

Aus dem zoologisch-vergleichendanatomischen Laboratorium
der Universität Zürich.

Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulter skelettes der Vögel.

Von

WALTER KNOPFLI.

(Als Manuskript eingegangen am 13. Januar 1917.)

Der auffällige Bau des Brustschulter skelettes der Vögel hat schon oft die Aufmerksamkeit der Zoologen und Anatomen auf sich gelenkt. Es sei hier nur an die Abhandlungen von Geoffroy St. Hilaire (1807 und 1832), Cuvier (1832), L'Herminier (1836), Blanchard (1859), W. K. Parker (1868), Fürbringer (1888), etc. erinnert. Alle diese Arbeiten befassen sich ganz oder fast ausschliesslich mit der Morphologie, dem systematischen Wert, den Beziehungen zwischen den feineren Ausprägungen des Brustschulterapparates und der Lebensweise der betreffenden Vögel, oder sie wenden ihr Studium allein dem Verknöcherungsprozess der in Frage stehenden Skelettelemente zu. So interessant und wertvoll für die weitere Forschung diese älteren grundlegenden Untersuchungen sind, so fehlten doch bis heute fast völlig eingehende, zusammenhängende Beobachtungen über den gesamten Entwicklungsverlauf dieses Skelettabschnittes. Im allgemeinen waren bis jetzt nur einzelne wenige, aus dem Entwicklungsgang herausgerissene Stadien bei Anlass einer allgemeinen embryologischen Untersuchung über eine Gattung oder Art (z. B. von Männich (1902) über *Eudytes*, von Zehntner (1890) über *Cypselus*, von T. J. Parker (1891/92) über *Apteryx*, von W. K. Parker (1895) über *Opisthocomus*) dem Studium unterzogen worden. Hin und wieder wurden auch einzelne Entwicklungsstufen nachgeprüft, wenn es galt, für irgend eine Theorie oder Hypothese Beweismaterial zu erhalten (Fürbringer 1888, Goette 1877, Hoffmann 1879, W. K. Parker 1890, usw.). Untersuchungen über den Verlauf der Entwicklung des Brust-

beins und des Brustgürtels hat nur Beatrice Lindsay (1885) angestellt. Doch auch ihre Arbeit ist noch lückenhaft und lässt manche Frage der Beantwortung offen. Auch sind in der Zwischenzeit die Untersuchungsmethoden so verfeinert und ausgebaut worden, dass heute gründliche und exakte Nachprüfungen viel eher möglich sind. Diesem Grunde ist es zuzuschreiben, dass vielfach die Untersuchungsergebnisse dieser Autorin mit den meinigen nicht übereinstimmen. Kulczycki (1901 und 1908) beschränkte sich nur auf embryologische Untersuchungen des Schultergürtels. Da aber besonders über die Entwicklung des sekundären Schultergürtels einander diametral gegenüberstehende Ansichten bestehen, so war auch über diesen Teil eine exakte Nachprüfung sehr erwünscht. Ich nahm mir deshalb vor, den ganzen embryologischen Entwicklungsgang so eingehend und gründlich, wie es mir mit dem vorliegenden Material überhaupt möglich sein konnte, zu verfolgen.

Die Anregung zu dieser äusserst interessanten Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Arn. Lang. Die embryologischen Untersuchungen sind unter Leitung von Herrn Prof. Dr. K. Hescheler ausgeführt worden. Ich möchte deshalb ihm auch an dieser Stelle für seine stets bereitwillige Unterstützung, die er der Ausführung meiner Arbeit zuteil werden liess, meinen verbindlichsten Dank aussprechen. Zu grossem Danke bin ich auch Fräulein Privatdozent Dr. Marie Daiber verpflichtet, die mir durch ihre wertvollen Ratschläge die technische Verarbeitung des Materials wesentlich erleichterte.

An dieser Stelle möchte ich mich auf die Wiedergabe der wesentlichsten embryologischen Resultate meiner Arbeit beschränken. Diese selbst wird als Dissertationsarbeit unter dem gleichen Titel in der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft“ erscheinen.

