

# DIE ONTOGENETISCHE UND PHYLOGENETISCHE ENTWICKLUNG DES VOGEL-FLÜGELSKELETTES.

VON

*Dr. HANS STEINER, Zürich.*

Mit 19 Figuren im Texte.

Die Meinungsverschiedenheiten über die Deutung der drei heute allein noch im Vogelflügel nachweisbaren Fingerstrahlen ziehen sich schon seit bald hundert Jahren durch sämtliche Arbeiten hindurch, welche sich irgendwie mit der so eigenartig umgestalteten Vorderextremität der Vögel beschäftigt haben. Seitdem die vergleichend-anatomische Betrachtungsweise in der Morphologie zur Anwendung gelangte (CUVIER), ist immer wieder der Vogelflügel mit der Extremität anderer Tetrapoden verglichen worden, um die Homologien und Analogien zwischen ihnen festzustellen. Die zahlreichen Untersuchungen, welche zur Lösung dieser Frage unternommen wurden, haben jedoch je nach den in Vordergrund gestellten und miteinander verglichenen Merkmalen zu recht verschiedenen Resultaten geführt. Damit ist schon angedeutet, weshalb so viele Probleme der Morphologie, deren Fragestellung eine ganz einfache ist, bis heute noch keiner endgültigen Lösung entgegengebracht werden konnten und wir so oft im Verlaufe der vergleichend-anatomischen Untersuchungen zu einander direkt widersprechenden Ergebnissen geführt wurden. Gerade die Frage nach der Homologie der Fingerstrahlen des Vogelflügels bildet eines der bezeichnendsten Beispiele dafür. Es soll aber gleich hier betont werden, dass es nicht der Fehler der vergleichend-anatomischen Untersuchungsmethode gewesen ist, dass wir in diesem und ähnlichen Fällen zu keinem gesicherten Resultate zu gelangen vermochten. Die vergleichend-morphologische Betrachtungsweise kann gar nicht mehr ausser acht gelassen werden, wenn überhaupt noch eine richtige Bewertung der verschiedenen Erscheinungsformen der organischen Welt stattfinden soll. Der Fehler ist vielmehr darin zu suchen, dass diese Arbeitsmethode einseitig in einem eng begrenzten Teilgebiete zur Lösung von Fragen verwendet wurde, welche in den zur Diskussion stehenden Erscheinungsformen nicht bloss jenes Teilgebiet,

sondern auch noch andere umfassten. Meines Erachtens sollte deswegen in Zukunft die Hauptaufgabe solcher vergleichend-morphologischer Untersuchungen die sein, zu zeigen, wie viele jener Probleme, welche nach den bisherigen, einseitig orientierten Untersuchungsergebnissen immer wieder nur sich widersprechende Lösungen fanden, bei einer gleichmässigen Mitberücksichtigung aller von ihnen berührten Gebiete dennoch einer befriedigenden Erklärung zugeführt werden können. Nach meiner Überzeugung wird es hierbei unerlässlich sein, dass neben der Embryologie und Morphologie, deren Ergebnisse in der klassischen Zeit der „vergleichenden Anatomie“ vorwiegend in den Vordergrund gestellt wurden, vor allem mit der Paläontologie eine viel engere Arbeitsgemeinschaft gesucht werden muss. Die endschliessliche Entscheidung wohl der meisten Fragen wird jedoch niemals bloss in ihrer richtigen morphologischen Deutung gefunden werden können, sondern allein nur von ethologischen und physiologischen Gesichtspunkten aus. Denn die organische Differenzierung eines Lebewesens wird stets nur der Ausdruck der Existenzbedingungen bleiben, unter welchen es zu leben gezwungen ist, und sie findet ihre unmittelbarste Begründung in den verschiedenen funktionellen Leistungen, welche es zu vollbringen hat. In der Hoffnung, in diesem Sinne einen Beitrag zur Klärung einer alten Streitfrage liefern zu können, habe ich die nachfolgenden Untersuchungen unternommen und veröffentlicht.

Wenden wir uns zunächst einer kurzen Übersicht über die verschiedenen Lösungen zu, welche die uns hier speziell interessierende Frage im Laufe der Zeit gefunden hat. Von einer einlässlichen Literaturbesprechung kann hierbei abgesehen werden, da eine solche andernorts schon mehrfach gegeben wurde (vgl. W. K. PARKER, A. ROSENBERG, FÜRBRINGER, ZEHNTNER, SIEGLBAUER etc.). Was ich dagegen speziell hervorheben möchte, das sind die Gründe, welche die hauptsächlichsten Bearbeiter dieser Frage zu ihren verschiedenen Folgerungen geführt haben. Von vergleichend-anatomischen Gesichtspunkten ausgehend sind vor allem zwei Wege benutzt worden, einmal der Vergleich des Vogelflügels mit der Vorderextremität anderer Tetrapoden, speziell der Reptilien, und zum andern der Vergleich des Vogelflügels mit der Hinterextremität, dem Fusse der Vögel selbst. Beide haben denn auch von allem Anfang an zu den zwei gegensätzlichen Ansichten geführt, welche bis heute nicht endgültig entschieden werden konnten. Seit MECKEL ist von der Mehrzahl der Untersucher die Deutung der Finger der Vogelhand als I., II. und III. vertreten worden, eine Ansicht, welche hauptsächlich durch GEGENBAUR, 1864, mit dem Hinweis auf die in der Krokodilextremität zu beobachtenden Reduktion der ulnaren Finger gefestigt wurde. OWEN, 1836, begründete dagegen die zweite Deutungsweise der Finger des Vogelflügels als II., III. und IV., indem er den Vergleich mit dem Vogelfusse zog und auf dessen rudimentär entwickelte I. Zehe hinwies. Das Übergewicht der GEGENBAURschen Argumente hatte zur Folge, dass die Mehrzahl der späteren Autoren, wie A. ROSENBERG, 1873, JEFFRIES, 1881, W. K. PARKER, 1889, ZEHNTNER, 1890, NASSONOW, 1896, u. v. a. m., an der richtigen Identifizierung der Vogelfinger als I. bis III. nicht mehr zweifelten. Doch fand auch OWENS Zählweise später noch einzelne Verfechter, unter welchen speziell MORSE, 1874, erwähnt sei, der den Vergleich mit den Extremitäten anderer Tetrapoden bis zum äussersten rührte und aus der Reduktion der beidseitigen, randständigen Fingerstrahlen bei vielen

Säugetieren auf ähnliche Vorgänge im Vogelflügel schloss. Seinen Argumenten pflichtete 1894 auch LEIGHTON bei, dessen embryologische Untersuchungen am Flügel von *Sterna Wilsonii* übrigens weder für die eine, noch für die andere Anschauung neues Beweismaterial lieferte, so dass es wirklich verwunderlich erscheint, wie seinen Untersuchungsergebnissen bis in die neueste Zeit hinein in manchen Lehrbüchern (WIEDERSHEIM, SCHIMKEWITSCH) vor anderen der Vorzug gegeben werden konnte. Neben diesen eben erwähnten zwei Hauptansichten entwickelten sich auch vereinzelt (TSCHAN, HURST) andere Hypothesen über die Homologien der Fingerstrahlen der Vögel, die jedoch schon mehrfach widerlegt worden sind und hier nicht weiter berücksichtigt zu werden brauchen.

Nachdem somit die ganze Frage mehr oder weniger im Sinne der GEGENBAURschen Deutung ihre Lösung gefunden zu haben schien, wurde um die Wende des 19. Jahrhunderts eine Anzahl neuer Untersuchungen veröffentlicht, welche die Meinungsverschiedenheiten aufs neue entfachten. Sie gingen diesmal speziell von embryologischen Feststellungen aus und machten geltend, dass während der Entwicklung des Vogelflügels das Rudiment eines I. Fingers nachzuweisen sei, somit, unter Berücksichtigung der Rekapitulation früherer Zustände während der Ontogenese, die heute im Vogelflügel übriggebliebenen Finger nur nach der alten OWENSchen Zählweise als II. bis IV. zu deuten seien (NORSA, 1895, MEHNERT, 1897). Die neuerdings erfolgte Nachprüfung dieser Angaben durch SIEGLBAUER, 1911, und PREIN, 1914, hat den Beweis erbracht, dass sie vollständig richtig waren. Nach PREIN lassen sich danach die Ergebnisse der embryologischen Untersuchungen in folgender Weise zusammenfassen: „Während der Ontogenese gelangen noch fünf Fingerstrahlen zur Anlage, von denen die beiden Randstrahlen rückgebildet werden, indem zuerst der radiale, später der ulnare verschwindet. Die im Vogelflügel enthaltenen drei rudimentären Finger entsprechen dem II., III. und IV. der pentadactylen Hand (OWEN).“

Zu gleicher Zeit sind aber von einem ganz anderen Gebiete aus, nämlich der Paläontologie, ebenso bestimmte Äusserungen laut geworden, welche die Homologie der Finger des Vogelflügels nur im Sinne GEGENBAURs zugestehen wollen (ZITTEL, BROOM, ABEL, JAEKEL). Für die Paläontologen ist der Vergleich des heutigen Vogelflügels mit jenem der ausgestorbenen *Archaeopteryx* das Ausschlaggebende. So schreibt BROOM 1906: „There can be little doubt that the three clawed digits of *Archaeopteryx* are homologous with the three well-developed digits of the manus of the higher bird, and there can be as little doubt that these are I, II, III from the phalangeal formula being 2, 3, 4. — The fact that the first and second digits have never more than 2 and 3 phalanges, and from their bearing claws are manifestly not degenerate, seems to me conclusive on the subject.“ Aus ähnlichen Gründen sieht sich auch ABEL, 1912, genötigt zu erklären: „Die drei Finger der *Archaeopteryx*-Hand sind trotz der scheinbar abweichenden embryologischen Resultate bei den lebenden Vögeln als der I. bis III. Finger zu betrachten.“

So sehen wir uns denn heute bei einem Überblick über die Ergebnisse sämtlicher Untersuchungen, welche von verschiedenen Gebieten aus zur Lösung der Homologienfrage der Fingerstrahlen des Vogelflügels unternommen wurden, in jene mehrfachen Widersprüche hineingetrieben, welche einleitend erwähnt wurden. Unter Anwendung der gleichen Untersuchungsmethode gibt uns auf die nämliche Frage die Embryologie, die Morphologie und die Paläontologie ganz verschiedene Antwort. Und doch kann unsere logische Überlegung nur eine einzige als zulässig und richtig anerkennen, denn der eventuell

mögliche Einwand, es möchte der Urvogel *Archæopteryx* eine von den rezenten Vögeln abweichende Entwicklung seines Flügelskelettes aufweisen, ist wohl kaum ernsthaft in Erwägung zu ziehen. Welches sind denn nun tatsächlich die im Vogelflügel erhalten gebliebenen Finger? Und wie lösen sich die Widersprüche der bisherigen Untersuchungsergebnisse? Die Beantwortung dieser Fragen ist die enger begrenzte Aufgabe gewesen, welche ich mir in den nachfolgenden Untersuchungen gestellt habe.

\*

Den Gang meiner eigenen Untersuchungen habe ich möglichst dem historischen Entwicklungsgang des Problems selbst anzupassen versucht, um damit die Argumente für oder wider die eine oder andere Deutungsweise noch einmal nachprüfen zu können. Aus Zweckmässigkeitsgründen beginne ich jedoch nicht mit dem Vergleich des Vogelflügels mit anderen Extremitäten, sondern mit der Schilderung seiner embryonalen Entwicklungsgeschichte. Auch hier würde es zu weit führen, möchte ich eine ausführliche Übersicht über sämtliche bis heute schon vorliegenden Arbeiten geben. Auf ihre wichtigsten Resultate und auf die zu ihrer Begründung angeführten Argumente will ich, soweit es nötig sein wird, an Ort und Stelle anlässlich der Schilderung meiner eigenen Befunde näher eintreten. Hier sei einleitend nur so viel bemerkt, dass die Zahl dieser Untersuchungen schon eine ausserordentlich grosse ist und dass bereits fast alle wichtigeren Vogelfamilien berücksichtigt worden sind.<sup>1</sup> Es dürfte somit recht wohl möglich sein, bei einer sämtliche Resultate umfassenden Übersicht einen genauen Einblick in die Ontogenese des Vogelflügels zu gewinnen. Gerade dem Umstande jedoch, dass diese vergleichende Übersicht bisher von keinem Untersucher versucht worden ist, schreibe ich es zu, dass speziell auch in Einzelheiten, wie z. B. in der Deutung der einzelnen Carpalelemente, bis in die neueste Zeit hinein fast von jedem neuen Autor wieder verschiedenartige Ansichten geäussert wurden. Es herrscht in dieser Beziehung eine noch weit grössere Meinungsdivergenz als bezüglich der Homologie der Fingerstrahlen. Auf alle diese Einzelfragen soll gegebenen Orts eingetreten werden.

Bevor ich mich der Schilderung meiner eigenen Untersuchungen zuwende, mögen hier noch einige Angaben über das verwendete Material und die angewandte Technik Platz finden. Bei der Wahl des Materials liess ich mich von der Überlegung leiten, dass die ontogenetische Rekapitulation ursprünglicher Zustände um so deutlicher erkannt werden kann, je primitiver die gewählte Form selbst ist. Wie ich nun andernorts nachgewiesen habe (1917), weist speziell der Flügel der *Anseres* eine grosse Anzahl recht primitiver Merkmale auf, so dass bei der Leichtigkeit, Enten- und Gänseeier im Brutofen künstlich zur Entwicklung zu bringen, vornehmlich Embryonen dieser zwei Arten zur Untersuchung herbeigezogen wurden. Die gleichen Überlegungen haben auch SIEGLBAUER, 1911, bestimmt, seine Untersuchung ebenfalls mit Entenembryonen und nicht mit dem klassischen Objekt, dem Hühnchen, durchzuführen. Die Wahl der Gänse-

<sup>1</sup> Eine kurze und keineswegs vollständige Zusammenstellung zeigt folgende bisher untersuchten Gattungen: *Struthio* (NASSONOW, MEHNERT, BROOM), *Eudytes* und *Pygoscelys* (STUDER, HILLEL, SIEGLBAUER), *Colymbus* (TH. ROSENBERG), *Anas* (SIEGLBAUER), *Sterna* (LEIGHTON), *Vanellus* (GRAUL), *Gallus* (K. PARKER, A. ROSENBERG, GÖTTE, NORSA, PREIN), *Strix* (W. MÜLLER), *Cypselus* (ZEHNTER), *Dendræca* (MORSE), *Opisthocomus* (K. PARKER), *Tinunculus* (K. PARKER), verschiedene *Passeres* (A. ROSENBERG, MORSE).

## DIE ENTWICKLUNG DES VOGELFLÜGELSKELLETTES

embryonen habe ich hauptsächlich im Hinblick auf ihre beträchtliche Grösse getroffen, welche eventuell einen deutlicheren Einblick in die vorliegenden Verhältnisse zu geben versprochen, eine Erwartung, welche durch das Resultat der Untersuchungen selbst noch übertroffen wurde. Tatsächlich stellte es sich heraus, wie noch gezeigt werden soll, dass im Flügel von *Anser anser* unter allen bekannten Vogelarten noch die primitivsten embryonalen Zustände festgehalten werden. Von beiden Arten, *Anas boschas dom.* und *Anser anser dom.*, habe ich mir eine vollständige Embryonenreihe verschafft, deren einzelne Stufen je 6 Stunden voneinander in der Entwicklung differierten, angefangen von der jüngsten, 4 tägigen, bis zur ältesten, ca. 15 tägigen. Ausserdem habe ich auch eine vollständige Serie von Embryonen des Hühnchens, *Gallus bankiva dom.*, vergleichsweise verarbeitet, sowie eine grössere Anzahl Embryonen anderer Vogelarten, und zwar speziell von *Columba livia dom.*, *Larus argentatus* und *ridibundus*, *Fulica atra*, *Melopsittacus undulatus* und verschiedene *Passeres* (*Corvus corone*, *Passer domesticus*, *Emberiza citrinella* und *Uroloncha acuticauda*). Sie alle sollten mir einen Einblick auch in die Verhältnisse höher differenzierter Vogelfamilien gewähren. Gestützt auf die Angaben anderer Forscher (LEIGHTON, PREIN) habe ich sowohl Aufhellungspräparate als auch natürlich Serienschnittpräparate von sämtlichen erwähnten Embryonen angefertigt.

