderen Extremität und einer Phalanx I und II sowie von zwei Gliedern der Zehe III der hinteren Extremität auf. Ferner beginnt sich auch der Skleralring zu verknöchern. Im Vergleich zu unseren anderen Nesthockertieren ist dieses Exemplar jedoch als besonders weit ausgebildet anzusehen, und es ist wohl als Beispiel der äussersten Grenze des individuellen Unterschiedes zu betrachten.

Schon am 2. *Tag* sehen wir ausser einem Weiterwachsen der zuerst verknöcherten Skeletteile der hinteren Extremität und beginnender Ossifikation des Metatarsus Verknöcherung des Beckens, und zwar gleichzeitig, aber getrennt, das Ilium, Ischium und Pubis. Ferner ossifizieren die Wirbel 20—26 und die Wirbel 16—19 mit je zwei Rippen. Wie beim Huhn ossifizieren zuerst die Wirbelkörper, etwas später die Neuraepophysen. Die Ossifikation der Wirbelkörper geht von drei Ossifikationszentren aus, einer dorsalen und zwei ventralen Platten, die sehr schnell an der Medianlinie synostosieren. Es war an diesen Präparaten nicht mehr möglich, weitere Untersuchungen über andere Knochenkerne anzustellen; SCHINZ und ZANGERL fanden z. B. am Huhn 4—7. Das proximale Ende der Rumpfrippen ist gegabelt, wobei der dorsale Ast mit einer Diapophyse, der ventrale Ast mit einer Synapophyse artikuliert. Auch der Schädel zeigt Anzeichen von Verknöcherung: vorerst ossifiziert das Praemaxillare, das Maxillare, das Nasale, Frontale, das Palatinum mit dem Basosphenoideale und dem Rostrum sphenoidale, ferner das Jugale, das Quadratojugale und endlich der Unterkiefer mit dem Dentale, dem Supraangulare, Angulare, Artikulare und das Zungenbein. An diesen beiden Tagen mass der Vogel vom Scheitel bis zum Steiss $2\frac{1}{2}$ cm.

Am 3. *Tag* beträgt die Scheitelsteisslänge des Vogels $3\frac{1}{2}$ cm. Am Schädel sind jetzt als neue Verknöcherungen die des

Parietale, Squamosum, Basitemporale und des Basioccipitale hinzugekommen, die übrigen ossifizierten Schädelpartien haben an Ausdehnung zugenommen. Auch die Wirbelverknöcherung hat zugenommen, so dass wir jetzt Ossifikation vom 6. bis 30. Wirbel haben, und die knöchernen Rippenpaare haben sich auf sieben vermehrt (Wirbel 13—19). Ferner beginnt der Schultergürtel Verknöcherung aufzuweisen: ganz fein sehen wir die Furcula, die aus den beiden Claviculae besteht, die KNOPFLI als selbständige Knochen auftreten sah und die sich ziemlich schnell knöchern verbinden. Als weitere Schulterossifikationen bemerken wir die des Coracoids und der Schulterblätter, die beide als kräftige Röhrenknochen auftreten. Nun kann man auch Ossifikation der Vorderextremität feststellen, und zwar am Humerus, Radius und der Ulna. Die am 2. *Tag* bestehenden Ossifikationen der Hinterextremität wachsen weiter, ohne jedoch vorläufig auf andere Partien überzugehen. Das gleiche ist mit den Beckenknochen der Fall; hier sieht man jetzt aber deutlich eine Spina iliaca auftreten.

Am 4. *Tag* beobachtet man am Schädel das Auftreten der Processus palatina maxillae, des Lacrimale, des Quadratum und beidseits vom Basioccipitale Ossifikation des Exoccipitale. Fortsetzen der Verknöcherung bei den übrigen Schädelknochen, die alle aber noch allseitig frei sind. Nur der Unterkiefer hat sich jetzt zu einem zusammenhängenden Knochen ausgebildet. Von den Wirbeln sind an diesem *Tag* 30 verknöchert, und zwar vom Atlas an. Die Wirbelkörper in der ganzen Wirbelsäule bestehen jetzt nur noch aus einem Knochenkern. Eine Ausnahme bilden vorläufig noch die letzten kaudalen Wirbel, die noch deutlich die noch nicht völlig synostosierten Platten beidseits von der Chorda dorsalis zeigen. Die letzten Wirbel weisen insofern auch interessante Verhältnisse auf, als der Wirbel 26 beidseits je ein selbständig verknöchernes Rippenstäbchen erkennen lässt, das mit einer Synapophyse artikuliert. Die folgenden Wirbel 27—29 zeigen nicht selbständig verknöchernde Querfortsätze. Eine derart selbständige Synsakralrippe fanden SCHINZ und ZANGERL auch bei einer 37tägigen Taube, während beim Huhn deren fünf vorhanden sind. Bei dem Star scheint jedoch die Synsakralrippe nicht konstant

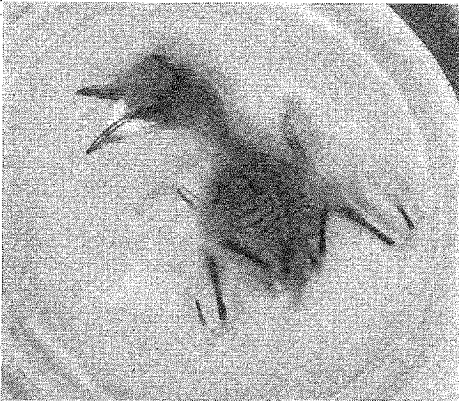


Abb. 1

Aufhellungspräparat eines Stares am 4. Tag nach dem Ausschlüpfen. $\frac{2}{3}$ nat. Grösse.

zu sein, einmal fehlte sie völlig und ein anderes Mal sah ich deren zwei, im allgemeinen aber eine. Wie wir später beim Mauersegler sehen werden, fehlt bei diesem überhaupt eine Synsakralrippe. Die Scheitelsteisslänge beträgt $4\frac{1}{2}$ cm. Die Ossifikation der Knochen des Schultergürtels und der vorderen Extremität nimmt weiter zu. Es beginnt jetzt auch das Metacarpale II und III zu verknöchern. An der hinteren Extremität und am Becken sind keine weiteren Ossifikationen aufgetreten, die Knochen sind aber alle weitergewachsen (Abb. 1).