Material und technische Verarbeitung: Zur Untersuchung gelangten vollständige Entwicklungsserien des Haushuhns (*Gallus domesticus* Briss.) und der Hausente (*Anas boschas* L. var. *domestica*). Da die künstliche Brutmethode angewandt wurde, konnte das Alter der Embryonen genau bestimmt werden. Das bedeutete für die Untersuchung einen wesentlichen Vorteil. Die Embryonen von zufällig erhaltenen Wild- und Käfigvögeln waren mir für die Vergleichung und Bestätigung der mit der Untersuchung von Hühner- und Entenembryonen erzielten Resultate ungemein wertvoll. Wie aus der nachfolgenden Liste ersichtlich ist, gehören die untersuchten Embryonen ganz verschiedenen systematischen Gruppen an, was für die Beurteilung der Resultate von grossem Werte ist. Es sind untersucht worden:

1. Haushühner (<i>Gallus domesticus</i> Briss.)	50 Individuen
2. Hausenten (<i>Anas boscas</i> L. var. <i>domestica</i>)	35 „
3. Sperlingsvögel (<i>Passeres</i>)	16 „
4. Wellensittiche (<i>Melopsittacus undulatus</i> Shaw.)	12 „
5. Haustauben (<i>Columba livia</i> Bonn. var. <i>domestica</i>)	13 „
6. Wasserhühner (<i>Fulica atra</i> L.)	8 „
7. Möwen-Regenpfeifer (<i>Larus Limicolae</i>)	7 „
8. Nandus (<i>Rhea spec.</i>)	2 „
	Total 143 Individuen.

Die jüngeren Embryonen wurden zu Schnittpräparaten verarbeitet, während die älteren in toto in Benzol aufgehellt wurden (abgekürztes Verfahren nach Lundvall 1904 und 1905). Vor der Aufhellung wurden die letztgenannten mit einem Knorpelfarbstoff (Methylgrün) gefärbt. Etliche Embryonen, namentlich solche, die in der Entwicklung sehr fortgeschritten waren, behandelte ich noch, um den Verknöcherungszustand festzustellen, mit einer Lösung von Alizarin.

Entwicklung der Rippen: Die Rippen stellen in ihren ersten Entwicklungsstufen Gewebestränge dar, die nur durch dichtere Häufung der Zellen zu dem umgebenden embryonalen Gewebe in Gegensatz treten und offenbar ventrale Verlängerungen der Querfortsätze der Wirbel repräsentieren. Von diesen zweigen sie ohne sichtliche Grenze ab, weshalb sie als Produkte der Wirbel angesehen werden dürfen. Nach meinen Untersuchungen sind deshalb die Rippen der Vögel nicht als selbständige Bildungen zu betrachten, deren Ursprung in den Bindegewebscheidewänden zwischen den Muskeln zu suchen ist, wie dies von vielen Forschern für die Amniotenrippen angenommen wird.

Die Verknorpelung, die sehr bald erfolgt, geht von den Wirbeln aus und schreitet in ventraler Richtung fort. Infolgedessen bleibt auch während dieses Vorganges die Einheitlichkeit von Wirbeln und Rippen bestehen. In den ersten Entwicklungsstufen bildet die Rippe einen einheitlichen, ununterbrochenen Strang, der in dorso-ventraler Richtung verläuft. Die Ausbildung der Interkostalgelenke, wie die Abtrennung der Rippen von den Wirbeln erfolgt erst auf späteren Entwicklungsstufen. Der dorsale, wie der ventrale Rippenteil verknöchert selbständig. Die Verknöcherung ist eine periphere und beginnt je in der mittleren Region der beiden Abschnitte.

Die dem Vogelskelette eigentümlichen *Processus uncinati*, die als hakenförmige Bildungen vom caudalen Rande der dorsalen Rippen-

abschnitte in dorsaler und caudaler Richtung abzweigen, entstehen nach meinen Untersuchungen unabhängig von den Rippen und verbinden sich erst nachträglich (sekundär) mit diesen. Entsprechend ihrer Entstehungsart besitzen sie sowohl einen eigenen Knorpel-, als auch Knochenherd. Sie treten während der ontogenetischen Entwicklung sehr spät auf. Die *Processus uncinati* stellen deshalb nach meinen Wahrnehmungen keine echten Fortsätze der Rippen dar, die als Auswüchse aus diesen entstanden sind, sondern *Pseudoprocessus*, die echte infolge synostotischer Verbindung mit den Rippen vortäuschen.