Zur Technik selbst möchte ich kurz folgendes erwähnen, da ich nach vielfachen Versuchen zu einer teilweise abgeänderten Färbemethode gelangt bin. Was einmal die Herstellung der Aufhellungspräparate anbetrifft, so habe ich in Anlehnung an die von VAN WYHE und LUNDVALL angegebenen Methoden gefunden, dass es bei der Kleinheit der Objekte sehr leicht möglich ist, dauerhafte und sehr schöne Totalpräparate herzustellen, wenn die abgeschnittenen Flügel der Embryonen zuerst mit einer spezifischen Knorpelfarbe durchgefärbt und nachher nach der üblichen Entwässerung über Xylol in Kanadabalsam eingeschlossen werden. Als bestes Färbemittel erwies sich, neben Methylenblau und Toluidinblau, das Methylgrün, welches ich aber entgegen den Angaben LUNDVALLS in einer Lösung von 3 gr. Methylgrün auf 100 ccm. 70prozentigen Alkohol + einige Tropfen Eisessig angewendet habe. In dieser Lösung wurden die Objekte 6—12 Stunden belassen. Stets bleibt aber das Gelingen sowohl der Färbung als auch der nachherigen Aufhellung im Balsam eine zufällige Sache, doch habe ich ermittelt, dass als bestimmende Faktoren hierbei die Fixation des Materials und die Beschaffenheit des Xylols, welches auch als Lösungsmittel des Kanadabalsams verwandt wurde, in Betracht fallen. Die besten Resultate lieferten die Fixierungen mit Sublimat oder sublimathaltigen Gemischen, auch Formol beeinträchtigte die Färbbarkeit nicht, schlecht war sie dagegen nach allen Fixationen mit Pikrinsäure oder pikrinsäurehaltigen Gemischen. Für das Xylol ist erste Bedingung, dass es möglichst rein und säurefrei sei, ansonst die Präparate sich sehr rasch in ihm oder im Kanadabalsam wieder entfärben. Bei Beobachtung dieser Vorsichtsmassregeln gelingt es dagegen, wirklich prachtvolle Präparate herzustellen, welche bei nahezu vollständiger Durchsichtigkeit aller Weichteile nur gerade die schön grün tingierten, knorpeligen Skelettanlagen zeigen. Bezüglich der Dauerhaftigkeit dieser Färbung erwähne ich bloss, dass meine Präparate schon über 5 Jahre alt sind, ohne merkliche Zeichen einer Veränderung aufzuweisen. Namentlich für die Beurteilung der Formentwicklung der knorpeligen Skelettanlage haben diese Präparate sehr gute Dienste geleistet, sie waren aber selbstverständlich nicht imstande, die Schnittpräparate zu ersetzen. Auch bei der technischen Herstellung dieser habe ich nach mehrfachen Versuchen ein eigenes Tinktionsverfahren ausgearbeitet, da es mir vor allem darauf ankam, jene gewebliche Differenzierungsstufe, welche der eigentlichen Knorpelbildung vorausgeht und als „Vorknorpel“ bekannt ist, möglichst deutlich zur Anschauung zu bringen. In dem Mucikarmin nach P. MAYER (siehe LEE und MAYER, Grundzüge der mikr. Technik) habe ich wirklich ein Färbemittel gefunden, welches

einigermassen diesen Ansprüchen genügt hat. Doch muss es nicht in der von MAYER empfohlenen 5—10 fachen Verdünnung angewandt werden, sondern die Stammlösung selbst ist direkt zur Färbung der Schnitte zu verwenden. Diese bringe ich aus 70 prozentigem Alkohol in die Mucikarminstammlösung für ca. eine halbe Stunde, hierauf direktes Auswaschen in 95 prozentigem Alkohol, der zweimal gewechselt wird, und möglichst rasches Verbringen in absoluten Alkohol. Nachher Einschluss über Xylol in Kanadabalsam. Auch bei dieser Färbung haben sich die in Sublimat oder Sublimatgemischen fixierten Objekte am besten bewährt. Die Präparate werden mit Vorteil vor dem Schneiden mit Hämalan oder noch besser mit Boraxkarmin in toto gefärbt, so dass in Verbindung mit dem Mucikarmin und einer eventuellen Nachfärbung mit alkoholischer Pikrinsäurelösung eine sehr schöne und klar differenzierte Dreifarbenfärbung erzielt werden kann. Vom Mucikarmin werden jene als Vorknorpel bezeichneten Gewebsdifferenzierungen schwach, doch ganz gleichmässig rosarot gefärbt, wodurch sie sich deutlich gegenüber allen übrigen embryonalen Gewebeelementen, welche nicht im geringsten tingiert werden, abheben. Ausserordentlich lebhaft wird dagegen auf späteren Entwicklungsstufen nach dieser Färbemethode der eigentliche Knorpel selbst gefärbt, so dass ich diese auch zur Färbung des Knorpelgewebes verwandt habe. Endlich erwähne ich noch, dass zur Beurteilung der ersten Differenzierungsvorgänge der Skelettanlage mit Vorteil nicht zu dünne Schnitte angefertigt werden, allerdings auch nicht so dicke (20—30  $\gamma$ ), wie sie MEHNERT empfohlen hat. Für die jüngsten Stadien sind 8—10  $\gamma$  und für die älteren 15—18  $\gamma$  die empfehlenswertesten Schnittdicken.

Die frühesten Differenzierungsvorgänge bei der embryonalen Anlage des Vogelflügelskelettes verlaufen durchaus in der gleichen Art und Weise, wie sie MOLLIER, 1895, und SEWERTZOFF, 1908, für die Entwicklungsgeschichte der Extremitäten von *Lacerta* und *Ascalabotes* geschildert haben. Zwischen den beiden in die Extremitätenleiste eingewanderten dorsalen und ventralen Muskelplatten erscheint bei durchschnittlich 4 tägigen Embryonen als erste Skelettanlage eine verdichtete Anhäufung embryonaler Bindegewebszellen. Sie stellt zum grössten Teil die Humerusanlage dar. Von ihrem proximalen, gegen die Körpermedianen gerichteten Abschnitt wachsen als ventrale und dorsale Fortsätze Coracoid und Scapula aus. Der distale Abschnitt streckt sich, mit dem zunehmenden Längenwachstum der Extremitätenanlage selbst, immer mehr in diese hinein, und aus ihm entstehen sukzessive die sämtlichen übrigen Skeletteile der Extremität, das Zeugo- und das Autopodium, deren weiteres Schicksal uns hier allein noch beschäftigen soll.

Bei 5—6 tägigen Embryonen erscheint das distale Ende der eben erwähnten ersten Skelettanlage in zwei deutliche Gabeläste geteilt (siehe Fig. 1). Von diesen ist der eine gut doppelt so lang und auch stärker entwickelt als der andere. Er liegt in der horizontal und senkrecht zur Körpermedianenebene orientierten Extremitätenanlage parallel zu ihrem hinteren Rande und stellt die direkte, geradlinige Fortsetzung der Humerusanlage dar. Ihm gegenüber erscheint die andere, schwächere Anlage vielmehr bloss als ein von ihm sich abzweigender Nebenast. Sie bilden zusammen einen spitzen Winkel von ca. 30°. Es stellt die hintere, stärkere Anlage die erste Differenzierungsstufe der Ulna dar, die vordere, schwächere jene des Radius.

Zwischen ihnen tritt schon sehr frühzeitig eine Arterie auf, die sog. Arteria interossea. Damit gleicht die erste Anlage des Zeugopodiumskelettes durchaus jenem der übrigen Tetrapoden (vgl. RABL, SEWERTZOFF, SIEGLBAUER, PREIN), mit dem einzigen Unterschied, dass bei primitiven Formen der von der Radius- und Ulnaanlage eingeschlossene Winkel viel grösser ist. Wie ich durch eigene Untersuchungen feststellen konnte, beträgt er bei Urodelen beinahe  $90^\circ$  (*Amblystoma*), bei Reptilien ca.  $50$  bis  $60^\circ$  (*Lacerta*, vgl. auch SEWERTZOFFS Abbildungen).<sup>1</sup>

Während der weiteren Entwicklung treten in der Humerusanlage die ersten Gewebsdifferenzierungen auf, welche als Vorknorpel und später als Knorpel zu bezeichnen sind, während die distaleren Partien noch auf weniger weit fortgeschrittenen Ausbildungsstufen verharren. Es sind dies alles schon oft beobachtete und beschriebene Vorgänge, auf welche ich deshalb nicht näher einzutreten brauche. Der ulnare, wie auch der radiale Randstrahl nehmen beide

beträchtlich an Längenausdehnung zu und zeigen speziell bei der Ente auf einem  $6\frac{1}{4}$ tägigen Stadium die in Fig. 2 dargestellte charakteristische Ausbildung. Ihre distalen Enden divergieren stark voneinander, und es zeigt speziell der ulnare Ast im letzten Drittel eine deutliche Abknickung gegen den hinteren, äusseren Rand der Flügelanlage hin. Es ist aber deutlich zu sehen, dass dieser abgelenkte Teil und der proximale, der eigentlichen Ulnaanlage entsprechende Abschnitt eine kontinuierliche einheitliche Anlage darstellen. Eine ganz ähnliche nach hinten gerichtete Abknickung scheint nun auch das distale Ende des radialen Astes aufzuweisen. Wie ich mich aber durch eine sorgfältige Betrachtung meiner Präparate überzeugen konnte, und wie es vor allem aus dem gleich zu besprechenden späteren Verhalten dieses Gebildes hervorgeht, handelt es sich hier um eine ganz andere Erscheinung.

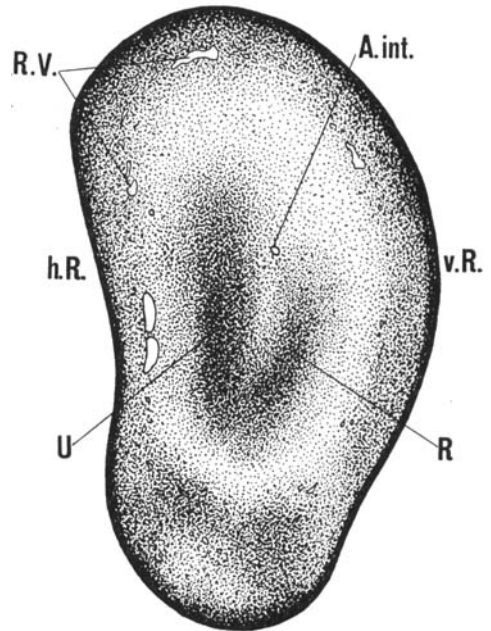


Fig. 1. Flügelanlage eines 6tägigen Embryos von *Anas boschas*. (Schnittbild.) v.R. = vorderer Rand, h.R. = hinterer Rand der Flügelanlage, A.int. = Arteria interossea, R.V. = Randvene.

<sup>1</sup> Diese Tatsache, dass der radiale Strahl in den frühesten Stufen seiner Entwicklung fast senkrecht auf der humero-ulnaren Hauptachse steht, scheint bis heute übersehen worden zu sein. Ihre eminente Bedeutung für die Ableitung der pentadactylen Extremität der höheren Wirbeltiere von der flossenartigen Extremität niederer Vertebraten hoffe ich in einer späteren Abhandlung des näheren begründen zu können.

Es stellt nämlich das scheinbar abgelenkte Ende der Radiusanlage gegenüber dieser eine selbständige Differenzierung dar. Sie erscheint allerdings so dicht neben dem wirklichen, distalen Ende des Radius, dass bloss eine ganz schwache, hellere Trennungszone zwischen ihnen sichtbar ist. Es spricht aber auch die breite, rundliche Form, in welcher sie erstmals auftritt, dagegen, in ihr lediglich eine Fortsetzung des radialen Strahles zu sehen.

Dagegen möchte ich erwähnen, dass SIEGLBAUER nicht nur diese, sondern eine gleich zu erwähnende dritte Anlage in das Distalende des Radiusstrahles miteinbezogen und in seinen Textfiguren 1 und 2 zur Darstellung gebracht hat, so dass er von einem abgelenkten, dem konvexen präaxialen Flügelrande entsprechend verlaufenden Radialaste spricht. Ich lege auf die Klarlegung dieser Verhältnisse ein grosses Gewicht, weil ihnen, wie wir gleich sehen werden, eine entscheidende Bedeutung zukommt. Leider ist SIEGLBAUER der einzige gewesen, welcher auf diese frühesten Stufen der Flügel-skeletanlage näher eingetreten ist, wobei er sich erst noch über die wirklich vorliegenden Verhältnisse täuschte.

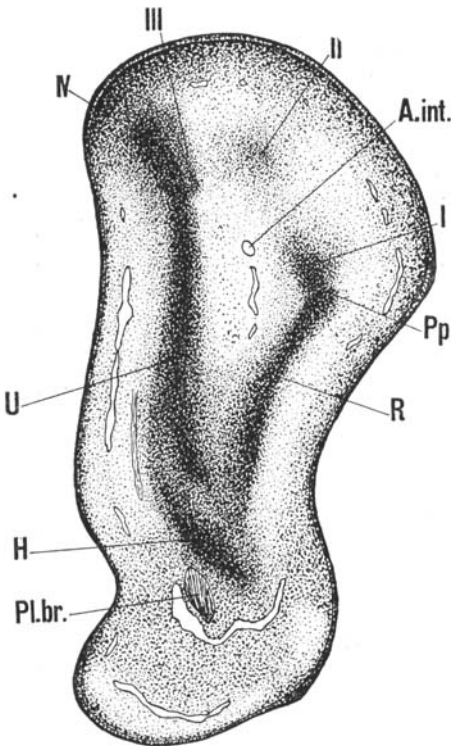


Fig. 2. Flügelanlage eines 6 $\frac{1}{4}$ -tägigen Embryos von *Anas boschas*. (Kombinationsbild aus mehreren Schnitten.) A.int. = Arteria interossea, Pl.br. = Plexus brachialis.

Die dritte sichtbar werdende Anlage tritt nun ziemlich in der Mitte zwischen den distalen Enden des ulnaren und radialen Astes auf. Sie stellt eine rundliche, eben erst sich bildende Anhäufung embryonaler Bindegewebszellen dar. Endlich ist auch noch eine vierte Anlage zu erkennen, welche zwischen dieser dritten und dem distalen Ende des ulnaren Astes, ganz dicht neben und parallel diesem letzteren verlaufend, auftritt. Wenn wir die distalen Enden des ulnaren und radialen Astes mitrechnen, sehen wir also in jenem Teil der Flügelanlage, welcher zum Autopodium sich zu entwickeln beginnt, fünf deutliche Strahlen auftreten. Diese fünf Anlagen sind es gewesen, welche seit den ersten Angaben von E. NORSA, 1895, von den meisten späteren Autoren (SIEGLBAUER, PREIN) in der frühesten embryonalen Handanlage des Vogels gesehen worden sind und selbstverständlich auch mit den fünf Fingerstrahlen anderer Tetrapoden homologisiert wurden.

Im einzelnen liegt aber bloss noch die Angabe SIEGLBAUERS vor, dass zwischen der dritten und vierten der eben erwähnten Zellverdichtungen ein Zug hellen Mesenchyms hineinrage, welcher die Handanlage in zwei Teile trenne, von welchen der eine, mit dem Radius zusammenhängende, die Anlage des I., II. und III. Fingers umfasse, während der andere, ulnare, den IV. und V. Finger enthalte. Andere Untersucher sprechen lediglich von einer einheitlichen, prochondralen Carpalplatte, welche aus den distalen Enden von Radius und Ulna sich bilde und von welcher aus die erwähnten fünf Strahlen in Homologie zu den Vorgängen bei anderen Amnioten divergierend ausstrahlen (vgl. PREIN). Das Interesse aller Untersucher richtete sich hierauf speziell auf den Nachweis der in dieser Carpalplatte erstmals auftretenden Knorpelkerne. Die Erklärung der Vorgänge im prochondralen Stadium der Handplatte ist jedoch nicht so einfach, denn diese nehmen bis zum ersten Auftreten der Knorpelkerne einen weit komplizierteren Verlauf.

In Fig. 3 habe ich die unmittelbar anschliessende Entwicklungsstufe dargestellt, diesmal vom Hühnchen, da meine Präparate der entsprechenden ca. 6½tägigen Enten- und Gänseembryonen nicht so deutlich ausgefallen sind. Doch verlaufen die Vorgänge auch bei diesen in genau gleicher Art und Weise. Zunächst ist bemerkenswert, dass die Radiusanlage sich mehr und mehr parallel zur Ulnaanlage einstellt. Letztere ist gegenüber jener in ihrer geweblichen Differenzierung deutlich vorgeschritten, eine Tatsache, auf deren allgemeine Bedeutung bei der Entwicklung der Extremitäten der Amnioten speziell von SEWERTZOFF hingewiesen worden ist. Wenn wir nun den ulnaren Strahl in seine distale Fortsetzung weiter verfolgen, so sehen wir, dass die im vorhergehenden Stadium eben erst angedeutete Abknickung hier schon sehr stark geworden ist. Der hintere, postaxiale Rand der Flügelanlage wird hierdurch vom Ende dieses Strahles direkt berührt. Damit haben wir eine der auffälligsten Differenzierungen des embryonalen Vogelflügels kennen gelernt, die ulnare Abduktion des Autopodiums, welche schon während der allerersten Entwicklungsstufen sich mehr und mehr ausprägt. Im gesamten ulnaren Randstrahl, welcher aus sehr stark gehäuften embryonalen Bindegewebs-

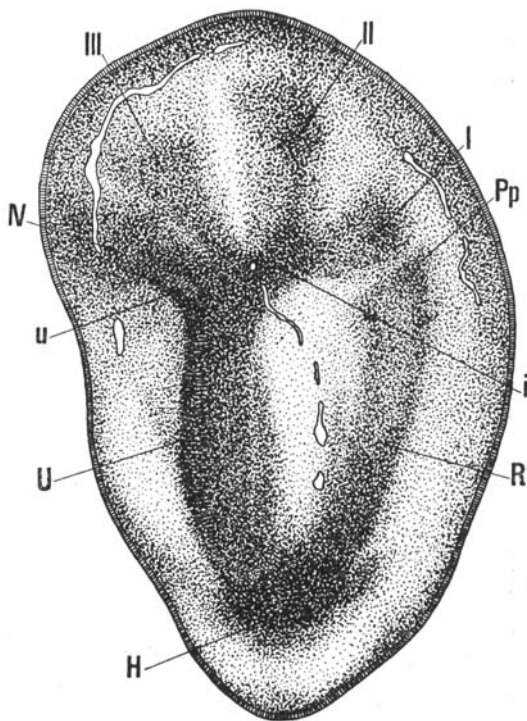


Fig. 3. Flügelanlage eines 5 $\frac{1}{4}$ tägigen Embryos von *Gallus domesticus*. (Kombinationsbild aus mehreren Schnitten.)

zellen gebildet ist, sind sehr deutlich zwei Stellen weiterdifferenziert und bereits in das prochondrale Stadium übergetreten. Von ihnen stellt die eine nichts anderes als die Ulna selbst dar, denn sie zieht sich durch den ganzen proximalen Abschnitt hindurch. Unmittelbar nach der Abknickungsstelle und ebenfalls von der Achsenrichtung nach hinten zu abgedreht erscheint die zweite prochondrale Gewebsinsel als eine deutlich umgrenzte hellere Zone. Wenn wir uns an die von GEGENBAUR gegebene Definition jenes Carpalelementes, welches direkt distal über der Ulna gelegen ist, als sogenanntes Ulnare halten und uns die durch die frühzeitig einsetzende ulnare Abduktion bewirkte Ablenkung des ulnaren Strahles selbst noch einmal vor Augen führen, so ist es klar, dass wir in diesem selbständig auftretenden Kerne nichts anderes als das Ulnare, als erstes von allen Carpalelementen, vor uns haben. Die zwischen radialem und ulnarem Randstrahl gelegenen und als Fingerstrahlen gedeuteten drei Gewebsverdichtungen, welche im vorhergehenden Stadium eben erst sichtbar wurden, sind nunmehr sehr deutlich zu erkennen. Vor allem wird ersichtlich, dass die erste von ihnen wirklich nicht die distale Fortsetzung des radialen Strahles bildet. Sie ist von diesem deutlich geschieden und, was viel wichtiger ist, sie verbindet sich durch eine breite Brücke verdichteten Gewebes mit dem ulnaren Strahle. Auch die zwei anderen, in der vorhergehenden Stufe noch isolierten Verdichtungen stehen durch deutliche Gewebsstränge mit dem Ulnaende in Zusammenhang. Damit hat es ganz den Anschein, als ob der ulnare Strahl sich distalwärts in vier Einzelstrahlen divergierend auflöste, von welchen die beiden ersten gemeinsam in einem breiten, bogenförmig nach vorn sich wendenden Gewebsstrang abbiegen. Nach hinten setzt sich der ulnare Strahl, wie wir schon gesehen haben, über die Anlage des Ulnare in den abgelenkten IV. Fingerstrahl fort. Der III. aber verläuft mehr parallel zur Richtung des abgelenkten IV. Fingers. Er ist gegenüber dem vorhergehenden Stadium sehr stark in die Länge und Breite gewachsen und kommt in seiner Grössenentwicklung bereits dem aus der ulnaren Anlage selbst hervorgegangenen IV. Finger gleich. Doch ist dieser letztere von allen in seiner histologischen Beschaffenheit am weitesten fortgeschritten. Endlich ist noch zu erwähnen, dass das distale Ende der Radiusanlage sich ebenfalls in einer strahlförmigen, aber sehr kurzen Spitze weiterentwickelt hat.