Vom 6. Tag besitzen wir nur ein kopfloses Exemplar, so dass nichts über die weitere Schädelknochenentwicklung und die Grösse des Tieres gesagt werden kann. Es sind jetzt alle Wirbel ossifiziert, und auch das Pygostyl zeigt beginnende Verknöcherung. Vier in der Beckengegend gelegene Wirbel, Nr. 20—23, haben sich mit dem Ilium zum sogenannten Synsacrum vereinigt, die distal von diesen gelegenen Wirbel 24—26 sind mit dem Sacrum noch knorpelig verbunden. An den oberen Extremitäten sieht man jetzt das Metacarpale I mit der 1. Phalanx I, das Metacarpale II mit den Phalangen II_{1+2} und das Metacarpale III mit der 1. Phalanx III. Von den Handwurzelknochen sind noch keine ossifizierte Kerne zu sehen. An den unteren Extremitäten erscheint jetzt proximal von der Tibia, im Gegensatz zu den übrigen Röhrenkno-

chen, die keinerlei Anzeichen von selbständigen, knöchernen Epiphysenkernen aufweisen, ein solitärer Knochenkern, der einem Epiphysenkern entspricht, wie man sie bei den Mammalia vorfindet. Ferner hat sich am distalen Ende der Tibia und der Fibula je ein Knochenkern gebildet, ein Tibiale und ein Fibulare, während am proximalen Ende des Metatarsus zwei Knochenkerne der distalen Tarsalreihe auftauchen. Die Phalangen sind sämtlich knöchern ausgebildet, und zwar zwei Glieder von der 1. Zehe, drei von der 2. und je vier von der 3. und 4.

Am 8. Tag beträgt die Grösse des Tieres 10 cm; es ist dies die bleibende Grösse der Tiere. Am Kopf sieht man jetzt 14 Sklerotica. Von den Schädelknochen haben die bisher aufgetretenen Partien stark an Grösse zugenommen, sind aber noch durch breite Knorpelstreifen voneinander getrennt, speziell am Hinterkopf, wo sich jetzt ein breites Occipitale gebildet hat. Die Anzahl der verknöcherten Wirbel beträgt 37. Am 3. bis 8. Halswirbel treten sechs Halsrippen auf, die 6. ist allerdings nur noch ein etwas länglicher Processus. Sämtliche Halsrippen ausser der weiter oben beschriebenen am 13. Wirbel sind mit den Wirbelkörpern synostosiert. Ausser den Rumpfrippen bemerkt man jetzt auch noch fünf Sternalrippen, die von den ersteren knorpelig getrennt sind. Das Sternum beginnt sich als feine Leiste zu verknöchern. Zwischen der 1. und 2. sowie der 2. und 3. Rumpfrippe kann man ferner kleine Verknöcherungen beobachten, die Processus uncinati. Mit dem Synsacrum sind jetzt fünf Wirbelkörper knöchern vereinigt, und zwar Nr. 20—24, während die Wirbel 25—27 noch knorpelig mit dem Synsacrum verbunden sind. An den oberen Extremitäten ist als neue Ossifikation die eines Handwurzelkernes hinzugekommen, es ist das Radiale. An den unteren Extremitäten sieht man ein Grösserwerden des Epiphysenkernes am proximalen Tibialende. Die Verknöcherungen am distalen Unterschenkel- und am proximalen Metatarsusende haben sich zu zwei Reihen: zur proximalen und distalen Tarsalreihe ausgebildet, die allerdings vorläufig noch sowohl mit der Tibia wie mit dem Metatarsus knorpelig vereinigt sind.

Einen Tag später, am 9. Tag, sieht man als neue Ossifikationen die eines weiteren

Processus uncinatus zwischen der 3. und 4. Rumpfrippe. Auch die Sternalrippen haben sich um eine auf sechs, ihre endgültige Zahl, vermehrt, und das Sternum hat an Wachstum zugenommen. Zu dem bisher einzigen Handwurzelknöchelchen hat sich die Verknöcherung des Carpale distale und des Ulnare hinzugesellt. An diesem Tier sind mit dem Synsacrum die Wirbel 20—25 synostosiert, während die Wirbel 26—30 knorplig mit demselben verbunden sind. Ossifikation der Patella genu.

Am 13. Tag sind alle Schädelknochen verknöchert. Auch der Skleralring zeigt völlige Ossifikation. Die Schädelnähte sind aber noch gut zu erkennen, sie sind noch nicht synostosiert. Die Scheitelsteisslänge beträgt weiterhin 10—11 cm. Sämtliche 37 Wirbel bis zum Pygostyl sind verknöchert. An den Rippen am Rumpf bemerkt man jetzt einen weiteren 4. Processus uncinatus zwischen der 4. und 5. Rumpfrippe; diese Processus sind vorläufig noch knorplig mit den Rippen verbunden. Die Halswirbel 3 bis 10 lassen jetzt die kleinen, mit den Wirbelkörpern synostosierten Halsrippen erkennen. Der Schultergürtel ist vollständig verknöchert, ebenso das Sternum, an welchem die sechs Sternalrippen knorplig angelegt sind, die wiederum mit sechs Rumpfrippen knorplig verbunden sind. Diese Rumpfrippen sitzen den Wirbeln 14—19 an. Eine weitere Rippe finden wir am 13. Wirbel, sie reicht aber nicht bis ans Sternum heran und ist deshalb noch als Halsrippe zu betrachten. Nach ADOLPHI und einigen anderen Autoren wäre dieses Rippenpaar noch zu den Rumpfrippen gehörig zu betrachten, da «die Form dieser Costae incompletae oft darauf hinweist, dass die Anlage der Rippen umfangreicher gewesen sei und dass ontogenetisch eine Reduktion stattgefunden habe». An den Wirbeln 11 und 12 sind noch kleinere, rudimentäre Halsrippen zu beobachten. Diese Rippen sind mit der Diapophyse knorplig verbunden. Insgesamt haben wir also 18 Rippen: zwölf Hals- und sechs Rumpfrippen, wozu noch ein bis zwei Synsacralrippen kommen. Die Furcula ist mit dem Sternum knorplig verbunden, sie synostosiert auch im weiteren Verlauf nicht mit demselben. Die Knochen der Vorderextremität sind sämtlich verknöchert, die Mittelhandknochen sind bis auf drei Knöchelchen reduziert: an der ul-