Entwicklung des Brustbeins: Das grösste Interesse bei diesen Untersuchungen nahm die Entwicklung und Ausbildung des Brustbeins in Anspruch. Seine ersten Spuren habe ich kurz nach dem Auftreten der Rippen beobachtet. Es geht ontogenetisch aus diesen hervor, indem in jeder Körperhälfte die Brustrippen an ihren distalen Enden in ein leistenförmiges Band ausmünden, das quer zu ihnen verläuft und sie miteinander verbindet. Zwischen den Rippen und der entsprechenden Sternalleiste besteht ein inniger geweblicher Zusammenhang. Das Sternum ist mithin paarigen Ursprunges. Anfänglich stehen die beiden Sternalleisten noch weit auseinander, sie werden erst durch eigenes Wachstum in der ventralen Richtung und durch Längenausdehnung der Rippen medialwärts verschoben und dadurch einander genähert. Die costale Herkunft des Vogelsternum wird zwar heute allgemein angenommen. Dessenungeachtet war aber eine exakte Nachprüfung dieser hochwichtigen Frage sehr erwünscht, weil in neuerer Zeit sowohl für das Mammalia-, wie für das Reptilsternum der costale Ursprung von mehreren Forschern geleugnet wurde (Paterson 1901 und 1902, Kravetz 1905, Whitehead und Waddell 1911 und Bogoljubsky 1914). Da das Brustbein der Vögel als ein dem der übrigen Amnioten homologes Gebilde angesprochen wird, so müsste auch sein Bildungsprozess, insofern die Schlüsse, die die erwähnten Forscher aus ihren Untersuchungsergebnissen zogen, zutreffend sind, in keinem genetischen Zusammenhange mit dem der Rippen stehen. Meine Resultate, die ich an einem reichhaltigen Material, das den verschiedensten systematischen Gruppen entnommen war, gewonnen habe, sprechen aber durchaus gegen eine Entstehungsart unabhängig von den Rippen. Infolgedessen muss entweder das Brustbein der Vögel dem der Reptilien und Säuger nicht homolog, sondern bloss analog sein, oder dann sind die Schlussfolgerungen der angeführten Autoren aus ihren Untersuchungen irrig. Ich neige nun eher zur zweiten Auffassung und finde eine Stütze in den Untersuchungsergebnissen von Ruge (1880), Charlotte Müller (1906), Schauinsland (1905), etc.

Die Verknorpelung des Brustbeins geht in kontinuierlichem Zusammenhange mit den Rippenanlagen von diesen aus, was als weiterer Beweis für dessen costale Herkunft angesehen werden kann. Doch verläuft der Prozess beim Brustbein langsamer wie bei den Rippen, weshalb ein gradueller Unterschied in der Gewebedifferenzierung auftritt, was Anlass zu der Auffassung geben kann, dass das Brustbein unabhängig von den Rippen entstehe. Dessenungeachtet besteht zwischen Rippen und dem Brustbein keine absolute Grenze, sondern das Gewebe der Sternalrippen setzt sich direkt in das des Sternum fort. Gegen die zweite Hälfte der Embryonalentwicklung hin, schicken sich die Sternalrippen an, sich von den Leisten zu trennen. Der Abtrennungsprozess wird peripher eingeleitet. Wie zu erwarten, bilden sich zuerst die lateralen Bezirke des Costosternum aus, die sich in unmittelbarer Nachbarschaft der ventralen Rippenenden befinden. Von hier aus dehnt sich die weitere Ausbildung, wie die Verknorpelung des Brustbeins nach allen Richtungen aus. Das stärkste Wachstum kommt zunächst den caudalen Abschnitten der Leiste zu, was zur Bildung des Xiphosternum, des rippenlosen, caudalen Abschnittes des Brustbeins, führt. Dieses stellt deshalb in seiner Hauptausdehnung eine sekundäre Verlängerung des Costosternum dar. Seiner Entstehungsart entsprechend ist es auch nicht im Besitze eigener Knorpelzentren, sondern wird von seinem Mutterboden aus verknorpelt.