Dieses soeben geschilderte und in Fig. 3 abgebildete Entwicklungsstadium ist von allen ontogenetischen Stufen des Vogelflügels eines der bedeutsamsten, soweit ein Vergleich mit der embryonalen Anlage der Extremitäten anderer Tetrapoden in Betracht fällt. Ich sehe mich deshalb genötigt, schon hier auf diesen Vergleich einzugehen, obwohl ich damit vorgreifend bereits zur Feststellung der Homologien der einzelnen Fingerstrahlen schreiten muss. Es zeigt nämlich dieses Stadium eine ganz überraschende Ähnlichkeit mit dem Aufbau der Extremität der niedersten Tetrapoden, speziell der Urodelen. Mit

dem Hinweis auf die von mir andernorts (1921) gegebene Begründung meiner Auffassung über die Zusammensetzung speziell des Autopodiums der Urodelen kann ich mich hier mit der Erwähnung der folgenden wichtigsten Verhältnisse begnügen: 1. Auch in der Extremität der niedersten Tetrapoden endigt der radiale Randstrahl stets nur in einer einzigen, kurzen Fingeranlage, welche den sogenannten Präpollex darstellt (EMERY, 1898). 2. Von der Anlage des eigentlichen I. Fingers ist der radiale Randstrahl stets deutlich getrennt. 3. Die Anlage des I. und II. Fingers konvergiert proximalwärts auf das sogenannte Intermedium zu, welches selbst wieder vom ulnaren Randstrahl nach vorn abzweigt. 4. Der ulnare Randstrahl scheint über das Ulnare sich direkt in den IV. Finger fortzusetzen. — Wenn wir mit diesen Zuständen den embryonalen Vogelflügel vergleichen, so sehen wir, dass die Verhältnisse bis in alle Einzelheiten in ihm die nämlichen geblieben sind. (Vergleiche insbesondere die von mir 1921 gegebene Abb. 14 des Fusses einer Larve von *Amblystoma tigrinum* mit der hier veröffentlichten Fig. 3.) Auch im Vogelflügel endigt die radiale Säule nur in einer einzigen kurzen Anlage, welche wir somit dem Präpollex (*Pp*) der Urodelenhand homolog zu setzen haben. Von der Ulna zweigen sich ebenfalls über eine intermediäre Säule (*i*) der I. und II. Finger ab. Es stellt also die Säule die Anlage des Intermediums selbst dar. Endlich haben wir gleichfalls gesehen, dass die Ulnanlage sich über das Ulnare hinweg in einen Fingerstrahl fortsetzt, welcher somit dem IV. Finger anderer Tetrapoden homolog sein muss. Es ist auch im Vogelflügel für ihn ganz charakteristisch, dass er in den frühesten Anlagen (Fig. 2) von allen Fingern der stärkste ist, denn damit ist speziell zur embryonalen Anlage der Reptilienextremität eine bemerkenswerte Gleichheit gegeben. Ganz typisch ist endlich auch, dass genau gleich wie bei den niedersten Tetrapoden zwischen dem Intermedium und dem Ulnare die Arteria perforans carpi auftritt und es zur Bildung eines Foramens intercarpale kommt. Der wesentliche Unterschied der hier gefundenen Deutung gegenüber der Erklärung, welche die bisherigen Untersucher der embryonalen Flügelanlage gegeben haben, ist somit der, dass die als I. Finger angesehene Anlage tatsächlich das Rudiment des Präpollex darstellt. Es sind deshalb auch die nachfolgenden Strahlen als I. bis IV. und nicht als II. bis V. Finger anzusehen.

Noch mehr Tatsachen für die Richtigkeit dieser Deutungsweise werden durch die weitere Entwicklung des Flügelskelettes erbracht. Ich wende mich hierbei hauptsächlich der Schilderung der Verhältnisse zu, wie sie während der Ontogenese des Flügels von *Anser anser* sichtbar werden. In dem in Fig. 4 zur Darstellung gebrachten Stadium hat die Differenzierung sowohl des Styloals auch des Autopodiums starke Fortschritte gemacht, ohne dass jedoch der Anschluss an Fig. 3 verloren gegangen wäre. Im Stylopodium ist nun auch die Radiananlage in das vorknorpelige Stadium eingetreten, die mächtigere Ent-

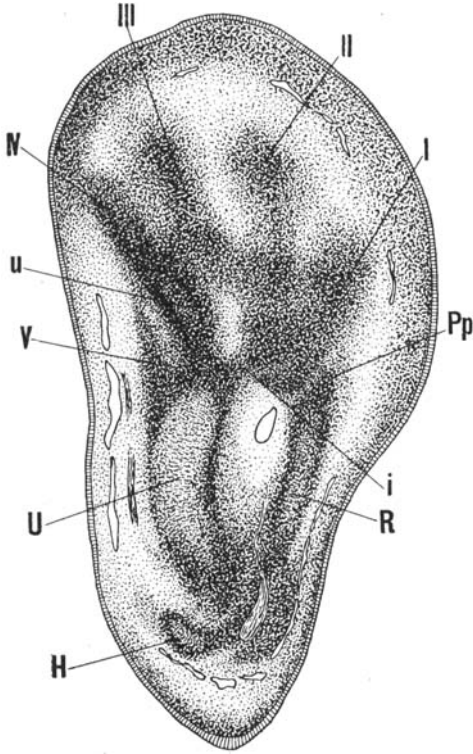


Fig. 4. Flügelanlage eines 6 $\frac{1}{2}$ -tägigen Embryos von *Anser anser*. (Kombinationsbild aus mehreren Schnitten.)

faltung der Ulna ist aber recht augenfällig. Die ganze Handanlage hat sich sehr stark verlängert, wobei allerdings nicht zu vergessen ist, dass sie bei Enten- und Gänsevögeln (auch bei Regenpfeifer und Möven) von Anfang an viel gestreckter angelegt wird als bei Hühner-, Tauben- und Singvögeln. Betrachten wir zunächst die von der ulnaren Hauptsäule sich abzweigenden Gewebsstränge, so ist ersichtlich, dass der Zug des Intermediums unmittelbar dort, wo er sich von der Ulna abgabelt, viel schwächer geworden ist. Distalwärts dagegen hat er sich stark verbreitert, und es erscheinen dort in ihm zwei nebeneinander liegende dunklere Kerne, von welchen der eine sich dicht an das distale Ende der radialen Säule anlehnt. Er bleibt aber immer noch durch einen helleren, lockeren Gewebstreifen von dieser getrennt. Auf der anderen Seite hat sich im abgeknickten Seitenast die Anlage des Ulnare (*u*) als länglich ovaler, prochondraler Kern stärker ausgebildet. Es ist aber auch hier auffällig, dass unmittelbar im Anschluss an die Ulnaanlage eine Verengung des Gewebebalkens zu erkennen ist. Eine Arteria perforans carpi ist nicht mehr nachweisbar, und an Stelle des Foramens intercarpale liegt zwischen der ulnaren und intermedialen Säule eine grössere Insel ganz hellen, also wenig differenzierten Bindegewebes. Übergehend zum radialen Randstrahl ist zu sagen, dass er immer noch deutlich in der Präpollexanlage (*Pp*) endet, welche sogar stärker geworden ist. Von den vier eigentlichen Fingeranlagen ist die vierte auch auf diesem Stadium noch die histologisch fortschrittlichste, doch beginnt sie bereits in ihrer Längenentwicklung hinter der dritten zurückzustehen. Charakteristisch ist, dass je an der Basis jeden Fingerstrahles ein dichter Kern sich zu bilden beginnt, wahrscheinlich die früheste Anlage der *Carpalia distalia*. Endlich ist einer Bildung Erwähnung zu tun, deren Bedeutung zwar erst im folgenden Stadium, in welchem sie die grösste Entfaltung erlangt, zu erkennen sein wird, die aber auf dieser Stufe auch schon gut ausgebildet ist. Vom distalen Ulnaende zweigt nämlich nach hinten noch eine letzte, strahlförmig endigende Zone verdichteten Bindegewebes ab, deren Anlage ganz typisch ist. Sie liegt gegenüber den übrigen Strahlenanlagen

stark proximalwärts längs des hinteren Ulnarandes verschoben und, wie auf Querschnitten durch die Flügelanlage festgestellt werden kann, in einer tieferen, palmar genäherten Lage. Auf entsprechenden Entwicklungsstufen anderer Vogelarten lässt sich diese Bildung ebenfalls nachweisen, am deutlichsten noch bei *Anas*, doch ist schon bei dieser die für *Anser* so augenfällige, strahlförmige Anlage nicht annähernd so gut ausgeprägt. Selbstverständlich ist sie auch anderen Untersuchern nicht entgangen und hat, wie wir noch sehen werden, zu den verschiedenartigsten Deutungen Anlass gegeben. Hier sei vorerst neben der typischen strahlförmigen Entwicklung ihr so frühzeitiges Erscheinen festgehalten, indem wir zu ihrer Beurteilung selbst zuerst das folgende Stadium betrachten müssen.

In diesem um einen ganzen Tag älteren Stadium tritt das Autopodium allgemein in die prochondrale Differenzierungsstufe über (siehe Fig. 5). Die Radiusanlage hat nun gegenüber der Ulna eine beschleunigte Entwicklung erfahren, so dass sie diese beinahe in ihrer Entfaltung eingeholt hat. In beiden beginnt auch schon das prochondrale Gewebe in eigentlichen Knorpel sich umzuwandeln. Die Ulna hat hierbei eine ganz merkwürdige Form- und Lageveränderung erfahren. Sie zeigt eine ganz ausgeprägte, gegen den hinteren Flügelrand hin konvex gebogene, sichelförmige Gestalt. Ihr distales Ende scheint dadurch nach vorn und einwärts eingebogen zu sein, so dass nunmehr die Gewebssäule des Intermediums die direkte Fortsetzung der Ulnaanlage bildet. Die Anlage des Ulnare und mit ihr zusammen jene des IV. Fingers sind ganz auf die hintere Randseite der Ulna verschoben worden. Hätten wir nicht in den jüngsten Stufen gesehen, dass der IV. Strahl und das Ulnare die direkte Fortsetzung der Ulna bilden (Fig. 2), so könnten wir jetzt auf diesem Stadium von Fig. 5 recht sehr im Zweifel sein, wie wir die einzelnen Elemente zu deuten hätten. Es ist aber gerade dieses Stadium, welches, da in ihm der Präpollex seine stärkste Entfaltung erlangt, durchaus den Eindruck der Anlage eines pentadaktylen Autopodiums erweckt, wobei selbst-

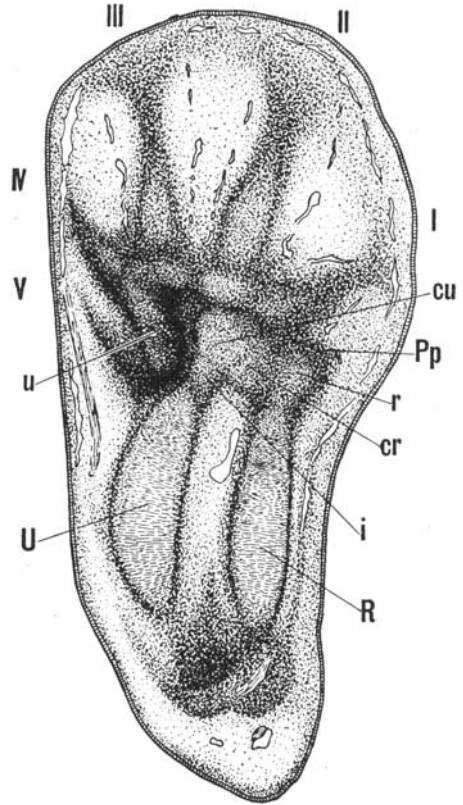


Fig. 5. Flügelanlage eines 7 $\frac{1}{2}$ -tägigen Embryos von *Anser anser*. (Kombinationsbild aus mehreren Schnitten.)

verständlich der hier als IV. nachgewiesene Strahl für das Rudiment des V. Fingers gehalten werden müsste (vgl. SIEGLBAUER, PREIN).

Diese tiefgreifenden Lageverschiebungen der einzelnen Elemente des Autopodiums gegenüber dem Zeugopodium sind die Folge der fortgesetzt wirksamen ulnaren Abduktion. Auf der allerfrühesten Entwicklungsstufe (Fig. 1) bildete die ulnare Säule einen nahezu gerade verlaufenden Strahl wie bei allen übrigen Tetrapoden. Schon im Stadium Fig. 2 wird aber die Wirkung der ulnaren Abduktion manifest, doch bildet der IV. Fingerstrahl noch deutlich die Fortsetzung der Ulna. Auf der Stufe von Figg. 3 und 4 geht aber diese Beziehung mehr und mehr verloren, die Längsachse der Ulna zieht in ihrer Verlängerung mehrweniger durch den III. Finger, um hier im Stadium Fig. 5 sogar im II. Finger ihre deutliche Fortsetzung zu finden. Auf noch späteren Stufen (Fig. 7) geht sogar die Achse der Ulna durch den I. Finger. Es bewirkt somit die ulnare Abduktion im Vogelflügel während der Ontogenese eine sukzessive Verschiebung der Fingeranlagen gegenüber der Ulna in der Richtung vom präaxialen gegen den postaxialen Autopodiumrand.

Was nun die Differenzierung des Autopodiums selbst auf dieser Stufe der Fig. 5 anbetrifft, so sehen wir zunächst im intermedialen Strang drei Stellen sich deutlicher hervorheben. Namentlich lassen sich jene zwei, schon im vorhergehenden Stadium erwähnten Kerne der distalen, verbreiterten Hälfte als deutliche, prochondrale Anlagen unterscheiden. Sie sind auch beide von den meisten bisherigen Untersuchern gesehen worden. Dabei ist die mehr proximalwärts gelegene und die Radiusanlage berührende fast ohne Ausnahme als das Intermedium selbst gedeutet worden (W. K. PARKER, MORSE, LEIGHTON, NASSONOW, GRAUL, SIEGLBAUER, PREIN). Die distalere ist viel weniger beachtet worden und wurde, soweit man sie überhaupt als gesonderte Anlage erkannte, meist als ein Centrale carpi angesehen (ZEHNTER, NORSÄ, SIEGLBAUER, PREIN). Ich finde nun aber, vor allem bei *Anser*, weniger deutlich bei *Anas*, in der schmalen Brücke, welche die eigentliche Abzweigungsstelle des intermedialen Stranges von der ulnaren Säule darstellt, noch einen ganz schwach hervortretenden Kern. Die Deutung aller dieser Bildungen ist, was schon SIEGLBAUER betonte, ausserordentlich schwierig. Sie findet aber eine ganz überraschend einfache Erklärung, wenn wir wiederum die Verhältnisse bei anderen primitiven Tetrapoden zum Vergleiche heranziehen. Ich werde später darauf zurückzukommen haben und will hier bloss feststellen, dass der kleine, die Verbindung mit der Ulna herstellende Kern allein nur dem Intermedium im Carpus anderer Tetrapoden entsprechen kann. Die zwei distaleren Kerne sind dagegen zwei Centralia carpi homolog zu setzen, von welchen ich vorläufig das eine seiner Lage wegen als Centrale radiale (*cr*), das andere als Centrale ulnare (*cu*) bezeichnen will.<sup>1</sup> Über der radialen Säule hat sich ferner ebenfalls eine prochondrale Masse herausdifferenziert,

<sup>1</sup> Der Kürze wegen benutze ich von nun an auch im Texte die in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen, für deren Erklärung ich speziell noch auf das am Schlusse beigefügte Verzeichnis dieser Benennungen verweise.

welche, wenn wir an die von GEGENBAUR gegebene Definition des Radiale als „ein proximales Carpale, das unmittelbar mit dem distalen Ende des Radius artikuliert und sozusagen seine Fortsetzung bildet“ uns halten wollen, nur als das Radiale (*r*) selbst gedeutet werden kann. Ihr sitzt denn auch als zugespitzter Kegel die auf diesem Stadium sehr deutlich entwickelte Anlage des Präpollex auf. Vom Ulnare (*u*) ist bereits angedeutet worden, dass es seine Verbindung mit der Ulna (*U*) gelöst hat. Es eilt den übrigen Carpal-elementen aber immer noch in seiner Differenzierung voraus, indem es bereits knorpelig zu werden beginnt. In den Fingeranlagen ist bemerkenswert, dass an ihrer Basis deutlich das entsprechende Carpale distale (*ca*) unterschieden werden kann. Ebenso sind, mit Ausnahme des ersten, die prochondralen Metacarpalia (*mc*) schon ausgebildet, wobei ersichtlich ist, dass die Grössenentwicklung sich nunmehr sogar zugunsten des II. Fingers verschoben hat, welcher von nun an bis zum definitiven Zustand die stärkste Entfaltung aufweist. Dagegen hat der IV. Finger deutlich den Höhepunkt seiner Entwicklung überschritten. Er ist kaum noch halb so gross wie die übrigen, wobei aber immer noch auffällig bleibt, dass in ihm die mesenchymatischen Zellen viel dichter gedrängt stehen als in den anderen Fingeranlagen. Unser Hauptinteresse muss sich nun aber jener im vorhergehenden Stadium erwähnten Bildung zuwenden, welche strahlförmig vom hinteren distalen Ulnarande abzweigte. Sie ähnelt auf diesem Stadium der Fig. 5, jedoch nur bei *Anser anser*, ausserordentlich der Anlage des IV. Fingers, wenn sie auch viel schwächer entwickelt ist. Beide hängen, wie deutlich zu erkennen ist, an ihrer Basis durch Vermittlung des *u* zusammen, so dass mit dem *u* zugleich auch für sie die Verbindung mit der Ulna verloren ging. Noch mehr als auf der vorhergehenden Stufe ist auf Querschnitten durch die Flügelanlage zu erkennen, dass diese letzte strahlförmige Anlage ganz auf die palmare Seite des Basipodiums gerückt ist. Wenn ich nun nochmals an die eben erst diskutierte Wirkung, welche die ulnare Abduktion sukzessive auf die einzelnen Fingerstrahlen des Vogelflügels ausgeübt hat, erinnern darf, so glaube ich, dass diese typische Bildung nicht anders als das letzte Rudiment des randständigen und jener Wirkung am meisten ausgesetzten Fingers gedeutet werden kann, somit als das Rudiment des V. Fingers selbst. Und damit kann auch gesagt werden, dass die schon auf dem Stadium der Fig. 3 gegebene Homologie der Fingerstrahlen durchaus richtig gewesen ist. Denn ausser der Anlage des Präpollex erscheinen auch heute noch im Vogelflügel tatsächlich die Anlagen sämtlicher übrigen fünf Finger der pentadaktylen Tetrapodenextremität.