naren Seite das Pisiforme, welches mit dem Metacarpale V und dem Ulnare verschmolzen ist, an der radialen Seite ein Knöchelchen, welches aus der Verschmelzung von Radiale, Centrale ulnare und Centrale radiale entstanden ist und ein grösseres Knöchelchen aus Verschmelzung von Metacarpale I und Carpale distale I bis IV. Das letzte Knöchelchen zeigt aber schon beginnende knöcherne Vereinigung mit dem Metacarpale II und III/IV. Von den Phalangen ist ein Glied am Daumen, zwei Glieder am zweiten Finger und ein Glied am dritten Finger vorhanden. Die Beckenknochen haben sich sämtlich vergrössert, wobei das

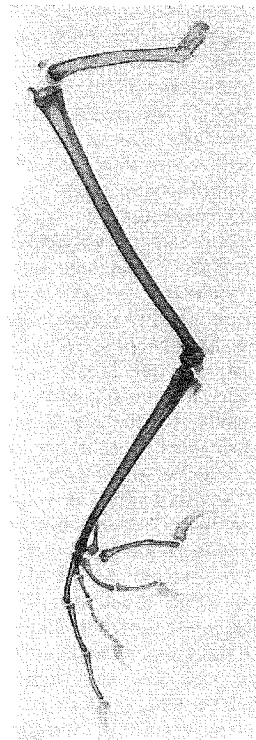


Abb. 2

Röntgenaufnahme der Hinterextremität eines Stares 13 Tage nach dem Ausschlüpfen. Selbständige Epiphyse am proximalen Tibiende. Rudimentäres Metatarsale am distalen Ende des Tarsus-Metatarsus. Phalangenformel: 2, 3, 4, 5. (Aufnahme mit Lindemann-Fensterröhre 25 kV, 4 mA, Expositionszeit 5 Sekunden, Distanz 80 cm).

Ilium stark in die Länge gewachsen ist und bis an die unterste Rumpfrippe heranreicht. Sämtliche Beckenknochen sind aber noch knorpelig miteinander verbunden. Mit dem Synsacrum sind jetzt die Wirbel 19 bis 26 synostosiert. Die nächsten Wirbel 27—30 sind mit dem Synsacrum noch knorpelig vereinigt. Die hintere Extremität ist fast völlig ossifiziert. Der Epiphysenkern ist beim Star am 13. Tag am proximalen Ende der Tibia immer noch mit der Tibiadiaphyse knorpelig vereinigt (Abb. 2). Die distale Tarsalreihe ist ebenfalls noch nicht knöchern mit dem Metatarsus verwachsen, während die proximale, aus dem Tibiale und Fibulare entstandene Reihe schon völlig mit der Tibia zum Tibio-Tarsus verknöchert ist.

Am 15. Tag sind die Processus uncinati an den Rippen der Wirbel 14—18 synostosiert. Die Schädelknochennähte haben sich weiter verengert. Am Synsacrum haben wir jetzt Synostose des Iliums mit dem Ischium und z. T. auch schon vom Ischium mit dem Pubis. Mit dem Sacrum sind jetzt zehn Wirbel knöchern vereinigt, 19—28. Die vordere Extremität zeigt völlige Ossifikation. Es sind nur noch zwei freie Knöchelchen im Carpus vorhanden, während das grössere Knöchelchen (Metacarpale I + Carpala distale I bis IV) mit dem Metacarpale II und III/IV synostosiert ist. An der Hinterextremität ist die proximale Tibiaepiphyse noch als feine Linie zu sehen, die distale Tarsalreihe ist aber jetzt mit dem Metatarsus zum Tarso-Metatarsus knöchern verwachsen.

Am 17. Tag sind die Nähte am Schädeldach zum grossen Teil geschlossen, ebenso die Epiphysenfuge an der Tibia.

Am 19. Tag ist der Schädeldachknochen völlig geschlossen. Auch die Tibiaepiphysenfuge ist synostosiert. Die kaudale Partie des Ischiums hat noch nicht mit dem Pubis synostosiert. Von den zum Synsacrum gehörigen Wirbeln sind jetzt 12 mit dem Becken knöchern vereinigt, nämlich 19—30. Nach der Einteilung von Du Torc gehört Nr. 19 zu den synsakro-thorakalen Wirbeln. Es sind solche Wirbel, die freie Rippen besitzen. Zu den synsakro-thorakolumbalen Wirbeln, solchen ohne freie Rippen, aber mit breiten Querfortsätzen, gehören drei Wirbel, 20—22, zu den synsakro-lumbalen Wirbeln, solchen ohne jede Spur von Parapophysen, drei, Nr. 23—25, zu den synsakrosakralen oder Acetabularwirbeln, solchen

mit doppelten Querfortsätzen oder rudimentären Rippen, ein Wirbel, Nr. 26. Dieser Wirbel weist Pleurapophysen auf, da die beim viertägigen Tier noch selbständig auftretende Rippen inzwischen mit der Synapophyse knöchern verschmolzen ist. Es kann aber auch schon Wirbel 25 eine Synsakralrippe haben, so dass wir nur zwei sakrolumbale und zwei sakro-sakrale Wirbel haben. Zu den synsakro-kaudalen Wirbeln gehören endlich vier Wirbel, 27—30. Sie haben besonders starke und breite Querfortsätze. Es folgen dann noch sechs freie kaudale Wirbel und das Pygostyl, insgesamt also 37 Wirbel.