Die Ausdehnung der beiden Leisten in medialer Richtung führt zu einer gegenseitigen Annäherung. Diese ist schliesslich so stark, dass die Leisten sich berühren und miteinander in innige gewebliche Verbindung treten, wodurch die einheitliche Brustbeinplatte gebildet wird. Der Verschmelzungsprozess beginnt nach meinen Untersuchungen vorn in der coracoidalen Gegend und schreitet von da in caudaler Richtung fort; infolgedessen bilden die Leisten vor ihrer gänzlichen Vereinigung einen nach hinten offenen spitzen Winkel. Wegen der Ähnlichkeit mit dem ausgeschnittenen Schwanz einer Schwalbe, habe ich diese Entwicklungsstufe Schwalbenschwanzstadium genannt. Infolge der raschen Abwicklung des Verschmelzungsprozesses ist diese Etappe allgemein nur von relativ kurzer Dauer.

Die dem Brustbein der Flugvögel (*Carinatae*) eigentümliche *Crista* (s. *Carina*), die als ein sagittal gestelltes Dreieck der ventralen Fläche des Brustbeins in der Medianlinie aufsitzt, wird nach meinen Beobachtungen von den Sternalbändern aus erzeugt. Die Bildung einer Cristahälfte wird vor der Verschmelzung der Leisten durch ventrale bis ventro-laterale Umbiegung des medialen Randes des entsprechenden Sternalstreifens eingeleitet. Auch die Verknorpelung

der Crista geht von der Sternalplatte aus. Mithin besteht in jeder Beziehung eine völlige Kontinuität der Crista mit der Brustbeinplatte. Irgendwelche Besonderheiten, die auf ein fremdes Gebilde schliessen liessen, das in die Ausbildung des Kiels miteinbezogen wäre, und das als einen Überrest des Episternum (Interclavicula) der Saurier gedeutet werden könnte, konnte ich nicht wahrnehmen. Meine Untersuchungen sprechen deshalb gegen die Annahme vieler Forscher (Goette 1877, Hoffmann 1879, Eggeling 1904), dass die Crista sterni episternaler Herkunft sei. Auch an dem Aufbaue der Spinae anteriores, die in verschiedenartiger Ausbildung mediane, nach vorn gerichtete Fortsätze des vordern Brustbeinrandes repräsentieren, beteiligen sich keine Überreste eines einstigen Episternum. Die Spinae anteriores sind ebenfalls Bildungen der Brustbeinplatte.

Der speziellere Gestaltungsprozess des Brustbeins vollzieht sich unabhängig von dem der Verschmelzung. So können sich die einzelnen Bildungen (Processus, Trabeculae, Impressiones, etc.) an den Leisten bereits vor Beginn ihrer gegenseitigen Verwachsung ausprägen. Zuerst gelangen die vorderen seitlichen Fortsätze des Sternum, die Processus praecostales, zur Entfaltung, die ihre Ausbildung direkten, meistens verloren gegangenen Beziehungen zu Rippen verdanken dürften. So ist die Ausdehnung ihres rippenfreien Abschnittes auch während der ontogenetischen Entwicklungsperiode in starkem Masse von dem Verhalten der vorderen Sternalrippen abhängig.

Die geweblichen Differenzierungen des Xiphosternum, die gewöhnlich einem Vogelbrustbein einen bestimmten, spezifischen Charakter aufdrücken, prägen sich im allgemeinen ziemlich früh während der ontogenetischen Entwicklung desselben aus. So sind die Incisurae¹⁾ intermediae bei den Hühnern und die Incisurae laterales bei den Enten bereits an den noch getrennten Leisten erkennbar. Die Incisurae laterales des Gallussternum hingegen entdeckte ich erst zur Zeit der Verschmelzung der beiden Sternalbänder. Die Entstehung der Incisuren bei quadriincisen Sterna geschieht aber nicht bei allen Gruppen in derselben Reihenfolge wie bei den Hühnern.