Vom embryologischen Standpunkt aus hätte somit der Widerspruch, in welchem sich die bisherigen Angaben über die Homologie der Fingerstrahlen des Vogelflügels befanden, eine glatte und befriedigende Erklärung gefunden, und unsere Hauptaufgabe wäre damit auch schon gelöst. Bevor

ich aber auf die Nachprüfung der von vergleichend-anatomischen und paläontologischen Überlegungen ausgehenden Ergebnisse übergehe, möchte ich

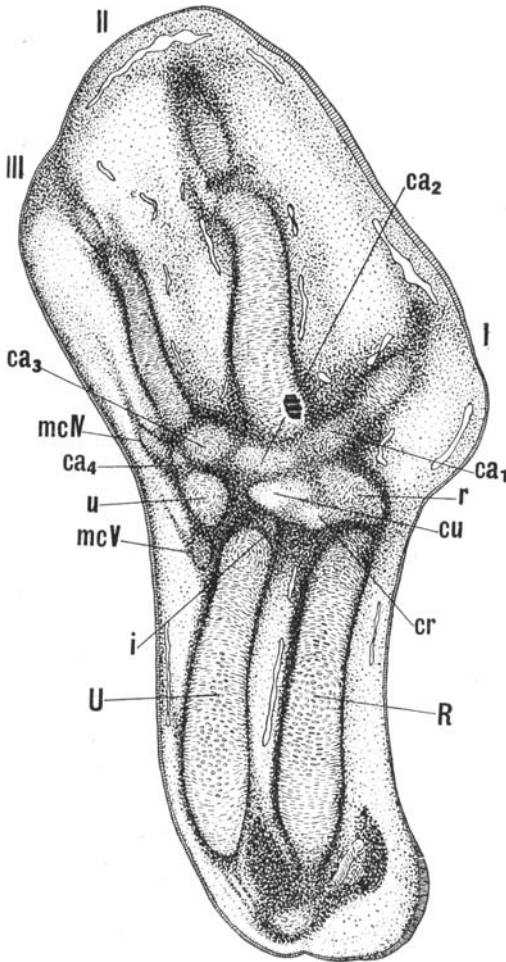


Fig. 6. Flügelanlage eines 8 $\frac{1}{2}$ -tägigen Embryos von *Anser anser*. (Kombinationsbild aus mehreren Schnitten.)

noch das fernere Schicksal des Flügelskelettes während seiner Ontogenese verfolgen. Ich kann mich hierbei kurz fassen, da die weitere Formgestaltung der einzelnen Elemente namentlich von den neueren Untersuchern (SIEGLBAUER und PREIN) bereits sorgfältig beobachtet und geschildert worden ist. Da ich aber in ihrer Deutung recht erheblich von ihnen abweiche, will ich an Hand der Figg. 6 und 7 speziell auf jene Punkte noch näher eintreten, welche die hier vertretene Auffassung stützen.

Zunächst einmal das fernere Schicksal des hier als Intermedium gedeuteten Elementes. Seine Weiterentwicklung ist seit dem in Fig. 3 dargestellten Stadium, wo es als mächtige Gewebssäule zu erkennen war, ständig eine regressive. Kaum dass es die prochondrale Differenzierungsstufe noch erreicht (Fig. 5), beginnt schon seine vollständige Reduktion. In dem in Fig. 6 dargestellten Flügel eines 8 $\frac{1}{2}$ -tägigen Embryos von *Anser* ist es kaum noch zu erkennen. Es scheint somit sicher gestellt zu sein, dass das *i* während der Ontogenese des Vogelflügels

vollständig reduziert wird. Recht eigenartig ist das Verhalten der beiden als Centralia gedeuteten Elemente. Während auf frühesten Entwicklungsstufen das *cr* deutlich von dem radialen Strange getrennt war (Figg. 2 bis 4), lehnt es sich später immer mehr und mehr an das distale Ende der Radiusanlage an (Fig. 5). In diesem hat sich inzwischen auch immer stärker das Radiale selbst entwickelt, und mit ihm tritt nun das *cr* in engeren Kontakt (Fig. 6), um endlich vollständig mit ihm zu verschmelzen (Fig. 7). Dieser Vorgang ist mehrmals eindeutig beschrieben worden, und auf ihn gehen, da hierbei das *cr* als das *i* angesehen wurde, die

zahlreichen Angaben zurück, welche das radiale Carpuselement der Vogelhand als ein verschmolzenes Intermedio-Radiale gedeutet haben (PARKER, MORSE, LEIGHTON, NASSONOW, SIEGLBAUER, PREIN). Das Schicksal des *cu* ist ein ganz anderes. Seine grösste Entfaltung besitzt dieses Element auf 7—8tägigen Stufen (Fig. 5). Von da an beginnt es in seiner Entwicklung stehen zu bleiben und wird hierauf vollständig reduziert. Da es, wie aus Fig. 5 ersichtlich ist, genau zwischen dem distalen Ende der Ulna und der Basis des stärksten, II. Fingers liegt, hat es ganz den Anschein, als ob es durch die Wirkung der fortgesetzten ulnaren Abduktion zwischen diesen beiden Elementen zunächst zusammengepresst (Fig. 6) und endlich ganz plattgedrückt wird (Fig. 7). Ob es sich endlich, wie SIEGLBAUER und PREIN angeben, in das Ligamentum carpi internum umwandelt, ist zweifelhaft, da es schon auf 8tägigen Stufen jene ganz charakteristische, histologische Beschaffenheit annimmt, welche durch die sich wieder zurückbildenden, embryonalen Prochondralzellen bedingt wird. Kerne sowohl als auch das Plasma lassen sich in diesen in Auflösung befindlichen Zellen gar nicht mehr färben, so dass solche Bildungen im Präparate als ganz helle Zonen erscheinen (vgl. Figg. 6 und 7). Dass von solchen Zellen aus erneut eine so derbe Bildung, wie es das Ligamentum carpi internum darstellt, ausgeht, ist kaum anzunehmen. Ich habe es auch an meinen Präparaten nicht nachweisen können. Tatsächlich lässt sich bloss erkennen, dass das Ligament im schmalen Gelenkspalraum an Stelle des verschwundenen *cu* auftritt. Ganz ähnliche Vorgänge spielen sich mit dem als Ulnare bezeichneten Element ab. Seine vollständige Reduktion während der Ontogenese ist vor allem von SIEGLBAUER und PREIN einwandfrei nachgewiesen worden. Von älteren Autoren lag dagegen meistens die Angabe vor, dass es mit dem grösseren, unter ihm gelegenen Elemente, dessen Natur wir gleich zu diskutieren haben werden, verschmelze. Dabei ist es auch sehr oft nicht als *u*, sondern als *c* aufgefasst worden (PARKER, MORSE, LEIGHTON), je nachdem das unter ihm gelegene Element als Pisiforme oder

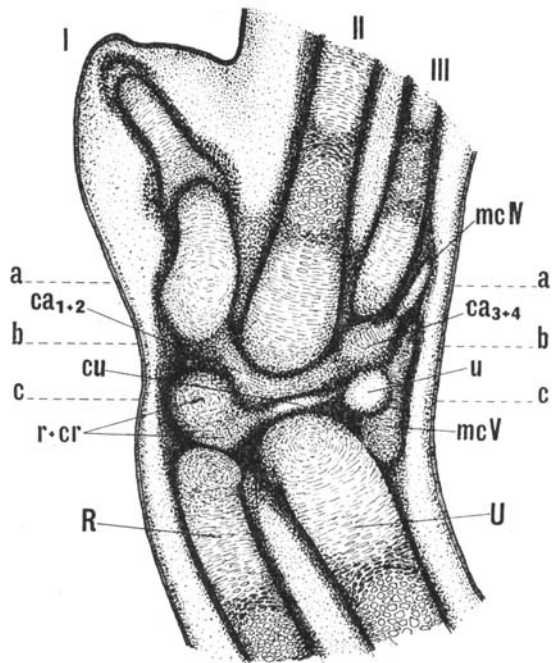


Fig. 7. Carpusanlage eines 10tägigen Embryos von *Anser anser*. (Kombinationsbild aus mehreren Schnitten.)

als eigentliches *u* gedeutet wurde. Ich glaube, dass seine Homologie als *u* nach allem bisher Gesagten feststeht, und ebenso sicher ist der Beweis zu erbringen, dass es vollständig reduziert wird. In den frühesten Entwicklungsstufen (Figg. 3 und 4) eilt es in seiner Differenzierung allen übrigen Carpal-elementen voraus und weist damit genau das gleiche Verhalten auf, wie es von SEWERTZOFF speziell in der Reptilienextremität nachgewiesen worden ist. (Progrediente Entwicklung der ulnaren Seite des Autopodiums gegenüber der radialen.) Auf 7 tägigen Stufen erreicht es seine maximale Grössenentfaltung, und von da an lassen sich genau die gleichen histologischen Veränderungen nachweisen, wie sie beim *cu* auftreten. Als immer kleiner werdender, heller Hof kann das *u* noch bis zu ca. 15 tägigen Stadien verfolgt werden, bis es spurlos verschwindet. Diese vollständige Reduktion des *u* ist für die Wirkungsweise der ulnaren Abduktion des Autopodiums gegenüber dem Zeugopodium ebenso bezeichnend, wie alle bisher beschriebenen Vorgänge. Da das *u* palmarwärts durch das dort gelegene grössere Element am Ausweichen gehindert wird und es dorsalwärts ebenfalls nicht gedrängt werden kann, wegen der hier immer mächtiger sich entwickelnden epidermalen Gebilde (Schwungfedern), bleibt nichts anderes übrig als seine vollständige Elimination. Was die distalen Carpalia (*ca*<sub>1</sub> bis <sub>4</sub>) anbetrifft, möchte ich gegenüber früheren Feststellungen hervorheben, dass für alle Finger, abgesehen vom rudimentären V., die Anlage zunächst getrennter Carpalia nachzuweisen ist. *Ca*<sub>1</sub> und *ca*<sub>2</sub> sind auch von PREIN bei Gallus gesehen worden, dagegen liegt für *ca*<sub>3</sub> und *ca*<sub>4</sub> meistens die Angabe vor, dass sie als einziger, miteinander verschmolzener Komplex sichtbar werden, welcher nach SIEGLBAUER sogar aus dem distalen Ende des *u* hervorgehen soll. Figg. 5 und 6 zeigen aber deutlich, dass *ca*<sub>3</sub> und *ca*<sub>4</sub> voneinander getrennt angelegt werden und nur *ca*<sub>4</sub> in näherer Beziehung zum *u* steht, was ja selbstverständlich ist, weil doch beide zur nämlichen ulnaren Randsäule gehören.

Das weitere Schicksal der Carpalia distalia ist dagegen durch die bisherigen Untersuchungen ziemlich einwandfrei festgestellt worden. Zunächst verbindet sich *ca*<sub>1</sub> mit *ca*<sub>2</sub> und *ca*<sub>3</sub> mit *ca*<sub>4</sub> zu je einem grösseren Elemente, von welchen zuerst *ca*<sub>1+2</sub> mit dem *mc* I und später erst *ca*<sub>3+4</sub> mit dem *mc* III ebenfalls zur Verschmelzung miteinander gelangen. Nicht viel später vereinigt sich auch *ca*<sub>1+2</sub> mit *ca*<sub>3+4</sub>, so dass an Stelle der Carpalia distalia ein einziges Element gebildet wird, das bogenförmig das *mc* II umfasst (vgl. Fig. 7). Zuletzt tritt endlich auch Verschmelzung mit dem *mc* II ein, womit die Bildung des für den Vogelflügel so charakteristischen Os metacarpi eingeleitet ist (vgl. K. LAMBRECHT, 1914).

Und nun die Verhältnisse des für uns besonders wichtigen Rudimentes eines V. Fingers! Seine stärkste Entfaltung kann bei *Anser anser* ebenfalls auf 7 tägigen Stadien beobachtet werden, nachdem es bei ca. 6 tägigen zum erstenmal sichtbar wurde. Seine gewebliche Differenzierung erreicht aber nicht einmal mehr die prochondrale Stufe. Seine Anlage stellt vielmehr ledig-

lich eine stärkere Anhäufung embryonaler Stützgewebezellen dar, welche sehr bald wieder sich aufzulösen beginnen. Auf  $8\frac{1}{2}$  tägigen Stadien ist gerade noch eine letzte Spur des eigentlichen V. Strahles zu sehen (Fig. 6). Eine ganz eigenartige und selbständige Entwicklung nimmt dagegen der basalste Teil der Anlage. Er wird nämlich im Gegenteil sehr rasch grösser, wodurch er scheinbar mit der Anlage des  $u$  in Verbindung tritt (Fig. 5). Tatsächlich schiebt er sich jedoch, wie auf Querschnitten einwandsfrei festgestellt werden kann, unabhängig vom  $u$  und auf dessen palmarer Seite distalwärts vor (vgl. Fig. 7). Dieser vergrösserte basale Teil des ursprünglichen V. Strahles tritt zu gleicher Zeit mit den übrigen Carpalelementen in das vorknorpelige Stadium ein ( $7\frac{1}{2}$ —8 tägige Periode), und von nun an vergrössert sich der in ihm erscheinende Knorpelkern immer mehr, bis er die in Fig. 7 dargestellte charakteristische, länglich-ovale Gestalt angenommen hat. Im postembryonalen Zustand verknöchert er endlich zum zweiten, ulnar gelegenen Handwurzelknochen der Vögel. Dieser nimmt somit seinen Ursprung von der rudimentären Anlage eines V. Fingerstrahles und stellt also weder das Ulnare (vgl. GEGENBAUR, STUDER, NASSONOW, GRAUL, W. MÜLLER) noch das Pisiforme dar (vgl. NORSÄ, SIEGLBAUER, PREIN). Ebensowenig kann er für ein verschmolzenes  $i + u$  (ROSENBERG, TSCHAN, ZEHNTNER) oder  $c + u$  (PARKER, LEIGHTON, MORSE, WIEDERSHEIM) oder endlich  $u + pi$  (HILLEL) angesehen werden. Offen bleibt dagegen die Frage, welche Teile des ursprünglichen V. Strahles in ihm noch enthalten sind. Aus seiner ontogenetischen Entwicklung ist ersichtlich, dass er einerseits eine Neubildung darstellt. Ich werde später, ganz am Schlusse, auf die Ursachen zu sprechen kommen, welche möglicherweise diese sekundär wieder einsetzende, stärkere Ausbildung bedingt haben könnten. Andererseits ist aber ebenso sicher zu erkennen, dass der ulnare Handwurzelknochen aus der basalsten Partie des ursprünglichen V. Strahles seinen Ursprung nimmt, so dass entweder an das  $ca_5$  oder an den proximalsten Teil des  $mc V$  gedacht werden könnte. Aus Gründen, die erst später erklärt werden können, nehme ich an, dass tatsächlich das  $mc V$  die Grundlage für das zweite ulnare Element des heutigen Vogelcarpus gebildet hat.

Bevor ich die Schilderung der Ontogenese des Vogelflügels beende, möchte ich noch auf die in Fig. 8 zur Anschauung gebrachten Verhältnisse eintreten. Sie stellen ein Querschnittsbild durch die Flügelanlage dar, das deshalb eine besondere Bedeutung besitzt, weil die gegenseitigen Lagebeziehungen aller eben besprochenen Elemente bloss auf solchen Querschnitten eindeutig festgestellt werden können, obwohl nur wenige Untersucher (ZEHNTNER, SIEGLBAUER, GRAUL) sich ihrer bedient haben. Von ihrer Darstellung habe ich aber bisher absehen müssen, da sie recht wenig übersichtlich sind und erst durch die Vergleichung aufeinanderfolgender Serienschritte verständlich werden. Ich habe deshalb auch in Fig. 8 versucht, drei Querschnitts-

bilder derselben Serie miteinander zu kombinieren. Zur Anschauung sollte vor allem die durch die ulnare Abduktion bewirkte palmare Verschiebung der hinteren, randständigen Elemente gebracht werden. Wegen der Schnittrichtung, in welcher die drei Querschnitte durch den Flügel geführt wurden, bitte ich die in Fig. 7 angegebenen Schnittlinien zu vergleichen. In einem distalsten Querschnitt  $a-a$ , welcher in Fig. 8 als unterste Projektionslage eingezeichnet wurde, sind die  $mc$  I bis IV getroffen worden. Während  $mc$  I bis III in einer horizontalen Ebene, der späteren Tragfläche des Flügels, angeordnet liegen, ist das rudimentäre  $mc$  IV ganz auf die palmare Seite verschoben. Durch den Querschnitt  $b-b$  wurde vor allem das unmittelbar unter  $mc$  III und  $mc$  IV gelegene  $ca_{3+4}$  getroffen, ferner noch die Spitze des  $mc$  V. Dessen Lage ist gegenüber  $mc$  IV wiederum eine noch weiter palmarwärts verscho-

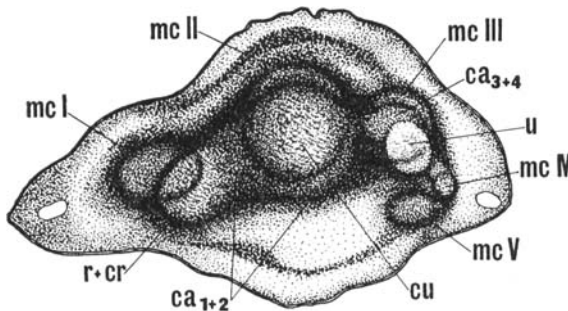


Fig. 8. Querschnittsbild durch die Carpusanlage eines 9tägigen Embryos von *Anser anser*. (Kombiniert aus drei Schnitten derselben Serie, deren Schnittlage in Fig. 7 durch die Linien  $a-a$ ,  $b-b$  und  $c-c$  angegeben worden ist.)

bene. Wenn die Anordnung der Querschnitte sämtlicher  $mc$  miteinander verglichen wird, ist ersichtlich, dass sie in einem am hinteren Flügelrande ausgesprochen palmarwärts abgebogenen Halbkreis liegen. Auch sind sie, namentlich die rudimentär gewordenen  $mc$  IV und V, ganz getrennt voneinander, ein Umstand, den ich hier speziell hervorhebe, da mehrmals das Verschmelzen des

$mc$  IV mit  $mc$  III beschrieben wurde (A. ROSENBERG, LEIGHTON). Tatsächlich liegen die Verhältnisse so, dass bei niedriger stehenden Vögeln (Gänse-, auch Hühnervögeln) das  $mc$  IV sich sehr lange erhält, ja unter Umständen selbst bis in die postembryonale Periode persistiert und dann vom Verknöcherungsprozess des  $mc$  III mit einbezogen wird. Bei höher spezialisierten Formen jedoch (*Cypselus*, *Passeres*), bei welchen es sehr oft nicht einmal mehr knorpelig wird, verschwindet es schon frühzeitig wieder spurlos, ohne je mit  $mc$  III näher in Verbindung getreten zu sein. Auch das  $mc$  V liegt von  $mc$  IV deutlich gesondert und kann also nicht etwa, wie es einmal geschehen ist (GÖTTE), für das  $ca$  des IV. Fingers gehalten werden. Der letzte Schnitt  $c-c$  endlich durchschneidet das unter  $mc$  I gelegene  $r+cr$ , das  $ca_2$  und  $cu$ , das  $u$  und das  $mc$  V. Charakteristisch ist die Lage des  $u$  zum  $mc$  V. Es liegt direkt über ihm, wird also wirklich von diesem am Ausweichen nach unten verhindert. Ganz ohne Zweifel ist endlich zu erkennen, dass das  $u$  mit dem  $mc$  V in keiner näheren Beziehung steht, eine Verschmelzung zwischen ihnen also nicht eintritt.