Vom Mauersegler liegt uns kein Exemplar vom Schlüpfstag vor. Sämtliche Tiere sind kopflos, da die Köpfe zu anderweitigen Untersuchungen benötigt wurden, so dass über die Ossifikation des Schädels, über die genaue Wirbelzahl und die Länge des Tieres nichts ausgesagt werden kann.

Das erste Tier ist vom 3. Tag nach dem Schlüpfmoment. Von der Wirbelsäule sind Hals-, Rumpf- (6) und Sakral- und Schwanzwirbel (13) verknöchert. Die Wirbelkörper bestehen fast alle nur aus einem Knochenkörper, im Bereich der distalen Sakralwirbel sieht man aber noch die synostosierte Medianlinie (also wie bei Sturnus). Die Wirbelbögen sind bis auf diejenigen der distalen Schwanzwirbel knöchern geschlossen, letztere sind noch offen. An sechs der Rumpfwirbel bemerkt man Rippenpaare, ausserdem am kaudalsten Halswirbel ein etwas kürzeres Halsrippenpaar (proximales Brustrippenpaar nach ADOLPH u. a.). Vom Schultergürtel haben sich die Furcula, das Coracoid und die Scapulae knöchern gebildet. Ferner tritt Ossifikation des Humerus, des Radius und der Ulna auf, die, was besonders für den Humerus zutrifft, merkwürdig kurz und stämmig sind. Weiterhin ist das Metacarpale II und III ossifiziert, und es beginnen zwei Glieder eines Fingers zu verknöchern. Vom Beckengürtel ist das Sacrum mit dem noch getrennt voneinander liegenden Ilium, Ischium und Pubis ossifiziert, ferner der Femur, die Tibia und die Fibula, ein ganz kurzes Metatarsale I und die längeren und schlankeren Metatarsalia II—IV, die alle dicht nebeneinander liegen. Von den Fussknochen sind sämtliche knöchern angelegt, nämlich zwei Glieder der 1. Zehe, drei Glieder der 2. Zehe,

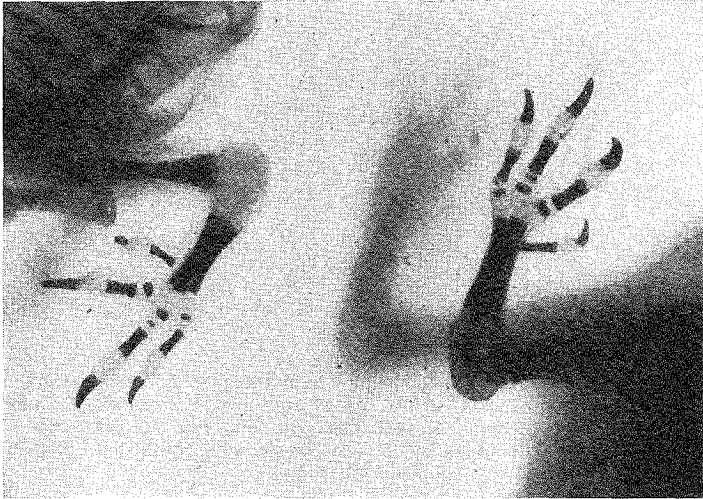


Abb. 3

Aufgehellte und gefärbte Hinterextremitäten eines Mauerseglers 3 Tage (links) und 4 Tage (rechts) nach dem Schlüpfmoment. Man sieht deutlich die 2 Glieder der 1. Zehe, die 3 Glieder der 2. Zehe und die 4 Glieder der 3. und 4. Zehe. Phalangenformel: 2, 3, 4, 4. Vergrößerung 1 : 10.

und zwar eine kurze Grundphalanx, eine längere Mittelphalanx und die krallenförmige Endphalanx, ferner je vier Glieder an der 3. und 4. Zehe. Die Grundphalanx der 2. bis 4. Zehe ist bedeutend kleiner als die distalsten Phalangen mit Ausnahme der 3. und 4. Zehe, bei denen die 2., nächst distalwärts von der Grundphalanx gelegene Phalanx nur einen ganz winzigen Knochenkern darstellt (Abb. 3). Die Phalangenformel wäre demnach 2, 3, 4, 4. Nach Untersuchungen von MEHNERT bestehen aber in den ersten Brüttagen an der 4. Zehe fünf Glieder, von denen das 2. schon am 10. Brüttag nicht mehr vorhanden war; es hat sich « aufgelöst ».

Am 4. Tag ist ein 14., 6. Schwanzwirbel hinzugekommen, während sich die Wirbelbögen ausser bei den zwei kaudalsten Wirbeln überall geschlossen haben. An den oberen Halswirbeln bemerkt man jetzt das Auftreten von weiteren Halsrippen, wie bei *Sturnus*, welche vorläufig noch mit dem Wirbelkörper knorplig verbunden sind. Die distalen Halswirbel zeigen noch keine Rippen. Der dem letzten Halswirbel proximalwärts am nächsten gelegene Wirbel erhält ebenfalls noch eine weitere rudimentäre

Rippe, die auch nicht mit dem Sternum verbunden ist wie die sechs anderen Rippenpaare, es handelt sich hier um die vorletzte Halsrippe. Die Zahl der Rumpfrippen beträgt 6. An den vorderen Extremitäten haben sich der Radius und die Ulna etwas in die Länge gezogen, sie werden auch späterhin noch etwas länger und schlanker, während der Humerus ständig kurz und stämmig bleibt. Weiterhin hat sich neben den beiden Metacarpalia II und III ein neuer Knochenkern gebildet, ein Metacarpale I. Am Sacrum und der unteren Extremität ist keine wesentliche Veränderung eingetreten.