¹⁾ Unter Incisurae obturatae versteht man membranöse Stellen, die nur auf drei Seiten (vorn, lateral und medial) von Knochensubstanz umgeben sind, unter Fenestrae vollständig von Knochensubstanz eingeschlossene membranöse Stellen. Biincise resp. bifenestrata Xiphosterna sind solche, die auf jeder Seite je 1 Incisur resp. 1 Fenster besitzen. Quadriincise resp. quadri-fenestrata Xiphosterna hingegen sind solche mit je 2 entsprechenden Bildungen auf jeder Seite. Man spricht von Incisurae (Fenestrae) laterales und intermediae je nach ihrer Lage. Die Knochenstangen werden als Trabeculae (laterales, intermediae) bezeichnet. Die mittlere unpaare Spange heisst Trabecula mediana.

Bei den Laridae scheint der umgekehrte Fall vorzuliegen, indem bei ihnen die lateralen Buchten zuerst entwickelt werden; so wenigstens habe ich die vorhandenen Incisuren in den vorliegenden Entwicklungsstadien entsprechend ihrer Lage mit den *Incisurae laterales* identifiziert. Ähnliche Beobachtungen hat übrigens Lindsay bereits 1885 gemacht. Diese auffallenden Verschiedenheiten sind ein deutlicher Beweis, dass die der Lage nach entsprechenden Differenzierungen bei den verschiedenen Gruppen nicht durchwegs homologe Bildungen darstellen, sondern vielmehr auf Konvergenzerscheinungen beruhen. Mithin dürfen die Bezeichnungen *Trabecula (Incisura) lateralis*, resp. *intermedia*, die von Fürbringer gewählt sind, nur als topographische betrachtet werden.

Der Verknöcherungsprozess vollzieht sich gewöhnlich erst post-embryonal von mehreren Zentren aus. Wie bereits erwähnt, war die Verknöcherung mehrfach Gegenstand von Untersuchungen, die von hervorragenden Naturforschern des 19. Jahrhunderts vorgenommen wurden (s. einleitende Bemerkungen). Ich verzichtete deshalb, mich eingehender mit dieser Frage zu befassen. Von Interesse für unsere Betrachtungen ist besonders die Feststellung, dass die Verknöcherung nicht, wie die Verknorpelung, von den Rippen ausgeht. Der Knochenzustand des Brustbeins dürfte, wie aus seinem späten ontogenetischen Auftreten zu schliessen ist, phylogenetisch jungen Datums sein und sich unabhängig von dem der Rippen ausgeprägt haben.

Während der Entwicklung findet sehr oft eine Verminderung oder Vermehrung der Rippen in den einzelnen Kategorien statt, wobei die Gesamtzahl der beweglichen Rippen sich gleichbleiben oder sich ebenfalls schwach verändern kann. Hingegen gelang es mir nicht, eine ausgesprochene Verschiebung der Thorakalregion weder in der einen, noch in der andern Richtung nachzuweisen. Um dies einwandfrei festzustellen, müsste auch die Cervicalregion in die Untersuchung miteinbezogen werden, was aber ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit lag.

Entwicklung des primären Schultergürtels: In frühen embryologischen Stadien ist in der vorderen Thorakalregion eine Gewebeknospe sichtbar, aus der sich Humerus (Oberarmknochen), Scapula (Schulterblatt) und Coracoideum (Rabenschnabelbein), wenn man so sagen darf, herauskristallisieren. Gegenüber den beiden primären Schulterknochen eilt der Humerus in seiner Entwicklung voran und schnürt sich relativ frühe von der gemeinsamen Anlage ab. Die Grenze zwischen Coracoid und Scapula macht sich auch schon in jungen embryologischen Stadien durch stärkere Häufung von

Zellen und geringere Absonderung von hyaliner Knorpelsubstanz bemerkbar. Die vollständige Trennung von Scapula und Coracoid erfolgt hingegen sehr spät und dürfte sich manchmal sogar erst post-embryonal vollziehen.