## DIE ENTWICKLUNG DES VOGELFLÜGELSKELETTES

Auf die weitere Differenzierung der übrigen Elemente des Vogelflügels bis zu ihrer definitiven Ausgestaltung will ich nicht mehr eintreten, da sie andernorts (vgl. SIEGLBAUER, PREIN) schon eine erschöpfende Darstellung gefunden hat. Erwähnenswert ist höchstens noch das Verhalten des IV. Fingers, welcher, wie wir gesehen haben, in frühesten Stufen als distale Endigung des ulnaren Strahles auch die stärkste und fortgeschrittenste Entwicklung aufwies (Figg. 2 und 3). Sukzessive wird er im Grössenwachstum vom III. (Fig. 4) und II. (Fig. 5) Finger überholt und stellt in späteren Stadien lediglich noch ein kleines Knorpelrudiment dar (Figg. 6 und 7). Als solches wurde er erstmals von A. ROSENBERG, 1873, entdeckt und seitdem bei allen untersuchten Vögeln gefunden, selbst bei so aberranten Formen wie *Struthio* (BROOM) und *Eudytes* (HILLEL). Endlich fällt auch das *mc* IV, wie eben erst erwähnt wurde, vollständiger Reduktion anheim. Doch auch der III. Finger erlangt im Vogelflügel nicht mehr seine vollständige Ausbildung. Schon von den Stadien an, welche Fig. 5 entsprechen, bleibt Digit. III beträchtlich hinter Digit. II an Mächtigkeit zurück und nur ausnahmsweise, bei sehr primitiven Formen (*Anseres*, *Laro-Limicolæ*), werden embryonal in ihm noch zwei Phalangen angelegt. Der stärkste Finger der Vogelhand ist der II.; er besitzt bezeichnenderweise auch noch sehr oft (*Anseres*, *Colymbidæ*, *Tubinares*, *Laro-Limicolæ*, einzelne *Alectorides*) die volle Zahl von drei Phalangen. Bei höher differenzierten Formen findet jedoch auch bei ihm eine Reduktion der Endphalange statt. Am wenigsten von allen Reduktionsvorgängen wird der am meisten radialwärts gelegene I. Finger berührt, der auch bei den meisten Vögeln seine zwei normalen Phalangen aufweist und bloss auf Grund spezieller Adaptionen (*Spheniscidæ*) ebenfalls modifiziert wird. In allen diesen Erscheinungen prägt sich wiederum die von der ulnaren Seite her eingetretene und immer stärker werdende Reduktion der Fingerstrahlen der Vogelhand aufs schönste aus. Sie findet endlich in einer letzten Bildung des Vogelflügels, die ich noch erwähnen möchte, einen ebenso schönen und deutlichen Ausdruck, nämlich in den Fingerkrallen. Auch für diese kann ganz allgemein festgestellt werden, dass die primitiveren Formen das ursprünglichere Verhalten beibehalten, indem bei ihnen nicht nur an dem stärkst entwickelten I. und II. Finger wohlausgebildete Krallen auftreten, welche sehr oft in den definitiven Zustand übergehen (Mehrzahl der *Pelargornithes*, *Charadriornithes* und *Alectorornithes*, *Ratiten*), sondern auch noch am III. Finger, trotz seiner rudimentären Phalangenzahl, die Anlage einer Kralle nachweisbar ist. Sie ist von PARKER für *Struthio* und von SIEGLBAUER für *Anas* erstmals beschrieben worden, kann aber, wie ich mich selbst überzeugt habe, auch bei *Gallus* und *Anser* gefunden werden. Diese rudimentäre Krallenanlage des III. Fingers beginnt zwischen dem 9. und 10. Tage sich zu bilden, um aber schon im 12–13 tägigen Stadium wieder abgeworfen zu werden in ganz derselben Art und Weise, wie sie von BARFURTH, 1912, für den sogenannten Flügelhöcker des Hühnchens beschrieben wurde. Von den noch zur Anlage gelangenden drei Krallen des Vogelflügels bleibt diejenige des I. Fingers noch am häufigsten bis ins adulte Stadium hinein erhalten und kann bei sehr vielen Arten nachgewiesen werden. Schon viel seltener gelangt die Kralle des II. Fingers zur definitiven Ausbildung, während die dritte Krallenanlage bloss eine ganz rudimentäre, embryonale Bildung darstellt, welche auch nur bei wenigen Formen noch sichtbar wird.

Die vorliegende Schilderung der embryonalen Entwicklung des Vogelflügels habe ich vornehmlich auf Grund der Befunde bei *Anser* und *Anas* gegeben. Es würde viel zu weit führen, möchte ich auch die Ergebnisse der Untersuchungen bei anderen Vogelarten bis in alle Einzelheiten wiedergeben, so dass ich mich zum Schlusse mit der Feststellung begnügen kann, dass auch

bei allen übrigen von mir untersuchten Arten die Vorgänge, in den Grundzügen wenigstens, sich in genau gleicher Weise abspielen.

Im einzelnen ist jedoch zu erkennen, dass, je höher die betreffenden Formen spezialisiert sind, desto mehr eine Beschleunigung der Differenzierung der einzelnen Flügелеlemente auftritt. Diese Beschleunigung findet einmal ihren Ausdruck darin, dass alle jene Elemente, welche sich regressiv verhalten, entweder gar nicht mehr angelegt werden (*i*, V. Fingerstrahl), oder nur noch eine niedrigere Ausbildungsstufe erreichen (*u*, *cu*, *mc IV*). Zum andern aber wird die Anlage aller jener Elemente, welche eine progressive Entwicklung aufweisen (speziell das *mc V*), in eine immer frühere embryonale Stufe verlegt und ihre definitive Ausgestaltung immer stärker beschleunigt. Beide Vorgänge führen aber zu einer solchen Vermengung von wirklich ursprünglichen mit erst sekundär modifizierten Zuständen, dass solche Formen sich immer weniger zu embryologischen Untersuchungen am Vogelflügel eignen. Dies gilt vor allem für die *Passeres* und ist auch in bezug auf solche Formen wie *Cypselus* (ZEHNTER), *Eudypetes* (HILLEL) und *Pygoscelys* (SIEGLBAUER) zu sagen. Auch *Gallus* (meiste Autoren) ist keine ganz ursprüngliche Form mehr, eher noch *Sterna* (LEIGHTON) und *Vanellus* (GRAUL). Ohne mich weiter auf Einzelheiten einzulassen, erwähne ich bloss, dass auch die *Columbae* und *Lari* noch zu den relativ primitiven Formen gehören, jedenfalls mehr als *Gallus*, und dass die *Psittaci* und *Striges* (W. MÜLLER) recht ursprünglich geblieben sind. Die von den verschiedenen Autoren so abweichend gedeutete Entwicklungsgeschichte des Vogelflügels ist wahrscheinlich auf die teilweise recht ungeeignete Auswahl des Untersuchungsobjektes zurückzuführen. Bei einem Vergleich der von ihnen gegebenen Abbildungen mit den hier veröffentlichten wird man jedoch ohne Schwierigkeit erkennen können, dass, unter Berücksichtigung der eben erwähnten Einschränkungen, tatsächlich bei allen Vögeln der Flügel die gleiche ontogenetische Entwicklung aufweist.

Die bemerkenswertesten Ergebnisse aus der Untersuchung der Entwicklungsgeschichte des Vogelflügelskelettes lassen sich demnach kurz folgendermassen zusammenfassen:

1. In den frühesten Entwicklungsstufen zeigt die Flügelskelettanlage eine den niedersten Tetrapoden (Urodelen) ganz homologe Anordnung. Der schwächere, radiale Randstrahl divergiert unter einem beträchtlichen Winkel vom stärkeren, ulnaren Strahle und endigt in der Präpollexanlage. Der ulnare Strahl setzt sich in den IV. Finger fort. Vom ulnaren Strahl divergiert ferner der intermediale Strahl, welcher unter Gabelung über das *cr* und das *cu* im I. und II. Finger endigt. Zwischen *u* und *i* erscheint ein typisches Foramen intercarpale.

2. Auf allen Entwicklungsstufen gleicht die Ontogenese des Vogelflügels ausserordentlich jener der Reptilienextremität (progrediente Entwicklung der ulnaren Seite, separate Anlage der *ca*, Anzahl der Phalangen der Finger und ihre Krallen). Sie ist aber beständig der Einwirkung der ulnaren Abduktion des Autopodiums ausgesetzt, welche schon in den frühesten Stadien beginnt (vgl. SIEGLBAUER). Neben dem Präpollex werden bei den primitivsten Formen (*Anser*) fünf deutlich erkennbare Fingerstrahlen angelegt. Die drei Fin-

ger der definitiven Vogelhand sind deshalb dem I., II. und III. Finger der Reptilienhand homolog zu setzen.

3. Die ulnare Abduktion des Autopodiums führt im Carpus der Vögel zur aufeinanderfolgenden und vollständigen Reduktion des *i*, des *cu* und des *u*. Das *cr* verschmilzt mit dem *r* zum radialen, bleibenden Handwurzelknochen der Vögel.

4. Die ulnare Abduktion bewirkt die sukzessive und von der ulnaren Seite her eintretende Reduktion der Fingerstrahlen, so dass zuerst der V., dann auch der IV. Finger vollständig unterdrückt werden. Heute ist auch der III. schwächer als der II. entwickelt, und die Reduktion der Phalangen setzt sich sogar bis auf die erste Phalange des II. Fingers fort. Der proximalste Teil des V. Fingerstrahles hat jedoch eine sekundär wieder einsetzende, stärkere Ausbildung erfahren. Er bildet heute den zweiten, bleibenden, ulnaren Handwurzelknochen der Vögel und stellt somit weder ein *u*, noch ein *pi* dar, noch ist er mit irgendeinem anderen Elemente des Carpus verschmolzen. Zum grössten Teil ist er eine Neubildung, doch hat das *mc V* als seine Grundlage gedient.

5. Die durch die ulnare Abduktion eingeengten und deshalb sich reduzierenden Elemente des Vogelflügels werden auf die palmare Seite verschoben, weil sie am Ausweichen auf die dorsale Seite durch die dort sich entwickelnden mächtigen epidermalen Gebilde (Schwungfedern) gehindert sind.

6. Bei höher stehenden Vogelarten erfolgt einerseits eine beschleunigte Reduktion der regressiven Elemente, derart, dass sie entweder gar nicht mehr angelegt werden oder die frühere Differenzierungshöhe nicht mehr erreichen. Andererseits erfahren die progressiv sich entwickelnden Elemente ebenfalls eine Beschleunigung, jedoch im umgekehrten Sinne, so dass ihre Anlage in immer frühere embryonale Stadien zurückverlegt und ihre definitive Ausbildung in immer kürzerer Zeit erreicht wird.

\*

Damit gehe ich zum Vergleich des Vogelflügels mit der Extremität anderer Tetrapoden über, als welche nur die Reptilien in Betracht fallen können. Die Untersuchung der embryologischen Entwicklung des Vogelflügels hat uns bereits eine grosse Anzahl von Übereinstimmungen mit der Reptilienhand nachgewiesen. Unser Hauptinteresse wird deshalb im folgenden hauptsächlich darauf gerichtet sein, ob diese Homologien nicht noch mehr ins einzelne hinein zu verfolgen sind, ganz abgesehen davon, ob sie sich überhaupt als richtig erweisen werden. In erster Linie werden wir hierbei ebenfalls die Ontogenese der Reptilienextremität zu berücksichtigen haben. Diesbezügliche Untersuchungen liegen schon von Vertretern sämtlicher Reptilienordnungen vor. Unsere nächste Aufgabe wird somit die sein, aus den Ergebnissen dieser

Untersuchungen das allen Gemeinschaftliche in der Entwicklung der Extremitäten hervorzuheben, denn nur solche gemeinsamen Merkmale können als wirklich primitiv angesehen werden und sind vielleicht schon von dem gemeinschaftlichen Vorfahren der Reptilien und der Vögel ausgebildet worden. Hierbei glaube ich mit Vorteil zuerst auf die Verhältnisse bei den *Diaptosauriern* eintreten zu können, da die Vögel zu ihnen engere Beziehungen als zu den synapsiden Reptilien aufweisen. Von den *Diaptosauriern* will ich zunächst die *Crocodylia* ganz ausscheiden, weil sie zum näheren Verwandtschaftskreise der Vögel gehören und deshalb besser bei der Besprechung der phylogenetischen Entwicklung des Vogelflügels ihre Berücksichtigung finden können. Von den übrigen *Diapsiden* sind über die Extremität der *Rhynchocephalen* (*Sphenodon*) zahlreiche Angaben gemacht worden, welche alle das Autopodium von *Sphenodon* als recht primitiv bezeichnet haben. Gerade deswegen möchte ich aber zuerst die Verhältnisse bei den eigentlichen *Sauriern* (speziell *Lacertilern*) besprechen, um festzustellen, welche Homologien ihre Vorderextremität zum Vogelflügel aufweist, da ja solche Merkmale, welche auch spezialisierten Formen gemeinsam sind, erst recht auf einen ursprünglichen Zusammenhang zwischen ihnen hinweisen können. Solche eventuellen Zusammenhänge sollen dann bei *Sphenodon* nachgeprüft werden und endlich auch bei den synapsiden *Cheloniern*, deren Gliedmassenbau nach dem Urteile ihrer Untersucher ebenfalls sehr primitiv entwickelt sein soll.

Über die Entwicklungsgeschichte der Extremität der *Lacertilier* sind wir, ausser ganz verstreuten Angaben bei BORN, BAUR, HOFFMANN, EMERY und RABL, bloss durch die schönen Untersuchungen MOLLIERS an *Lacerta*, 1895, und SEWERTZOFFS an *Ascalabotes fascicularis*, 1908, unterrichtet. MOLLIERS Angaben beziehen sich bloss auf die frühesten Differenzierungsvorgänge und berücksichtigen die eigentliche Skelettbildung der Gliedmassen nicht mehr. Sie fallen hier deshalb ausser Betracht. Zu SEWERTZOFFS Untersuchungen ist zu sagen, dass *Ascalabotes fascicularis*, trotz der im übrigen sehr primitiven Stellung der *Geckoniden*, gerade mit Bezug auf seinen Extremitätenbau leider eine sekundär stark abgeänderte Form darstellt, so dass die Untersuchungsergebnisse SEWERTZOFFS dem hier verfolgten Zweck nur teilweise genügen. So habe ich mich denn gezwungen gesehen, über die Ontogenese der Vorderextremität der *Lacertilier* eigene Untersuchungen anzustellen, wofür mir eine schöne Embryonenreihe von *Lacerta vivipara* Jacq. sowie eine Anzahl junger Individuen von *Lacerta muralis* Laur., *Lacerta agilis* Wolf und *Calotes ophiomachus* Herr. zur Verfügung standen. Ich will in nachfolgendem kurz auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen eingehen, indem ich hoffe, in einer späteren Publikation im Zusammenhange mit den bisher bekannt gewordenen Tatsachen eine allgemeine Darstellung der Ontogenese der Reptilienextremität geben zu können. In ihr werde ich auch für vieles, das ich jetzt kurzerhand als Tatsache hinstellen muss, die nähere Begründung geben können.