Am 7. Tag sind immer noch nicht die kaudalsten Wirbel ossifiziert. Die beiden ersten Sakralwirbel, die sich an den letzten rippentragenden Rumpfwirbel anschliessen, weisen besonders breite Querfortsätze auf, von denen der erste stark zum Ileum hinstrebt. An den Rumpfrippen sind, von diesen knorplig getrennt, je sechs Sternalrippen aufgetreten. An der oberen Extremität hat sich ausserdem noch ein weiterer knöcherner Finger gebildet. An der Hinterextremität hat sich am distalen Ende der Tibia und der Fibula je ein neuer

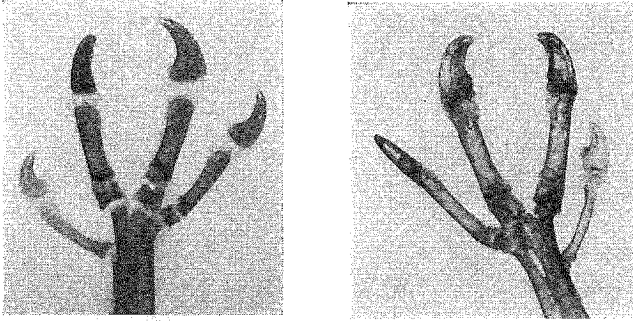


Abb. 4

Röntgenaufnahmen der Hinterextremität eines Mauerseglers 12 Tage (links) und 18 Tage (rechts) nach dem Schlüpfmoment. Die 2. proximale Phalanx an der 3. und 4. Zehe ist bei dem ersten Tier noch deutlich als selbständiger Knochen zu erkennen. Bei dem 18-tägigen Tier ist nur noch eine feine Leiste am proximalen Ende der «Mittelphalanx» der 3. Zehe zu sehen.

Knochenkern gebildet, ein Tibiale und ein Fibulare. Distal vom Tibiale tritt ein winziger Knochenkern eines distalen Tarsale auf. Die Metatarsalia II—IV haben sich in der Mitte des Schaftes derart aneinandergelagert, dass sie hier synostosieren, doch werden die Enden erst viel später vereinigt. Vorläufig sieht man die Enden der drei Knochen stets getrennt. Der winzige Knochenkern distal von der Grundphalanx IV steht vor seiner völligen knöchernen Vereinigung mit der nächsten distalwärts gelegenen Phalanx. MEHNERT beobachtete diese Verschmelzung der beiden Knochen schon am 15. Tag, also zwölf Tage früher als bei unserem Cypselus.

Am 11. Tag haben sich alle Wirbel bis zum Pygostyl knöchern ausgebildet, letzteres steht allerdings erst im Beginn der Verknöcherung. An den oberen Halswirbeln besteht jetzt knöcherne Verbindung der Wirbelkörper mit den Halsrippen, von denen die am 10. Wirbel gelegene mehr einem länglichen Processus entspricht; es bestand hier auch nie eine selbständige Rippenanlage. Zwischen den rippenragenden Hals- und den Rumpfwirbeln ist jetzt ausser den letzten Halswirbeln, die die schon beschriebenen rudimentären Rippen tragen, nur noch ein einziger Wirbel, der keine Rippen aufweist. An der Vorderextremität tritt neuerdings in der Handwurzelregion ein kleiner Knochenkern an der radialen Seite auf, das Carpale radiale, ferner eine Phalanx I.

Am 12. Tag sind sämtliche Wirbel einschliesslich des Pygostyls vollkommen ossifiziert. Am Sacrum hat sich nun der 1. Sakralwirbel mit seinem breiten Querfortsatz derart an das Ileum gelegt, dass es nur durch eine feine Knorpelleiste von dem Synsacrum — jetzt kann man wohl davon sprechen — getrennt ist. Es sind beim Mauersegler bedeutend weniger Wirbel (8), die mit dem Ileum korrespondieren, als bei anderen Tieren, wie z. B. dem Huhn oder dem Star. Synsakralrippen wie bei diesen Tieren kommen beim Mauersegler nicht vor. Das Tibiale und Fibulare haben sich vergrössert und stark einander genähert, das distale Tarsalknöchelchen hat sich zu einer schmalen distalen Tarsalreihe verbreitert. Die vier Phalangen der 3. und 4. Zehe sind immer noch selbständig (Abb. 4).

Am 13. Tag hat sich dazu die Ossifikation des Sternums hinzugesellt, und zwar zuerst je ein Kern an beiden medialen Enden der Coracoide. Ferner ist eine knöcherne Vereinigung zwischen Pubis und Ischium und zwischen diesen und Ilium in der Nähe des Acetabulums aufgetreten. Pubis und Ischium sind aber an ihrem kaudalen Ende immer noch knorplig miteinander verbunden. Mit dem Synsacrum sind jetzt drei Sakralwirbel durch eine feine Knorpelleiste verbunden. Der winzige Knochenkern an der «Mittelphalanx» IV der Hinterextremität ist mit dieser synostosiert, der winzige Knochenkern vor der «Mittelphalanx» III ist von

dieser aber immer noch durch eine feine Fuge getrennt.

Am 15. Tag tragen alle Halswirbel (die obersten sind natürlich davon ausgenommen) kleine unselbständige Rippenpaare, die kaudalsten Halswirbel je ein selbständiges Rippenpaar. Zwischen den beiden letzten Halsrippen, der 1. und 2., 2. und 3. Rumpfrippe sind drei kleine Processus uncinati aufgetreten. Weitere Sternumossifikation: Knochenkerne an der proximalen Carinapartie und seitlich an den proximalen Sternalrippen. An der vorderen Extremität haben sich die Handwurzelknochen um drei weitere kleine Kerne vermehrt, um ein Carpale distale 1 + 2, ein Carpale distale 3 + 4 und um einen Knochenkern, der aus dem Metacarpus V + Ulnare + Pisiforme besteht. Am Beckengürtel hat sich nun eine knöcherne Leiste gebildet, die von dem Seitenfortsatz des letzten rippentragenden Rumpfwirbels bis zu dem des 6. Sakralwirbels hinabreicht. Auch das kaudale Ende des Ischiums ist jetzt mit dem Ilium synostosierte. Das Tibiale und das Fibulare haben sich zur proximalen Tarsalreihe vereinigt.