Die Verknorpelung von Coracoid, Scapula und Humerus ist eine einheitliche; bei allen diesen drei Skeletteilen nimmt der Prozess seinen Ursprung von ihrem gemeinsamen Entstehungsherde aus. Er wickelt sich ziemlich rasch ab. Infolgedessen heben sich die Elemente sehr bald scharf vom umgebenden embryonalen Gewebe ab. Zu gleicher Zeit vollzieht sich auch die speziellere Ausgestaltung des primären Schultergürtels, und schon auf relativ frühen Stufen lassen sich alle seine detaillierteren Bildungen erkennen. Irgendwelche anderen Bestandteile desselben — als Scapula und Coracoid —, die später wieder zurückgebildet oder zum Aufbaue des Coracoids, der Scapula oder selbst der Clavicula aufgebraucht werden und dadurch scheinbar wieder verschwinden, konnte ich nicht wahrnehmen. Ich möchte deshalb die Existenz eines Procoracoids auch in embryonalen Stadien für die Carinaten sehr bezweifeln und neige eher zur Annahme, dass der sogenannte Processus procoracoideus¹⁾ zur Hauptsache eine sekundäre Bildung repräsentiert, die sich bei verschiedenen Gruppen infolge Anpassung an besondere Muskelverhältnisse entfaltet hat.

Etwa zu Beginn der zweiten Hälfte der embryologischen Entwicklung wird bereits die Verknöcherung des Coracoids und der Scapula eingeleitet, die bei beiden Knochen in den peripheren Schichten des mittleren Abschnittes seinen Anfang nimmt und sich von dort aus in zentraler, distaler und proximaler Richtung ausdehnt. Nach meinen Beobachtungen an den jungen Rheaskeletten dürfte die Synostose der beiden primären Schulterknochen, die bei den Ratiten allgemein verbreitet ist, eine sekundäre sein.

Entwicklung des sekundären Schultergürtels: Relativ spät erst sind (beim Hühnchen am 8. Bebrütungstage) die ersten deutlichen Anlagen der Claviculae (Schlüsselbeine) sichtbar, die je aus einem Gewebestrang bestehen, in dessen inneren Partien sich eine Intercellularsubstanz abgesondert hat, die sich durch abweichende Färbung von der Knorpelsubstanz der übrigen Skelettelemente scharf unterscheidet. Der claviculäre Gewebestrang nimmt in der Gegend des proximalen Endes des primären Schultergürtels seinen Ursprung

¹⁾ Processus procoracoideus = Fortsatz am medialen Rand des Coracoids, unterhalb des Acrocoracoids, des wulstigen, proximalen Abschnittes des Rabenschlüsselbeins.

und entwickelt sich von dort aus in ventraler Richtung gegen das vordere Ende des Brustbeins hin. Während der Verschmelzung der beiden Claviculae zur Furcula, dem typischen Gabelknochen sehr vieler Vogelskelette, findet auch die Ausbildung des für manche Vögel charakteristischen Processus interclavicularis¹⁾ statt, der ebenfalls paarig angelegt wird. Dieser Fortsatz darf deshalb nur als eine sekundäre Bildung der Schlüsselbeine angesehen werden. An seinem Aufbau sind daher keine Überreste eines Episternum, wie schon öfters vermutet worden ist, beteiligt. Seine verschiedenartige Ausprägung, wie auch sein zerstreutes Vorkommen²⁾ sprechen eher dafür, dass wir in ihm eine ähnliche Bildung zu vermuten haben wie in der Crista sterni, in den geweblichen Differenzierungen, in den Spinae st., etc. Die Entstehung des Processus interclavicularis dürfte deshalb auf bestimmte Anforderungen der Muskulatur zurückzuführen und vielleicht bei den verschiedenen Gruppen unabhängig voneinander erfolgt sein.