Während der ganzen embryonalen Entwicklung der *Lacertilierextremität* tritt die beschleunigte Differenzierung der ulnaren Seite gegenüber der radialen stark in Erscheinung, wie dies teilweise schon von RABL, vor allem aber von SEWERTZOFF festgestellt worden ist. Hierbei ist deutlich zu erkennen, dass

es der ulnare Randstrahl ist, welcher diese Akzeleration aufweist. Er zerfällt dabei in die aufeinanderfolgenden Abschnitte Humerus, Ulna,  $u$ ,  $ca_4$ ,  $mc$  IV und einzelne Phalangen des IV. Fingers, welche alle zusammen eine mehrweniger geradlinige Säule bilden. Aus den ähnlichen Verhältnissen während der Ontogenese des Vogelflügels kann also mit Bestimmtheit geschlossen werden, dass der aus der ulnaren Säule hervorgehende Fingerstrahl auch bei diesem nur der IV. sein kann. Von dieser Hauptachse nun divergiert an der Artikulationsstelle von Humerus und Ulna, bei den Reptilien in einem recht beträchtlicheren Winkel als bei den Vögeln, als erster Seitenast der radiale Strahl. In den frühesten Stadien beträgt dieser Winkel  $60-70^\circ$ . Der radiale Randstrahl endigt, genau wie dies auch für die Urodelen gilt, in der rudimentären Anlage des Präpollex und zerfällt ursprünglich in die Elemente  $R$ ,  $r$ , Carpale præpollicis ( $ca_0$ ) und Präpollex ( $Pp$ , vgl. Fig. 13). Von Wichtigkeit ist, wie ich 1921 schon ausgeführt habe, die Feststellung, dass er mit dem I. Fingerstrahl in keinerlei Verbindung steht, dieser also auch nicht seine Fortsetzung bilden kann. Dagegen gehört der I. Strahl zum Seitenzweige des Intermediums. Dieser divergiert von der Trennungsstelle des  $u$  von der  $U$  in einem  $80^\circ$  betragenden Winkel von der Hauptachse ab und zerfällt in die Elemente Intermedium ( $i$ ), Centrale radiale proximale ( $crp$ ), Centrale radiale distale ( $crd$ ),  $ca_1$  und I. Finger. Ihm folgt der Strahl des II. Fingers, welcher wiederum unter beinahe rechtem Winkel vom distalen Ende des  $u$  aus divergiert und die Elemente Centrale ulnare proximale ( $cup$ ), Centrale ulnare distale ( $cud$ ),  $ca_2$  und II. Finger enthält. Endlich biegt noch der Strahl des III. Fingers ab, ausgehend vom Element  $ca_4$  des ulnaren Hauptstrahles. Er zerfällt seinerseits in das  $ca_3$  und in den III. Finger. Was den V. Fingerstrahl und das Rudiment eines VI. anbetrifft, so scheinen sie vom  $u$  ausgehend auf die entgegengesetzte Seite abzuzweigen, wobei ich hier nicht näher auf die Frage eintreten kann, ob damit eine ursprünglich biseriale Anordnung der Strahlen bewiesen oder ob nicht trotzdem die Hauptachse ursprünglich durch den hintersten, randständigen Strahl gegangen ist. Damit habe ich kurz den Aufbau der Extremität der niedersten Tetrapoden skizziert, wie er durch die embryologischen Verhältnisse bei den Urodelen (*Salamandrella*, *Amblystoma*, *Cryptobranchus*, etc.) und die paläontologischen Befunde an Stegocephalen (*Trematops*, *Eryops*, *Archegosaurus*) nahegelegt wird (vgl. Fig. 13). Die frühesten embryologischen Stadien der Lacertiliere Extremität beweisen nun tatsächlich eine vom ulnaren Hauptstrahl ausgehende strahlförmige Anlage der einzelnen Finger in getrennten, beinahe rechtwinklig abstehenden Säulen mit Einschluss des radialen Astes. Sehr rasch erfolgen jedoch sekundäre Veränderungen, welche zu einer vollständigen Umgruppierung der eben erwähnten Elemente führen. Sie werden vor allem durch das zunehmende Bestreben des radialen Seitenstrahles bedingt, sich mehr und mehr parallel zur ulnaren Achse einzustellen, so dass alle übrigen Strahlen zwischen diesen beiden im

Bereiche des zukünftigen Carpus sehr stark zusammengedrängt werden. Damit ist aber der Anstoss zu vielfachen Verschmelzungen und Reduktionen

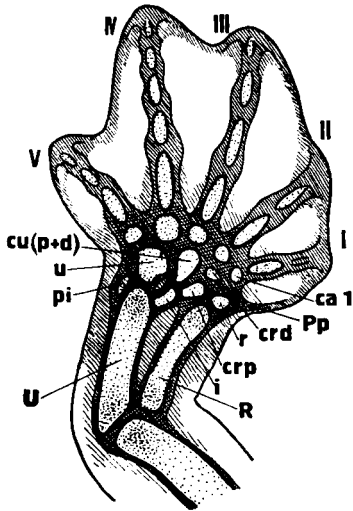


Fig. 9. Embryonale Anlage des Handskelettes von *Lacerta vivipara*. (Schematisch nach vielen Schnittpräparaten.)

der ursprünglich vorhandenen Elemente gegeben. Bei der schrittweisen Einwärtsdrehung kommt der radiale Strahl mit seinem distalen Ende neben die proximalen Elemente des intermedialen Strahles zu liegen, so dass speziell die Elemente *r* und *crp* einander genähert werden (vgl. Fig. 13). Schon bei den Urodelen artikuliert das *crp* sehr häufig mit dem distalen Radiusende. Der Präpollex wird durch den gleichen Vorgang mehr und mehr in seiner Entwicklung unterdrückt und sein Carpale distale, *ca*<sub>0</sub>, gegen das auf gleicher Höhe liegende *crd* des intermedialen Strahles gedrängt, mit welchem es wahrscheinlich verschmilzt (Anuren und Reptilien). Die zentral gelegenen Carpalelemente erleiden bei den verschiedenen Tetrapoden verschieden vor sich gehende Umwandlungen und Verschmelzungen, auf welche hier ebenfalls nicht näher eingetreten werden kann. Speziell für die Lacertilierextre-

mität scheinen sich die Vorgänge jedoch derart abzuspielen, dass das *i* einer mehr und mehr zunehmenden Reduktion unterworfen wird und das *cup* mit dem *cud* zu einem einzigen Komplex verschmilzt. Auf einem Stadium mittlerer Differenzierungshöhe, wie ich es für *Lacerta* in Fig. 9 schematisch dargestellt habe, lassen sich alle eben erwähnten Elemente nachweisen. Und nun bitte ich zwischen diesem Entwicklungsstadium der Lacertilier und dem in Fig. 5 zur Darstellung gebrachten des Vogelflügels einen Vergleich ziehen zu wollen. Das überraschende Resultat ist, dass beide fast bis in alle Einzelheiten genau die gleichen Verhältnisse aufweisen, sofern wir selbstverständlich von den durch die ulnare Abduktion bewirkten sekundären Veränderungen im Vogelflügel absehen. Speziell die Beziehungen, welche das distale Radiusende zu den nächstliegenden Carpalelementen aufweist, zeigen bei beiden die grösste Ähnlichkeit. Der Radius steht mit zwei Elementen in Verbindung, von welchen das eine, als seine direkte Fortsetzung, nur das *r* darstellen kann, das andere somit dem *crp* der primitiven Tetrapodenextremität homolog sein wird. Wir hatten es vorläufig im Vogelflügel als *cr* bezeichnet. Das neben ihm und bisher im Vogelflügel als *cu* benannte Element wird demnach dem in gleicher Lage befindlichen *cu(p + d)* der Lacertilierhand entsprechen. Bei beiden ist ferner die regressive Entwicklungstendenz des *i* identisch. Bloss die Anlage eines *crd*, welche aber auch schon bei *Lacerta* sehr reduziert ist, kann im Vogelflügel nicht mehr erkannt werden. Gleich ist bei beiden endlich die getrennte Anlage

der *Carpalia distalia*. Während der fernerer Entwicklung der Lacertilierextremität kann nun schrittweise ein Verschmelzungsprozess verfolgt werden, welcher für das Verständnis der homologen Vorgänge im Vogelflügel von der grössten Bedeutung ist. Sehr rasch verbindet sich nämlich das *crp* mit dem *r* zu einem einzigen Knorpelkern, in welchem jedoch auch nach der Verknöcherung noch lange Zeit zwei getrennte Knochenherde als letzter Beweis der zusammengesetzten Natur dieses Elementes bestehen bleiben (vgl. Fig. 10). Das mit dem Radius artikulierende Carpalelement der Lacertilier stellt somit ganz gleich wie bei den Vögeln ein verschmolzenes  $r + crp$  dar.

Meines Wissens haben bis heute bloss zwei Untersucher der Reptilienextremität (BAUR und EMERY) eine ähnliche Deutung dieses Elementes gegeben, welche jedoch gegenüber den durch GEGENBAUR festgelegten Ansichten über den Aufbau des Carpus der Tetrapoden nicht aufzukommen vermochte. Die doppelte Anlage ist zwar mehrfach gesehen worden, man hat sie aber derart erklärt, dass ausser dem Radiale gelegentlich noch ein sogenanntes Radiale externum oder radiales Sesambein zur Anlage gelangen könne. Noch 1908 hat SEWERTZOFF dieser Anschauung folgendermassen Ausdruck gegeben: „Bei den Reptilien artikulieren mit dem Radius zwei proximale Carpalia, das Radiale autorum und das Radiale externum.“ Beide Elemente stellen jedoch „wirkliche, kanonische Carpalia“ dar. Wenn wir uns jetzt noch einmal an die von GEGENBAUR selbst gegebene Definition des *r* erinnern wollen, wonach es „mit dem distalen Ende des Radius artikuliert und sozusagen seine Fortsetzung bildet“, und dieser Definition die embryonale Entstehungsweise dieser zwei fraglichen Elemente gegenüberstellen (vgl. Fig. 9), ist doch ganz ohne Zweifel ersichtlich, dass das Radiale externum autorum das wirkliche Radiale darstellt. BAUR hat 1889 und 1892 bei der Besprechung des Carpus der Schildkröten zuerst eine ähnliche Ansicht über die Bedeutung des *r* externum geäussert EMERY zog dann 1894 aus seinen Befunden an *Lacerta*-Embryonen den Schluss, dass das *r* externum seiner Lage nach dem radialen Sesambein der Chelonier entspreche und „dass man es mit dem Radiale autorum homologisieren und demnach das Radiale (aut.) von *Lacerta* als ein Centrale ansehen könne“ (siehe auch EMERY, 1898). Wie wir bereits gesehen haben, entspricht diese Definition vollkommen den tatsächlichen Verhältnissen.

Äusserst charakteristisch ist ferner, dass bei *Lacerta* schon frühzeitig das *ca*<sub>1</sub> mit dem *mc* I verschmilzt. Dieser Vorgang scheint für die Lacertilier ganz allgemein typisch zu sein, ist aber nicht weiter absonderlich, da er im Fusse der Lacertilier durch das Verschmelzen der Tarsalia der I. und II. Zehe mit ihren entsprechenden Metatarsalia ein Analogon findet. Für die Hand der Lacertilier scheint er aber bisher übersehen worden zu sein, so dass allgemein von allen Untersuchern das hier als *crd* erkannte Element für das sonst fehlende *ca*<sub>1</sub> gehalten worden ist (vgl. Fig. 10). Auch SEWERTZOFF ist trotz seiner sorgfältigen Beobachtungen an *Ascalabotes* dieser Vorgang entgangen. Er spielt sich aber auch bei den Geckoniden in genau gleicher Weise wie bei *Lacerta* ab, was aus der total verschiedenen Lagebeziehung des von SEWERTZOFF als *ca*<sub>1</sub> bezeichneten Elementes zu den umliegenden Carpalelementen in seiner Fig. 66 auf Pl. V verglichen zur Fig. 63 geschlossen werden kann (vgl. SEWERTZOFF, 1908). Auch ist aus seinen Darstellungen ersichtlich, dass das eigentliche *r* bei *Ascalabotes* fehlt, eine Erscheinung, welche im Zusammenhang mit der rudimentären Natur der distalen Endigung des radialen Strahles (Präpollex!) nicht weiter verwunderlich ist. Es setzt damit *Ascalabotes* lediglich eine Entwicklungsrichtung fort, die ganz allgemein in der Extremität der Reptilien schon eingeschlagen worden ist und die bei ihrer Beurteilung nicht über-

sehen werden darf. SEWERTZOFF gelangte deshalb auch bei der Untersuchung der rudimentären Extremität von *Seps chalcides* zu einer total falschen Deutung der vorliegenden

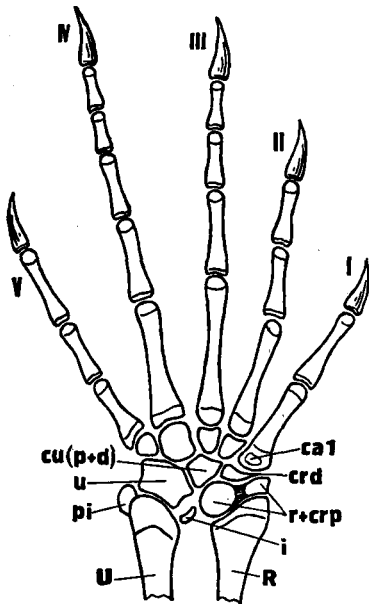


Fig. 10. Handskelett einer jungen *Lacerta muralis*. (Aufhellungs-Präparat.)

sei endlich noch das bei Lacertiliern stets vorhandene Pisiforme (*pi*), über dessen Natur als ein rudimentärer VII. Fingerstrahl ich mich andernorts (1921) bereits geäußert habe. Dass bei den Vögeln ein *pi* nicht mehr auftritt, ist nach allem, was über die Wirkungsweise der ulnaren Abduktion auf die randständigsten Elemente gesagt wurde, leicht verständlich. Seine typische Lage auf der palmar Seite des distalen Ulnaeendes hat jedoch viele Autoren verleitet, in ihm das homologe Element zum ähnlich gelagerten ulnaren Handwurzelknochen der Vögel zu sehen (NORSA, HILLEL, SIEGLBAUER, PREIN).

Übergehend zu den übrigen Reptilien sei zunächst die Vorderextremität von *Sphenodon* berücksichtigt. Leider lassen weder die Angaben von SCHAUINSLAND, 1903, noch jene von HOWES und SWINNERTON, 1901, mit Sicherheit die uns hier speziell interessierenden Fragen über die Ontogenese der Extremität der Rhynchocephalen entscheiden. Sie haben speziell ihr Augenmerk auf den Nachweis der zwei übrigens auch im adulten Zustande bekannten Centralia carpi gerichtet gehabt. Aus den von ihnen veröffentlichten Abbildungen glaube ich jedoch entnehmen zu können, dass diesen zwei Centralia eine andere Bedeutung zukommt als den zwei bei *Lacerta* zur Anlage gelangenden und von uns als Centralia erkannten Elementen.

Zunächst ist zu ersehen, dass bei *Sphenodon* ein sehr grosses *i* zur Anlage gelangt (vgl. Fig. 11 und Fig. 11 auf Pl. VI bei HOWES und SWINNERTON). Es umfasst zusammen

mit dem *u* das Foramen intercarpale, und dies gibt uns einen Fingerzeig für seine eventuell richtige Beurteilung. Das Foramen intercarpale entsteht nämlich bei den primitiven Tetrapoden dadurch, dass auf der einen Seite das *u*, auf der anderen aber proximal das *i*, distal das *cup* seine Umgrenzung bilden. Da nun bei *Sphenodon* auf dieser Seite bloss das grosse *i* das Foramen umgibt, ist es wahrscheinlich, dass in ihm auch das *cup* anderer Reptilien enthalten ist, wodurch auch seine Grösse verständlich wird. Das distal von ihm liegende Centrale würde somit allein dem *cud* entsprechen, was sehr gut mit seiner relativen Kleinheit und seinen Lagebeziehungen zu *ca*<sub>3</sub> und *ca*<sub>4</sub> übereinstimmt. Auf der gleichen Höhe mit ihm liegt radialwärts das zweite für *Sphenodon* namhaft gemachte Centrale, ein längliches Element, das sowohl in seiner Gestalt als auch in seiner Lage durchaus dem *crd* der Lacertilien ähnlich ist und ihm auch homolog sein dürfte. Es zeigt aber bei *Sphenodon* insofern noch ein primitiveres Verhalten, als es in vereinzelt Fällen unter dem *ca*<sub>1</sub> hindurch bis an den Rand des Carpus reicht, womit die Ansicht sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt, dass in ihm auch das *ca*<sub>0</sub> (carpale præpollicis) aufgegangen ist. Was endlich das *crp* anbetrifft, so dürfte es auch bei

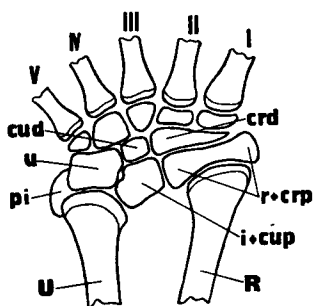


Fig. 11. Schema des Carpus von *Sphenodon*. (Nach Schauinsland, Howes & Swinnerton.)

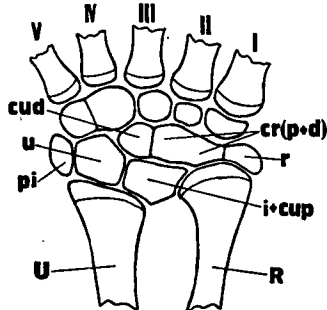


Fig. 12. Schema des Carpus von *Emys*. (Nach Baur, Rosenberg und Sewertzoff.)

*Sphenodon* an der Zusammensetzung des bis heute als reines *r* bezeichneten Elementes beteiligt sein. Wie bei den Lacertiliern stellt dieses ein längliches, in der Mitte etwas eingeschnürtes Element dar, in dessen beiden Hälften selbständige Knochenherde auftreten. Der radiale Fortsatz mit eigenem Verknöcherungszentrum (vgl. SCHAUINSLAND) ist allerdings wiederum für ein *r* externum ausgegeben worden, es ist aber klar, dass genau die gleichen Verhältnisse wie bei *Lacerta* vorliegen. Dagegen bleiben bei *Sphenodon* alle Carpalia distalia selbständig, d. h. das *ca*<sub>1</sub> verschmilzt nicht mit dem I. Finger. (Wohl aber verschmilzt im Fuss das Tarsale 1 mit der I. Zehe, nicht aber Tarsale 2 mit der 2. Zehe wie bei den Lacertiliern.)

Im Zusammenhange betrachtet weist somit das Autopodium der Rynchocephalen genau die gleichen Verhältnisse auf wie das der Lacertilien und, wenn wir weitergehen wollen, auch wie der Vogelflügel. Es steht auf einer etwas primitiveren Stufe und hat insofern eine eigene Entwicklungsrichtung eingeschlagen, als das *cup* sich nicht mit dem *cud* wie bei *Lacerta*, sondern mit dem *i* vereinigt, wodurch es sich allerdings auch vom Vogelflügel wieder weiter entfernt. Der embryologische Beweis für die doppelte Anlage dieser hier als *i* + *cup* und *r* + *crp* gedeuteten Elemente ist jedoch noch zu erbringen.

Etwas besser sind wir über die Ontogenie der Extremität der Chelonier

unterrichtet, allerdings auch nur bei einer einzigen Art, *Emys orbicularis* L., die leider ebenfalls nicht zu den primitivsten Schildkröten gehört (vgl. A. ROSENBERG 1892, MEHNERT 1897, RABL 1901, SEWERTZOFF 1908).