Am 18. Tag tritt noch ein 4. Processus uncinatus zwischen der 3. und 4. Rumpfrippe auf. Das Sternum zeigt weitere Verknöcherung an der Carina und den seitlichen Partien an den Sternalrippen. Von den Handwurzelknöchelchen haben sich der Metacarpus I und das Carpale distale 1 + 2 miteinander knöchern vereinigt. Am Synsacrum hat sich die knöcherne Leiste zwischen den Querfortsätzen auf zwei weitere Sakralwirbel weiter kaudalwärts ausgedehnt. Eine knöcherne Vereinigung zwischen dieser Leiste und dem Ilium hat aber immer noch nicht stattgefunden. Die proximale Tarsalreihe ist jetzt mit der Tibia zum Tibiotarsus, die distale Tarsalreihe mit den jetzt zusammengewachsenen proximalen Metatarsalia II—IV zum Tarso-Metatarsus synostosiert. Auch die distalen Enden der Metatarsalia II bis IV beginnen knöchern zu verschmelzen. Die «Mittelpalanx» III weist ebenfalls beginnende Vereinigung mit der proximal davon gelegenen Palanx auf, und man sieht nur noch zum Teil zwischen beiden Phalangen eine feine Linie, während an der «Mittelpalanx» IV die Synostose mit der proximalwärts gelegenen kleinen Palanx vollendet ist (Abb. 4). Die endgültige Palan-

genformel des ausgewachsenen Mauerseglers lautet 2, 3, 3, 3.

An den uns zur Verfügung stehenden Präparaten können wir also eine ziemlich lückenlose Darstellung der Skelettentwicklung des Stares geben. Diese Darstellung beginnt vom Schlüpftag an, was also dem 12. Tag entsprechen dürfte. Ferner ist uns dies auch für den Mauersegler, mit Ausnahme des Kopfskelettes, möglich. Hier beginnt die Darstellung ungefähr am 23. Tag, d. h. drei Tage nach dem Schlüpfmoment.

Vergleichen wir nun unsere Präparate mit denen von SCHINZ und ZANGERL veröffentlichten (s. Tabelle), so sehen wir in der Entwicklung einen deutlichen Unterschied zwischen der des Stares als Vertreter der Nesthocker und der des Huhnes, des Haubentauchers und bedingt der Taube, die sämtlich Nestflüchter sind. Schon SCHINZ und ZANGERL fanden an einem Präparat eines gerade schlüpfreifen Goldammerembryos, der ebenfalls ein typischer Nesthocker ist, eben die ersten Anfänge der Verknöcherung und ein starkes Zurückbleiben der Osteogenese gegenüber einem schlüpfreifen Nestflüchter. Zum Vergleich sei hier ein schlüpfreifer Hühnerembryo aus der Arbeit SCHINZ und ZANGERL abgebildet, der deutlich die fortgeschrittene Ossifikation zeigt (Abb. 5 und 6), während wir bei unserem Star am gleichen Tag gerade die Ossifikation von drei Knochen der Hinterextremität haben. Allerdings haben wir dann wieder ein Tier, das in seiner Entwicklung ebensoweit gelangt ist wie unser viertägiger Star und unser dreitägiger Mauersegler und etwa ebensoweit wie die Taube. Doch ist dieses Tier eher als Ausnahme zu betrachten, da mitunter ziemlich grosse individuelle Unterschiede vorkommen.

Betrachten wir die Knochenentwicklung der einzelnen Skeletteile bei den Nesthockern und Nestflüchern, so finden wir folgendes: die Ossifikation der Schädelknochen hat beim Goldammerembryo gerade begonnen, beim Star ist bei dem einen Tier überhaupt noch kein Schädelknochen ossifiziert, während diese bei den Nestflüchern schon weit fortgeschritten ist. Interessant ist dabei, dass sowohl bei den Nestflüchern wie bei unserem Nesthocker zuerst diejenigen Schädelknochen knöchern angelegt werden, die für die Nahrungsaufnahme von

Die Ossifikation von Vogelskeletten im Augenblick des Ausschlüpfens.

(Vögel I—IV nach Untersuchungen von SCHINZ und ZANGERL. Vogel VI 3 Tage alt.

I. Huhn (21. Tag) II. Podiceps (24. Tag) III. Haustaube (16. Tag) IV. Goldammer (? Tag) V. Star (12. Tag) VI. Mauersegler (23. Tag)

Schädel	alle Knochen ossifiziert	Ober- u. Unterkiefer, Front., Squamos., Pariet., Occipit., Lacrim., Sclerotica, Jugul.	ähnlich wie Podiceps, aber kleinere Kerne	—	—	?
Wirbelsäule	alle 44 Wirbel	alle 53 Wirbel	Wirbel 1—30 von 38 Wirbeln	nur einige Halswirbel	—	33 Wirbel von 37
Rippen	sämtliche Hals- und Rumpfrippen	sämtliche Hals- und Rumpfrippen	sämtliche Hals- und Rumpfrippen	Rumpfrippen (vertebrale Partien)	—	1 Halsrippe, 6 Rumpfrippen
Sternum	Beginn der Ossifikation	—	—	—	—	—
Schultergürtel	Coracoid, Furcula, Schulterblätter	Coracoid, Furcula, Schulterblätter	Coracoid, Furcula, Schulterblätter	schwache Ossifikation sämtlicher Knochen	—	Coracoid, Furcula, Schulterblätter
Vorderextremität	ausser Metacarp. I und Phalanx I alle Elen. knöchern angelegt	wie Huhn	wie Huhn	Humerus, Ulna, Metacarp. II und III	—	Humerus, Radius, Ulna, Metacarp II—III, Phalanx II ₁₊₂
Beckengürtel	Ilium, Ischium, Pubis	Ilium, Ischium, Pubis	Ilium, Ischium, Pubis (aber noch nicht miteinander synostosiert)	Pubis (schwach)	—	Ilium, Ischium, Pubis (noch nicht miteinander synostosiert)
Hinterextremität	Sämtliche Knochen ossifiziert	sämtliche Knochen ossifiziert	fast sämtliche Knochen ossifiziert (2 Phalangen fehlen)	Femur, Tibia, Fibula	Femur, Tibia, Fibula	Femur, Tibia, Fibula, Metatars. I—IV, Zehe I ₁₊₂ , Zehe II ₁₋₃ , Zehen III und IV ₁₋₄
<i>Nestflüchter</i>				<i>Nesthocker</i>		