Die Verknöcherung ist eine primäre sowohl für die Clavicula, als auch für den Processus interclavicularis. Von allen von mir untersuchten Vogelgruppen besitzt der an das Coracoid angrenzende Teil des Epicleidium (verbreitertes proximales Ende der Passeres-Clavicula) nur bei den Passeres ein knorpeliges Zwischenstadium. Dieser claviculäre Anteil tritt sehr spät auf und scheint mit dem primären Schultergürtel in genetischer Beziehung zu stehen. Er verwächst anscheinend erst sekundär mit der eigentlichen Clavicula. Da wir in den Passeres eine hoch organisierte Vogelgruppe vor uns haben, und es mir nicht möglich war, etwas Entsprechendes bei primitiveren Typen festzustellen, neige ich zur Ansicht, dass wir in dem knorpelig-praeformierten Bezirk der Passeres-Schlüsselbeine ein abgespaltenes Produkt des proximalen Teils der Coracoscapularplatte von spätem phylogenetischen Datum zu suchen haben. Dafür spricht auch sein ontogenetisch spätes Auftreten.

Im Gegensatz zu den Befunden von Kulczycki (1901 und 1908) tritt nach den meinigen die Clavicula von den Bestandteilen des Brustgürtels stets zuletzt auf und allem Anschein nach unabhängig vom primären Schultergürtel.

Die Entwicklung der Vogelclavicula weicht von der der Mammalia ditremata insofern ab, als sich diese nach Fuchs (1912) aus dem Procoracoid (Chondroclavicula) und dem Thoracale (Dermato-

¹⁾ Fortsatz an der Verschmelzungsstelle der beiden Claviculae.

²⁾ Der Processus interclavicularis fehlt vielen Gruppen (z. B. Columbidae, Strigidae, Picidae) und findet sich bei anderen hochgradig, unabhängig von der systematischen Stellung, entfaltet (z. B. Gallinae, Passeres).

clavicula) der Stegocephalen zusammensetzt. Die Clavicula der Vögel darf deshalb nicht als homolog dem gleichnamigen Knochen der Mammalia ditremata betrachtet werden. Fuchs (1912) schlägt deshalb vor, die Claviculae der Vögel als Thoracalia zu bezeichnen, indem er sie als diesen in ihrer ganzen Ausdehnung homolog hält, was aber nicht für alle Carinaten, wie die Untersuchung (Passeres-Clavicula) gezeigt hat, zutrifft. Aus diesem Grunde und um die Verwirrung zu verhüten, da sich der Name „Clavicula“ allgemein auch für das Vogel-Schlüsselbein eingebürgert hat, habe ich mich in meiner Arbeit an die bisherige Bezeichnung gehalten.

Phylogenetische Ableitung der Crista sterni: Durch sorgfältige Präparation gelang es W. Dames im Jahre 1897 beim Berliner Archaeopteryx-Exemplar von der Unterseite der Platte her, den Durchschnitt des Brustbeins festzulegen. Das Sternum stellt in seinem entblössten Querschnitte einen dachförmigen, dünnen, kaum 0,5 mm dicken Kochen dar, dessen beide Seiten vorn unter einem spitzen Winkel von ca. 45° zusammenstossen. Diese Entdeckung führte Dames zu folgendem Schlusse: „Nach dem neuen Befunde halte ich das Vorhandensein einer Crista für fast ausgeschlossen.“ Sein Fund lässt also für Archaeopteryx auf ein dachförmiges Sternum ohne Crista schliessen. Wir müssen deshalb die Existenz einer solchen für die Urflygvögel allgemein in Zweifel ziehen, um so mehr, als ein dachförmiges Brustbein (Dachfirst ventralwärts gerichtet) der Muskulatur bereits eine grössere Angriffsfläche bietet als ein flaches und wohl den ersten Ansprüchen des Flug-, resp. des Flattervermögens genügen mochte. Mit der Herausbildung der Flugkraft musste sich die Angriffsfläche für die zunehmende Flugmuskulatur immer mehr vergrössern. Die ventralen Seitenflächen des dachförmigen Brustbeins begannen sich einzusenken, aus den planen Flächen entstanden konkave. Mit gesteigerter Anforderung des Flugvermögens senkten sich diese immer mehr ein, bis sich schliesslich ein typisches Carinatensternum mit einer wohlentwickelten Crista herausgeformt hatte. Die Annahme einer solchen phylogenetischen Herausbildung der Crista findet eine Stütze in den von mir gewonnenen embryologischen Resultaten, indem in bestimmten Entwicklungsstadien das Brustbein ein dachförmiges Aussehen besitzt.