SEWERTZOFF hat bei ihr vor allem auch wieder das Vorseilen der ulnaren Seite auf frühesten embryonalen Stadien hervorgehoben. Ferner ist ebenfalls wieder das Erscheinen einer sehr grossen Anlage für das *i* auffällig (vgl. Fig. 12). Nach dem bei *Sphenodon* Gesagten ist aber auch für die Chelonier anzunehmen, dass diese Bildung aus dem mit dem eigentlichen *i* verschmolzenen *cup* besteht. Distal von ihr erscheint ganz analog wie bei *Sphenodon* ein kleineres Element, welches mit  $ca_3$  und  $ca_4$  artikuliert und somit das *cud* darstellen muss. Diese beiden Elemente sind auch im erwachsenen Zustande bei sehr vielen Schildkröten nachweisbar. Als radiale Handwurzelknochen sind ein radiales Sesambein und ein grosses, längliches Stück beschrieben worden, welches vom Radius quer durch den Carpus hindurch bis zum *cud* reicht, mit welchem Elemente es sich auch noch sehr oft, und zwar gerade bei *Emys* vereinigt. Es ist von der Mehrzahl der Autoren als ein Radiocentrale, das Sesambein aber als ein *r* externum bezeichnet worden. Wie wir jedoch bereits gesehen haben, ist von BAUR und EMERY die Meinung geltend gemacht worden, dass das *r* externum (autorum) der Chelonier dem eigentlichen *r* entspricht, eine Deutung, die, nach den Verhältnissen bei den übrigen Reptilien zu urteilen, unbedingt als richtig anzuerkennen ist. Auch ist schon in diesem Falle von BAUR das grosse querliegende Element als ein Centrale angesprochen worden. Von allen Untersuchern der Ontogenie des Carpus von *Emys* ist nachgewiesen worden, dass dieser Handwurzelknochen aus drei Einzelstücken sich zusammensetzt, so dass es zunächst noch fraglich ist, welche Elemente an seinem Aufbau beteiligt sind. Von den drei Elementen scheidet aber ohne weiteres das innerste aus, da es das oben bereits erwähnte *cud* darstellt, das ja bei sehr vielen Schildkröten auch zeitlebens selbständig bleiben kann. Von den anderen zwei Elementen kann das mit dem Radius artikulierende und neben dem *r* gelegene bloss dem *crp* anderer Reptilien homolog sein. Damit ergibt sich für das dritte, mittelständige Stück ohne weiters die Deutung als *crd*, womit seine Lage zwischen dem *cud*, *crp* und  $ca_2$  auch übereinstimmt. Die vier Centralia der ursprünglichen Tetrapodenextremität sind damit auch im Carpus der Chelonier wiedererkannt worden. Das *crd* ist allerdings sehr weit von seiner ursprünglichen Lage nach innen verdrängt worden und direkt mit dem *i* + *cup* in Berührung gelangt, ein Vorgang, der aber sicher sekundärer Natur ist, da er bei primitiven Schildkröten, wie *Eurysternum*, *Emydura* etc., noch nicht so weit gediehen ist. Endlich lässt sich auch bei den Schildkröten nachweisen, dass das *r* mit dem *crp* verschmilzt. ROSENBERG hat diesen Vorgang, welchen er natürlich auf das radiale Sesambein bezog, sehr genau beschrieben (vgl. 1892 seine Figg. 6 und 7), doch scheint der Knochenkern des *r* stets gesondert zu bleiben. Von den Carpalia distalia bleibt das  $ca_1$  stets frei, dagegen kommt es bei einzelnen Arten (auch wieder *Emys*) zu einer Vereinigung des  $ca_4$  mit dem  $ca_5$ . Recht primitiv ist das Verhalten des *pi*, das alle Übergangsstadien von seinem ursprünglichen Platze am distalen Ende des Ulnare (*Dermatemys*) bis zur typischen Lage am Ende der Ulna aufweisen kann.

Im Autopodium der Chelonier lässt sich somit im grossen und ganzen wiederum der genau gleiche Organisationsplan wie bei allen übrigen Reptilien nachweisen. Es hat in ihm eine Vermengung recht primitiv gebliebener Verhältnisse (*pi*, freie *ca*) mit stark differenzierten Vorgängen stattgefunden, wobei diese im einzelnen teilweise an die Rhynchocephalen erinnern (*i* + *cup*),

teilweise aber ganz eigene Entwicklungsbahnen eingeschlagen haben (Verschmelzung des *crd* mit dem *r + crp*, Reduktion der Phalangen). Damit entfernt sich aber die Extremität der Chelonier vom Vogelflügel recht beträchtlich, so dass von allen späteren Differenzierungen bloss die Verschmelzung des *r* mit dem *crp* als typisches Sauropsidenmerkmal bei beiden erhalten bleibt. Es ist deshalb auch die gerade bei den Schildkröten ebenfalls zu beobachtende Reduktion der ulnar gelegenen Fingerstrahlen auf andere Ursachen als bei den Vögeln zurückzuführen.

Zum Schlusse unserer vergleichend-morphologischen Untersuchungen über den Aufbau der Reptilien-Vorderextremität und der Homologien zwischen ihr und dem Vogelflügel möchte ich die wichtigsten Tatsachen kurz folgendermassen hervorheben:

1. Der Aufbau des Autopodiums sämtlicher Reptilien geht auf ein und dieselbe gemeinsame Grundlage zurück. Diese stimmt auch mit der Ausgangsform der Extremität der anderen Tetrapoden überein.

2. Während der Ontogenese lässt sich dieser Grundplan bei allen Reptilien und auch bei den Vögeln nachweisen. Im späteren Verlaufe der Entwicklung nimmt aber jede der grossen Gruppen der Sauropsiden, *Chelonia*, *Rhynchocephalia*, *Lacertilia* und *Aves* einen selbständigen Modus der Weiterdifferenzierung ihrer Vorderextremität an.

3. Im Urtypus der Tetrapodenextremität endigt der radiale Strahl mit dem Präpollex, der Strahl des Intermediums mit dem I. Finger, der ulnare mit dem IV. Finger. Nicht zwei, wie seit GEGENBAUR allgemein angenommen wurde, sondern vier Centralia sind das ursprüngliche gewesen.

4. Bei allen Reptilien tritt eine Verschmelzung des *r* mit dem *crp* ein und das gleiche ist auch bei den Vögeln nachweisbar, so dass dieser Vorgang wohl sicher zu den typischsten Merkmalen der Sauropsidenhand gehört.

Mit dem Nachweis aller dieser Homologien haben wir aber eine wesentliche Bestätigung der durch die embryologischen Ergebnisse nahegelegten Deutungsweise der Fingerstrahlen des Vogelflügels erhalten. Jenen zweiten Weg zur Entscheidung dieser Frage, welcher von vergleichend-morphologischen Gesichtspunkten aus noch verwandt werden könnte, nämlich der Vergleich der Vorderextremität mit der Hinterextremität, glaube ich deshalb nicht mehr betreten zu müssen. Er würde uns zu dem genau gleichen Resultate führen, da die Hinterextremität, mit Einschluss des Vogelfusses, auf den gleichen Grundplan des Autopodiums, welcher soeben für die Vorderextremität wahrscheinlich gemacht wurde, zurückgeht. Schon embryologisch müsste die Tatsache, dass auch im Fusse der IV. Strahl eine beschleunigte Entwicklung aufweist, die gleiche Zählweise der Fingerstrahlen des Vogelflügels ergeben.

\*

Es bleibt noch übrig auf die Argumente einzugehen, die von paläontologischer Seite aus zur Entscheidung dieser Frage vorgebracht worden sind. Die Paläontologen haben, wie eingangs schon erwähnt wurde, ausnahmslos den Standpunkt vertreten, dass die drei Finger des Vogelflügels dem I. bis III. entsprechen müssen, weil die drei Strahlen der *Archäopteryx*-Hand keine andere Auslegung zulassen. Auf die übrigen Elemente des Autopodiums ist hierbei nicht weiter eingetreten worden, und die beiden Handwurzelknochen der Vögel wurden nach GEGENBAUR einfach als *r* und *u* bezeichnet. Von den bei *Archäopteryx* nur undeutlich erhalten gebliebenen Carpalelementen ist ein grösseres, distal gelegenes als der Komplex der verschmolzenen Carpalia distalia, ein kleineres, unter ihm gelegenes als Rest des *r* gedeutet worden (vgl. Fig. 18). Betont wurde hierbei meistens, dass die Metacarpalia noch ganz frei waren, also noch keine Verschmelzungen zwischen den einzelnen Fingerstrahlen eingetreten sein konnten. Das Hauptargument, welches die Paläontologen aber zur Stütze ihrer Ansicht immer wieder angeführt haben, ist die Anzahl der Phalangen jedes einzelnen Fingers gewesen, die bei *Archäopteryx* und, wenigstens für die ersten zwei Finger, auch bei verschiedenen rezenten Vögeln genau die gleiche ist wie in der primitiven Diapsidenhand (vgl. BROOM). ABEL hat sodann 1912 speziell noch auf die ähnliche Ausbildung der Vorderextremität der *theropoden Dinosaurier* hingewiesen und aus den Längenverhältnissen der Finger den Schluss gezogen, dass bei beiden Formen, *Vögeln* und *Theropoden*, der II. der längste ist und der IV. und V. reduziert wurden. Endlich hat JAEKEL, 1915, als einziger versucht, auch von paläontologischen Gesichtspunkten aus die embryologischen Ergebnisse anderer Forscher zu verwerten und ist dabei zum gleichen Resultate gekommen, wie es hier gefunden wurde. Auch JAEKEL greift dabei auf den Vergleich mit der Dinosaurierextremität zurück, wobei er speziell mit den *Plateosauriden* argumentiert, welche in die wahrscheinliche Vorfahrengruppe der *Theropoden* gehören.

Aus dieser kurzen Übersicht ist bereits ersichtlich, dass die einseitige Entwicklungsrichtung, die der Vogelflügel mit der Reduktion der ulnar gelegenen Fingerstrahlen genommen hat, eine Eigentümlichkeit gewesen ist, welche nicht ihm allein zukommt. Ja, es hat sogar den Anschein, dass sie nicht etwa erst infolge des Flugerwerbs beim Vogelvorfahren entwickelt wurde. Es macht vielmehr den Eindruck, als ob sie eine Adaption darstellte, die bereits beim Vorfahren aller jener Gruppen auftrat, welche mit den Vögeln näher verwandt zu sein scheinen. Um diese Zusammenhänge aufzudecken und so möglicherweise einen Einblick in die phylogenetische Entwicklungsgeschichte des Vogelflügels zu erhalten, habe ich die mühselige Arbeit unternommen, die zahlreichen, aber ganz zerstreut liegenden Angaben über den Bau der Extremitäten aller hier in Betracht fallenden ausgestorbenen Reptilien zusammenzutragen. Eine vollständige Übersicht und Berücksichtigung sämtlicher Ver-

öffentlichungen habe ich hierbei mit bestem Willen nicht erreichen können. Meine nachfolgenden Angaben erheben deswegen auch absolut keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

Unsere Einsicht in die Stammesgeschichte der Vögel ist vor allem durch die vorzüglichen Untersuchungen F. v. HUENES gefördert worden, auf die ich mich im nachfolgenden der Hauptsache nach stützen werde (vgl. speziell HUENES Geschichte der Archosaurier, 1914). Mit grösster Wahrscheinlichkeit lassen sich die grossen Reptiliengruppen der *Ornithischia* und *Saurischia* (ehemalige Dinosaurier), der *Pterosaurier* und der *Crocodylia* auf den gleichen Formenkreis zurückverfolgen, aus welchem auch die Vögel hervorgegangen sind. Diese ganze Vereinigung diapsider Reptilien mit Einschluss der Vögel bezeichnet HUENE als *Archosauria*, deren zentrale und primitivste Formengruppe die *Pseudosuchia* zu sein scheinen. Als blind endigende Äste haben sich von den *Pseudosuchiern* noch die *Pelycosimia* und die *Parasuchia* abgezweigt, welche neuerdings zusammen mit den *Pseudosuchia* von HUENE, 1920, als die Ordnung der *Thecodontia* zusammengefasst werden. Diese *Thecodontia* lassen sich nun selbst wieder bis ins älteste Perm auf die *Protorosauria* zurückführen, und hier ist es, wo wir scheinbar den Anschluss an die übrigen Reptilien gewinnen. Denn in der Nähe der *Protorosaurier* haben sich als nahe Verwandte der *Thecodontia* auch die *Rhynchosauria* und die *Gnathodontia* entwickelt. Die *Gnathodontia* aber bilden den Anfang der *Rhynchocephalia*. Gehen wir noch weiter zurück, so erscheinen als die Ahnen des Verwandtschaftskreises der *Protorosaurier* die *Pelycosauria*, so dass sowohl die *Rhynchocephalen* als auch die *Thecodontier*, und mit ihnen die ganze Gruppe der *Archosaurier* mit Einschluss der Vögel, auf diese Ordnung zurückzuführen sind. Die *Pelycosaurier* selbst wurzeln endlich in den carbonischen *Cotylosauriern*, den ältesten bekannten Reptilien, von welchen wir auch die *Lacertilia* und die *Chelonina* abzuleiten haben. So scheint denn der Weg, den wir in den nachfolgenden Untersuchungen einzuschlagen haben, ziemlich klar vorgezeichnet zu sein. Ausgehend von den *Cotylosauriern* wird uns zunächst der Bau der Extremitäten der *Pelycosaurier* interessieren; eine grosse Bedeutung wird sodann dem näheren Kreise der *Protorosaurier* zukommen, von welchen aus die *Thecodontia* uns zu den *Archosauriern* und den Vögeln hinüberleiten werden. (In den vorliegenden Erörterungen bin ich, teilweise wörtlich, den Angaben HUENES, 1914 und 1920, gefolgt.)

Nach den vereinzelt Angaben, die bis heute über die Extremität der *Cotylosaurier* vorliegen (vgl. WILLISTON), ist es nicht möglich, den Aufbau ihres Autopodiums bis in alle Einzelheiten zu übersehen. Vor allem sind die Carpalelemente nur mangelhaft bekannt, weil sie teilweise noch knorpelig ausgebildet waren und nicht erhalten bleiben konnten. Soweit ich die Verhältnisse beurteilen kann, scheint jedoch der Aufbau des Autopodiums der *Cotylosaurier* dem Urtypus der Tetrapodenextremität noch sehr nahe ge-

standen zu haben (vgl. Fig. 13), wobei einzelne Merkmale sehr stark an die *Stegocephalen* und *Urodelen* erinnern.

Ursprünglich ist vor allem z. B. die Phalangenzahl 2 3 4 5 3 (*Limnoscelis*, *Diadectes*, *Propappus* etc.) und die Anlage von fünf freien *ca*. Ebenso scheint das *r* noch frei gewesen zu sein (*Limnoscelis*), wie es bei *Stegocephalen* und *Urodelen* die Regel ist, wobei zu berücksichtigen bleibt, dass gerade bei allen diesen Formen das *r* von allen Carpalelementen am längsten knorpelig bleibt und keine Abdrücke hinterlassen konnte. In den Versteinerungen ist aber aus der Lücke, die an seiner Stelle ausgespart bleibt, mit Sicherheit auf seine ehemalige Anwesenheit zu schließen. Ziemlich sicher sind im Autopodium der *Cotylosaurier* zwei Reihen übereinanderliegender Centralia vorhanden gewesen, wobei meistens die Elemente der proximalen mit dem *i* verschmolzen sind (*Limnoscelis*, *Labidosaurus*, *Pariotichus*) und jene der distalen bis an den Carpalrand reichen (*Pariotichus*). Damit sind wirklich ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie auch bei den *Stegocephalen* (*Trematops*, *Eryops*, *Archegosaurus*) auftreten und embryonal bei den primitivsten *Urodelen* (*Salamandrella*, *Amblystoma*, *Cryptobranchus*) nachweisbar sind, wiederzuerkennen.

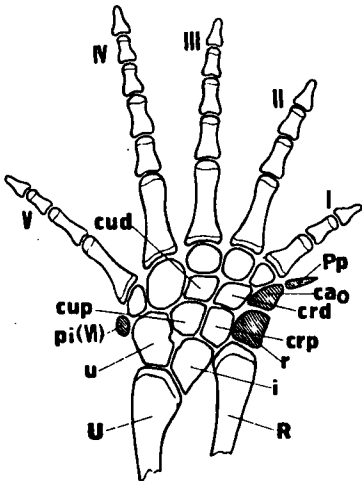


Fig. 13. Schema des Urtypus der Tetrapoden-Extremität. (Die knorpeligen Elemente sind schraffiert.)

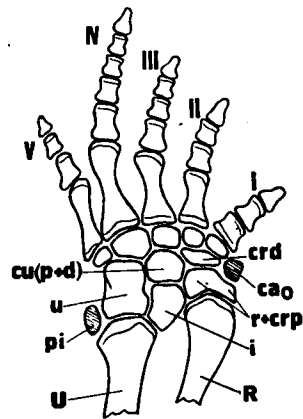


Fig. 14. Schema der Vorder-Extremität eines Pelycosauriers. (Kombiniert nach den Abbildungen von Williston und Gilmore.)

Ich habe hier in Fig. 13 diesen Urtypus der Tetrapodenextremität festzulegen versucht, welcher allen diesen primitivsten Vierfüßlern als Ausgangsform gedient hat. Bei der Besprechung der Extremitäten der *Lacertilier*, *Rhynchocephalen* und *Chelonier* ist bereits gezeigt worden, dass auch der Aufbau ihres Autopodiums auf dieses Schema zurückgeht, was uns jetzt um so verständlicher erscheint, als diese Reptilgruppen alle in ziemlich gerader Linie aus den *Cotylosauriern* sich entwickelt haben. Dabei bleibt es fraglich, ob jenes bezeichnendste Merkmal des Reptiliencarpus, die Verschmelzung des *r* mit dem *crp*, bereits schon bei den *Cotylosauriern* entwickelt wurde oder nicht. Es ist aber sehr wahrscheinlich, weil bei allen unabhängig voneinander

entstandenen Deszendenten der *Cotylosaurier* (*Chelonina*, *Lacertilia*, *Rhynchocephalia* und *Archosauria*) dieses Merkmal in gleicher Ausbildung auftritt und das *crp* schon innerhalb der *Stegocephalen* und der Mehrzahl der *Urodelen* mit dem Radiusende zur Artikulation gelangt und damit direkt neben das *r* zu liegen kommt.