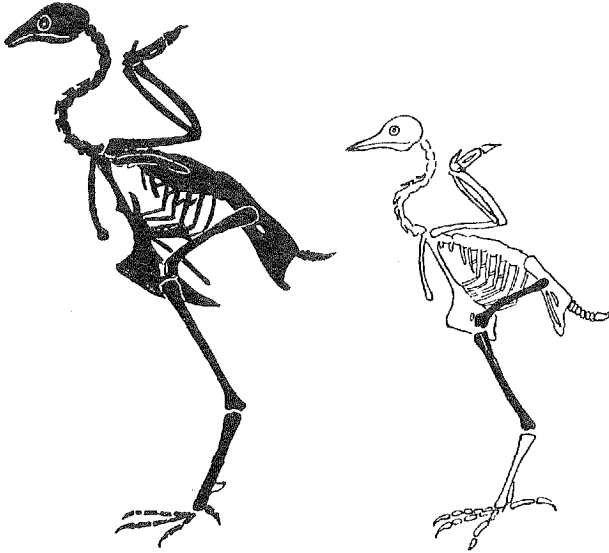


Abb. 5

Schematische Darstellung des Zustandes der Ossifikation des Skelettes beim Haushuhn (Nestflüchter) und beim Star (Nesthocker) am Schlüpfstag. Schwarz: bereits verknöchert, weiss: noch nicht verknöchert.

funktioneller Bedeutung sind. Auch die Wirbelsäule, die ausser bei der Taube, bei den beiden anderen Vertretern der Nestflüchter von SCHINZ und ZANGERL am Ausschlüpfstag vollständig verknöchert vorgefunden wurde, zeigt beim Star überhaupt noch keine Spur von Ossifikation an diesem Tag. Zum Unterschied von den Nestflüchtern aber beginnt die Ossifikation der Wirbelsäule bei unserem Star vom Beckengürtel aus sowohl in kranialer wie kaudaler Richtung und ist kranialwärts zuerst abgeschlossen. Der Ossifikationsprozess ist also ähnlich wie beim Menschen, bei dem vorerst im hinteren Brustgebiet Wirbelkörper angelegt werden, die dann ebenfalls sowohl kaudal- wie kranialwärts verknöchern; allerdings treten beim Menschen im vorderen Halsgebiet gleichzeitig auch noch Ossifikation von Wirbelbögen auf, die dann kaudalwärts zu verknöchern. Bei den Vögeln scheint aber die Ossifikation der Wirbel nicht gleichmässig vorzugehen. Beim Goldammerembryo (Nesthocker) sind z. B. nur im Halsgebiet der Wirbelsäule einige Verknöcherungen zu beobachten, bei der Taube im Halsgebiet die Wirbelkörper und -bögen ziemlich gleichzeitig angelegt. Der schlüpf-

reife Goldammerembryo zeigt schon Ossifikation einiger Rippenpartien der Rumpfrippen, was bei dem einen Star erst am 2. Tag der Fall ist. Ebenso weist dieser Vogel an der Vorderextremität schon schwache Ossifikation des Humerus, der Ulna und des Metacarpale II und III auf, während beim Star die Vorderextremität erst drei Tage nach dem Ausschlüpfen verknöchern können. An diesem Tag beginnt auch erst die Verknöcherung der Schultergürtelknochen, die bei der Goldammer ebenfalls schon am Schlüpfstag schwach ossifiziert erscheinen. Während das Sternum einzig beim Huhn am Schlüpfstag ossifiziert ist, ist weder beim Haubentaucher noch bei der Taube, geschweige bei den Nesthockern, bei der Goldammer, dem Mauersegler und dem Star, im Moment des Ausschlüpfens eine Spur von Verknöcherung des Brustbeines nachzuweisen. Bei einem zehn Tage alten Wellensittich (Nesthocker) konnten SCHINZ und ZANGERL ebenfalls keine Sternumverknöcherung und Verknöcherung der sternalen Teile der Rippen feststellen. Am 13. Tag zeigte unser Star völlige Ossifikation sowohl der sternalen Rippenpartien wie des Sternums, beim Mauersegler war dieselbe

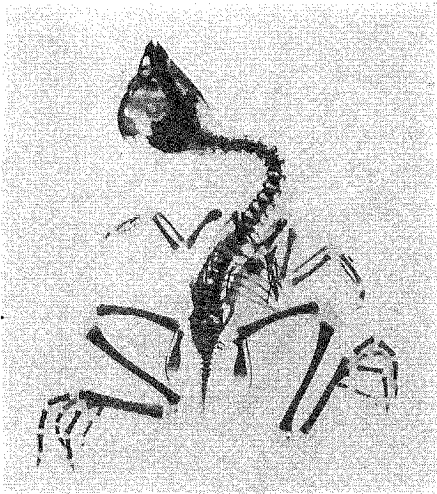


Abb. 6

21tägiger, schlüpfreifer Embryo des Haushuhns. Übersichtsbild des Aufhellungspräparates von der ventralen Seite her gesehen. Verkleinerte Aufnahme. (Aus SCHINZ und ZANGERL.)

am 18. Tag noch nicht beendet. Die Goldammer weist auch bei der Verknöcherung des Beckens einen kleinen Vorsprung vor dem Star auf; beim ersteren ist am Schlüpfstag schon das Os pubis schwach verknöchert, was bei dem einen Star erst am nächsten Tag der Fall ist, allerdings sind dann auch schon Ilium und Ischium gleichzeitig knöchern entwickelt. Beim Haubentaucher und beim Huhn sind im Zeitpunkt des Ausschlüpfens sämtliche Elemente der Hinterextremität sichtbar, bei der Taube hingegen sind die Phalangen IV_2 und IV_3 noch nicht ossifiziert. Beim Goldammerembryo und beim Star sind, wie gesagt, erst Femur, Tibia und Fibula verknöchert. Da wir von den Mauerseglern kein Tier vom Schlüpfstag besitzen, kann nichts Genaueres über die Skelettentwicklung in diesem Zeitpunkt gesagt werden, sie wird sich aber nach der Entwicklung des dreitägigen Tieres nicht wesentlich vom Star oder der Goldammer unterscheiden.

Betrachten wir die beiden Gruppen der Nestflüchter und der Nesthocker, so können wir ganz allgemein sagen, dass der Zustand der Nestflüchter und Nesthocker beim Aus-

schlüpfen ein sehr verschiedener ist. Schon äusserlich ist dies beobachtet worden. Während z. B. beim Hühnerembryo schon am Ende der 1. Woche deutlich die Federpapillen zu sehen sind, schlüpft das Cypselusjunges ganz nackt aus, und während die eben ausgeschlüpften Nestflüchter bald im vollen Besitz ihrer Sinne sind, laufen oder schwimmen können, sind die Nesthocker noch ganz unentwickelt. Wie wir sahen, heben sich die Nestflüchter aber auch dadurch hervor, dass die Verknöcherung des Skelettes dieser Tiere im Augenblick der Schlüpfreife sehr viel weiter entwickelt ist als das der Nesthocker. Doch zeichnen sich im späteren Verlauf der knöchernen Skelettentwicklung die Nesthocker dadurch aus, dass die Ossifikation z. T. sehr schnell vor sich geht und schneller beendet ist als bei den Nestflüchternvertretern und der Taube (z. B. die Knochen der Wirbelsäule und der Hinterextremität), z. T. geht die Ossifikation gleich schnell vor sich oder gar länger (Rippen, Vorderextremität). Die Tauben sind ihrer Osteogenese nach noch zu den Nestflüchtern zu rechnen (GADOW, SCHINZ und ZANGERL.). Wahrscheinlich sind die Tauben erst in relativ junger Zeit allmählich zu Nesthockern geworden.

Die Taube und auch das Huhn lassen als erste Ossifikation an den Extremitätenknochen eine solche der Hinterextremität erkennen, während erst später die langen Röhrenknochen der Vorderextremität folgen. SCHINZ und ZANGERL. wollen daraus ersehen, dass das Extremitätenskelett des Haushuhns und der Taube noch nach der Art der Nestflüchter frühzeitig ossifizieren, dass aber bei der Taube beide Extremitätenpaare gleichzeitig, beim Huhn jedoch als Nestflüchter die hinteren vor den vorderen Extremitäten knöchern auftreten. Beide Vögel waren nämlich ursprünglich gutfliegende nestflüchtende Vögel, im Lauf der Phylogenese des Haushuhns ist dieses zwar ein schlechter Flieger geworden, aber ein Nestflüchter geblieben, während die Taube ein guter Flieger geblieben ist, aber allmählich ein Nesthocker wurde. Beim Star als typischen Nesthocker und guten Flieger bemerken wir aber ebenfalls wie beim Huhn zuerst Ossifikation der hinteren Extremität und zwei Tage später erst die der vorderen Extremität. Aus der Reihenfolge der Ossifikation lässt sich demnach mit un-

serem Material kein Schluss phylogenetischer Natur ziehen.

Andererseits fällt uns ein anderes Vorkommnis in der Osteogenese des Stares auf: die Ossifikation der Wirbelsäule beginnt hier zum Unterschied von der des Haushuhns, der Taube und des Haubentauchers am Beckengürtel und setzt sich sowohl kranialwärts wie kaudalwärts fort. Da aber beim schlüpfreifen Goldammerembryo ebenfalls im Halsgebiet der Wirbelsäule schon einige Verknöcherungen beobachtet wurden, also wie beim Huhn, bei der Taube,

so lässt sich auch dieser Punkt nicht zum Vergleich zwischen Nesthocker und Nestflüchter heranziehen.

Als einziges Merkmal zeigen unsere beiden Vertreter der Nesthocker, der Star und die Goldammer und vielleicht auch der Mauersegler, am Schlüpftag, mit geringen Verschiedenheiten, gegenüber den Nestflüchtern die gering entwickelte Ossifikation des Skelettes.

Zusammenfassung.

1. Es wird kurz die Ossifikation des Skelettes beim Star und Mauersegler vom 1. (Schlüpf-)Tag bis zum 19. Tag beschrieben.
2. Die Wirbelossifikation beim Star beginnt nicht von den Halswirbeln aus kaudalwärts, sondern vom Beckengürtel aus sowohl in kranialer wie kaudaler Richtung.
3. Der Star und der Mauersegler, typische Nesthocker, zeigen in bezug auf die Ossifikationsreife des Skelettes beim schlüpfreifen Tier einen bedeutenden Unterschied gegenüber den nestflüchtenden Vögeln: Der Grad der Skelettentwicklung bleibt sehr hinter demjenigen der Nestflüchter zurück. Die Ossifikation der einzelnen Skeletteile verläuft bei den Nesthockern später aber z. T. schneller, mitunter gleich schnell oder auch langsamer als bei den Nestflüchtern.
4. Beim Mauersegler erfolgt ontogenetisch eine Reduktion der ursprünglichen Phalangenformel 2, 3, 4, 5 zur definitiven Phalangenformel des ausgewachsenen Tieres 2, 3, 3, 3 durch Auflösung und durch Synostosierung einzelner Phalangen miteinander.

Literaturverzeichnis

- ADOLPHI, H.: Zschr. f. Anat. u. Entw. 65, 1922, 1.
- BRONN, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6, Abt. 4, Vögel. Leipzig 1891.
- DU TOIT, P. J.: Jena'sche Ztschr. 42, 1913.
- GADOW: cit. bei SCHINZ und ZANGERL.
- KNOPFLI, W.: Jena'sche Ztschr. 55, 1918.
- MEHNERT, E.: cit. bei BRONN.
- PETRI, Ch.: Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 80, 1935.
- SCHINZ u. PEYER: Acta radiol., XV, 1934, 380.
- SCHINZ u. ZANGERL: Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. 1937.
- Morpholog. Jahrb. 80, 1937, 620.