Sicher nachweisbar ist das verschmolzene  $r + crp$  bei den *Pelycosauriern*. Ich habe in Fig. 14 durch eine Kombination vornehmlich der beiden vorzüglich erhaltenen Vorderextremitäten von *Ophiacodon mirus* (WILLISTON 1913) und *Dimetrodon gigas* (GILMORE 1920) das Schema des Autopodiums der *Pelycosaurier* zu veranschaulichen versucht. Ein Vergleich mit Fig. 13 zeigt, dass eine Anzahl ganz charakteristischer Umwandlungen erfolgt ist. Vor allem die schon erwähnte Verschmelzung des *r* mit dem *crp*. Das Foramen intercarpale wird ferner distal von dem *i* von einem sehr grossen Centrale begrenzt, welches ausserdem mit  $ca^3$  und  $ca^4$  artikuliert. Verglichen mit Fig. 13 zeigt sich ohne weiteres, dass hier eine Verschmelzung des *cup* mit dem *cud* eingetreten sein muss. Endlich ist das *crd* ein plattgedrücktes, längliches Element geworden; vom Präpollex hat sich noch sein Carpale  $ca^6$  erhalten; das *pi* ist längs des *u* proximalwärts bis zur Ulna hingewandert. Alle Merkmale des typischen Reptiliencarpus haben wir damit bereits erreicht, wie sie sowohl von den *Lacertiliern* als auch den *Rhynchocephalen* festgehalten werden und embryonal auch bei den Vögeln wieder auftreten.

Wodurch diese Veränderungen bedingt wurden, lässt sich heute natürlich nur vermutungsweise aussagen. Unverkennbar ist eine Verschmälerung des Carpus selbst eingetreten, und zwar vor allem auf seiner Radialseite. Vielleicht dass sie durch den Übergang von der amphibischen, halb aquatischen zur rein terrestrischen Lebensweise, d. h. von der Kriech- zur Schiebbewegung veranlasst wurde (vgl. ABEL, 1912). Die übrigen bekannt gewordenen *Pelycosaurier* (*Palæohatteria*, *Varanosaurus*, *Calibrachion*, *Casea*, *Trispondylus*, *Naosaurus* etc.) scheinen den gleichen Extremitätenbau wie *Ophiacodon* und *Dimetrodon* besessen zu haben, doch ist häufig das *r* noch knorpelig ausgebildet gewesen (*Palæohatteria*, *Casea*). Endlich möchte ich noch einige typische, schon den *Cotylosauriern* zukommende, bei den *Pelycosauriern* aber stark ausgeprägte allgemeine Eigenschaften der Reptilienhand erwähnen. Einmal die Phalangenformel 2 3 4 5 3, sodann die zunehmende Länge der Metacarpalia vom I. bis zum IV. Sämtliche Finger trugen starke, ziemlich gleich grosse Krallen. Einzig für *Palæohatteria* finde ich bei CREDNER, 1888, die Angabe, dass Andeutungen für stärkere Klauen der innersten Finger vorliegen. Auf die eventuelle Bedeutung dieser Erscheinung werde ich noch später einzugehen haben und möchte hier bloss noch erwähnen, dass sie bei einem anderen, von den *Cotylosauriern* ausgehenden sterilen Seitenzweige, den *Procolophonia*, viel stärker noch ausgebildet war. Sowohl bei *Telerpeton* (HUENE, 1907 und 1920) und *Koiloskiosaurus* (HUENE, 1907), als auch bei *Sclerosaurus* (SEELEY, 1900) sind der I. und II. Finger die stärksten und tragen die grössten Klauen.

Übergehend zu den *Protorosauria* treten wir in die ersten Anfänge jener Entwicklungsrichtung ein, die endschliesslich zum hochspezialisierten Vogelflügel geführt hat. Ich habe nach den prächtigen Abbildungen von H. v.

MEYER, 1856, in Fig. 15 das Schema der Vorderextremität von *Protorosaurus Speneri* zusammengestellt und hoffe damit, bei der grossen Bedeutung, die

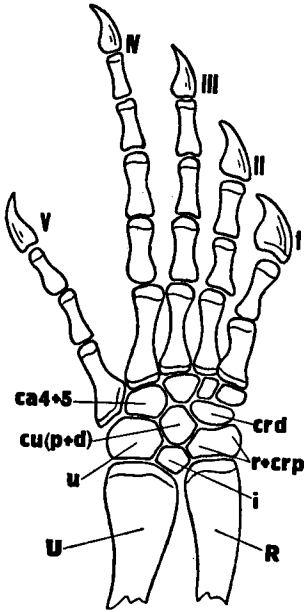


Fig. 15. Schema der Vorderextremität von *Protorosaurus*. (Zusammengestellt nach den Abbildungen von H. Meyer.)

gerade dieser Form für unsere Zwecke zukommt, die früheren Angaben und Rekonstruktionen von SEELEY, 1887, und CREDNER, 1888, recht wesentlich ergänzt zu haben. Alle Untersucher geben für den Carpus von *Protorosaurus* neun Elemente an, von welchen eins, das  $r$ , sehr häufig fehlt, dann nämlich, wenn es in den Abdrücken jüngerer Individuen erst knorpelig ausgebildet war. In solchen Fällen bleibt sein typischer Platz leer, und zwar ist dann der allergrösste Teil des Radiusendes frei, weswegen ich nach den entsprechenden Verhältnissen bei allen übrigen Reptilien annehmen muss, dass es sich bei diesem Elemente wiederum um das verschmolzene  $r + crp$  handelte. Auffällig ist das relativ sehr klein gewordene  $i$ . Distal von ihm liegt wieder als grösseres Element das vereinigte  $cu(p + d)$ , und schliesslich schiebt sich das längliche  $crd$  noch bis zum Carpusrande vor. Die Verhältnisse entsprechen also, abgesehen von der auffälligen Verkleinerung des  $i$ , ganz genau jenen bei den *Pelycosauriern* (vgl. Fig. 14). Dazu kommt allerdings noch, dass das Carpale  $præpollicis$  nicht mehr nachzuweisen ist, und ebenso scheint das  $ca_5$  zu fehlen.

Es haben zwar SEELEY und CREDNER für *Protorosaurus* fünf distinkte Carpalia distalia angegeben, doch hat SEELEY offenbar das  $u$  mit dem  $ca_5$  verwechselt, und CREDNER bildet in dem von ihm beschriebenen Waldenburger Exemplar an Stelle des  $u$  zwei Knochenstücke ab, die ich bloss für die beiden Hälften des zerbrochenen  $u$  halten kann. Aus MEYERS Abbildungen scheint ziemlich sicher hervorzugehen, dass ein  $ca_5$  bei *Protorosaurus* nicht vorhanden war, und es ist anzunehmen, dass es im  $ca_4$  aufgegangen ist.

Eine ganz typische Bildung ist aber sämtlichen Untersuchern entgangen, nämlich die Tatsache, dass bei *Protorosaurus* der innerste Finger der stärkste ist und die grösste Klaue trägt, trotzdem im übrigen die Längenverhältnisse der Fingerstrahlen sich nicht verändert haben. Bei den übrigen Fingern werden die Krallen allmählich nach aussen hin deutlich kleiner und schwächer. Damit ist von *Protorosaurus* bereits ganz markant eine Entwicklungsrichtung des Autopodiums eingeschlagen worden, die, wie wir gleich sehen werden, innerhalb der *Archosauria* immer stärker in Erscheinung tritt.

Viel primitiver als *Protorosaurus* ist nach HUENE *Aphelosaurus* geblieben, so dass diese Art noch eher allen Anforderungen entspricht, welche an den direkten Vorfahren der *Archosauria* zu stellen sind. Tatsächlich kann der von GERVAIS gegebenen Abbildung (vgl. HUENE 1907—08) entnommen werden, dass *Aphelosaurus* noch ein isoliertes  $ca_5$  zukam und die Fingerkrallen von viel gleichmässigerer Grösse waren. Immerhin scheint auch bei ihm schon die II. Kralle stärker als die äusseren entwickelt gewesen zu sein. Nachdem schon früher erwähnt wurde, dass die *Rhynchocephalia* wahrscheinlich ebenfalls in der Nähe des Formenkreises der *Protorosauria* ihren Ursprung nahmen, mag in diesem Zusammenhang von Interesse sein, darauf hinzuweisen, dass auch im Autopodium von *Sphenodon* die innersten Finger etwas stärker als die äusseren ausgebildet sind (vgl. die Metacarpalia in Fig. 11). Die *Rhynchocephalier* haben jedoch, wie wir ebenfalls schon gesehen haben, teilweise einen anderen Typus des Aufbaues des Carpus ausgebildet, wodurch sie sich wieder stärker von der hier verfolgten Differenzierungsrichtung entfernen. Es scheint somit von allen diesen Formen wirklich *Protorosaurus* am ehesten in die Entwicklungsreihe der späteren *Archosaurier* hineinzu passen, womit auch die allmähliche Verkürzung der gesamten Vorderextremität gegenüber der Hinterextremität gut übereinstimmt.

Als bedeutsamste Veränderungen, welche gegenüber den *Pelycosauriern* im Autopodium von *Protorosaurus* aufgetreten sind, wollen wir somit die zunehmende Verkleinerung des  $i$ , das Verschmelzen des  $ca_5$  mit dem  $ca_4$  und vor allem die stärkere Entwicklung der innersten Fingerstrahlen festhalten.

Tatsächlich lässt sich nun feststellen, dass diese Entwicklungstendenz schon bei den primitivsten *Archosauriern*, den *Thecodontia*, zu einem ganz spezifisch ausgestalteten Extremitätenbau geführt hat. Leider ist von keiner einzigen hierhergehörenden Form eine vollständig erhaltene Hand mit allen Carpalelementen bisher gefunden worden. Vielleicht können wir aber trotzdem durch einen Vergleich der verschiedenen Angaben über die erhalten gebliebenen Reste ihre Zusammensetzung noch ausfindig machen. Ich will zu diesem Zwecke zuerst die sog. *Pseudosuchia* ins Auge fassen, welche bei ihrer zentralen Stellung am ehesten noch in der geraden Entwicklungsrichtung zu liegen scheinen. Da ist zunächst hervorzuheben, dass bei allen *Pseudosuchiern* die Hand zwar noch fünf gut entwickelte Fingerstrahlen besitzt, ihre Längenverhältnisse sich jedoch gegenüber *Protorosaurus* total verschoben haben. Der III. Finger ist nunmehr der längste geworden (*Erpetosuchus*, *Ornithosuchus*, *Aëtosaurus*, vgl. NEWTON, 1894, und HUENE, 1914 und 1920), ja zuweilen (*Scleromochlus*) auch schon der II. Sehr deutlich hat sich bei allen *Pseudosuchiern* der I. Finger zum stärksten mit der grössten Kralle entwickelt.

Die Phalangenzahl ist mit Sicherheit nicht festzustellen, sie wies aber sehr wahrscheinlich noch die ursprüngliche Zahl 23453 auf. Die Verhältnisse im Carpus sind leider ganz unsicher festzustellen. Gegenüber *Protorosaurus* erscheint der ganze Carpus verengert worden zu sein, mehrmals ist das  $u$  und unter dem Radius ein grösseres Element, wohl das  $r + crp$ , nachzuweisen. Ein bei *Ornithosuchus* in seiner Nähe gelegenes Element zeigt die typische Lage und Form des  $cu(p + d)$  (vgl. Fig. 39 a bei HUENE, Geschichte der Archosaurier). Endlich wird bei *Scleromochlus* noch die Anwesenheit eines  $ca_1$  nahegelegt (vgl. Fig. 15, ibidem), so dass sehr wahrscheinlich auch  $ca_2$ ,  $ca_3$

und  $ca_4$  vorhanden waren. Ob auch das  $i$  und das  $crd$  noch vorhanden waren, vielleicht knorpelig, ist nicht zu entscheiden. Immerhin scheinen die Verhältnisse mehr oder weniger genau die gleichen wie bei *Protorosaurus* gewesen zu sein, abgesehen von der tiefgreifenden Umänderung, welche die Finger erfahren haben. Es mag hier darauf hingewiesen werden, dass bei den *Pseudosuchia* auch die Hinterextremität eine ganz analoge, stärkere Entwicklung der innersten Zehenstrahlen aufweist, zugleich mit einer stets zunehmenden Verlängerung der Metatarsalia und des ganzen Beines überhaupt, die zusammen mit dem wohlausgebildeten Sporn des Calcaneus ein stark entwickeltes Springvermögen nahelegen. Bezeichnenderweise weist auch die Hinterextremität von *Protorosaurus* ebenfalls die ersten Anfänge der gleichen Adaption auf.

Was die übrigen *Thecodontia* anbetrifft, so liegen meines Wissens über die Extremität der *Pelycosimia* noch keine Angaben vor und diejenige der *Parasuchier* ist unvollständig und bloss von *Mystriosuchus* bekannt. Es ist aber ganz typisch, dass wir bei *Mystriosuchus* wieder feststellen können, dass Metacarpale I am stärksten entwickelt ist. Dagegen ist Metacarpale IV noch am längsten, so dass die *Parasuchier* in diesem, wie übrigens auch in anderen Merkmalen, primitiver als die *Pseudosuchier* geblieben sind. In ihrer Gesamtheit betrachtet haben somit die *Thecodontia* die von den *Protorosauriern* vorbereiteten Verhältnisse bis zu einem Grade weitergefordert, welcher von nun an für die Ausgestaltung der Extremität sämtlicher *Archosaurier* bestimmend gewesen ist.

Als einer weiteren Gruppe von ihnen wollen wir uns endlich der Beschreibung des Autopodiums der *Crocodylia* zuwenden. Es ist sogar zu hoffen, dass die Vorderextremität der *Crocodylier* in die Zusammensetzung des Carpus der primitivsten *Archosaurier* einen wesentlichen Einblick gestatten wird, da jene sehr wahrscheinlich in direkter Linie von diesen abstammen und ihre sekundär amphibische Lebensweise zu keinen sehr grossen Veränderungen der übernommenen Extremitäten mehr Anlass geben konnte. Gleichwohl hat diese Lebensweise zu einem ganz eigentümlichen Handbau geführt, der vor allem durch die sehr starke Verlängerung der Handwurzelknochen charakterisiert ist und eine an die *Urodelen* erinnernde Streckung des eigentlichen Carpus bewirkte. Auf die möglichen Ursachen dieser auffälligen Umänderung, welche bereits von HUENE und ABEL diskutiert worden ist, gehe ich nicht näher ein, da uns hier bloss der ursprüngliche Aufbau des Autopodiums der *Archosaurier* interessiert.

Es würde uns aber sehr schwer fallen, diesen an Hand der *Crocodylier*-Extremität zu ermitteln, solange wir an der durch GEGENBAUR erstmals gegebenen und von späteren Forschern weiter ausgebauten Homologie ihrer einzelnen Carpalelemente festhalten wollten. Als proximale Handwurzelknochen sind nämlich stets das stark verlängerte  $r$  und  $u$  sowie ein  $pi$  angegeben worden. Gerade dieses letztere, wie auch die benachbarte Stellung von  $r$  und  $u$  könnten schwerlich mit den Verhältnissen bei *Protorosaurus* in Einklang gebracht werden. Tatsächlich ist aber meiner festen Überzeugung nach bei den *Crocodylia* die Deutung ihrer Carpalelemente eine ganz andere, als wie sie bisher allgemein gegeben wurde. Von ABEL ist 1919 in der Hand von *Caiman* das angebliche

*pi* als ein sehr grosses Element abgebildet worden, welches mit dem grössten Teil der Gelenkfläche der Ulna artikuliert, während das angebliche *u* etwas kleiner ist und die Ulna bloss zu einem geringen Teile berührt. Ebenso ist KÜCKENTHAL schon früher, 1893, die Grösse aufgefallen, in welcher das sogenannte *pi* sich embryonal anlegt. Eigene Untersuchungen an *Tomistoma*, *Crocodylus* und *Alligator* haben mich davon überzeugt, dass wirklich die Verhältnisse so liegen, wie ABEL sie abgebildet hat. Der als *pi* bezeichnete Handwurzelknochen ist z. B. bei *Tomistoma* beträchtlich grösser als das sogenannte *u* und artikuliert mit dem grössten Teil der Ulnagelenkfläche. Mit dieser steht auf der radialen Seite auch das sogenannte *r* durch einen gut ausgeprägten Fortsatz in Verbindung. Das angebliche *u* zwängt sich zwischen diese beiden Hauptelemente von der dorsalen Seite her bis zur Berührung mit der Ulna ein, ist aber gegenüber den anderen zwei Elementen bei *Tomistoma* ein ganz auffällig kleiner Knochen (vgl. Fig. 16). Es ist klar, dass wir im sogenannten *r* mit seinem ulnarwärts gerichteten Fortsatz ein ganz typisch entwickeltes *r + crp* vor uns haben; das angebliche *pi* stellt aber nichts anderes als das wirkliche *u* dar, über dessen wahre Natur man sich vor allem durch seine palmarwärts etwas verschobene Lage bisher hat täuschen lassen. Das bisher als *u* angesehene Element gibt sich endlich, wenn seine Beziehungen zum  $ca_3$  und  $_4$  berücksichtigt werden, als das  $cu(p+d)$  anderer Reptilien zu erkennen. Über dem *r + crp* erscheint ein sehr flaches Element, also ein wieder ganz typisch gelagertes und geformtes *crd*, und endlich sind noch zwei distale Carpalia vorhanden, von welchen das eine mit Sicherheit schon als das verschmolzene  $ca_{3+4+5}$  nachgewiesen ist, das andere aber als das  $ca_{1+2}$  gedeutet werden kann.

Wenn wir nunmehr Fig. 16 mit Fig. 15 vergleichen, so sehen wir, dass die ganze Umänderung, welche im Carpus der *Crocodylia* gegenüber jenem von *Protosaurus* erfolgt ist, darin besteht, dass das schon bei *Protosaurus* sehr kleine *i* vollständig verschwunden ist. Ausserdem haben sich bloss noch die distalen Carpalia zu zwei Komplexen vereinigt. Gegenüber den *Pseudosuchiern* hat die Umänderung des Autopodiums vielleicht lediglich in eben dieser Verschmelzung der distalen Carpalia und der sekundären Streckung der proximalen Handwurzelknochen bestanden, so dass im übrigen alle Merkmale der primitiven Archosaurierhand unverändert übernommen wurden. In der Tat kann uns somit die *Crocodylier*-Extremität den gewünschten Aufschluss über die ursprünglichen Zustände bei den *Archosauriern* geben. Speziell sei noch hervorgehoben, dass bei den *Crocodyliern* die stärkere Entwicklung der innersten Finger als uraltes *Archosaurier*-Erbmerkmal sehr schön zum Ausdruck gelangt, wobei, gleich wie bei der Mehrzahl der *Pseudosuchier*, der III. Finger der längste ist. Der IV. und V. besitzen keine Krallen mehr und weisen schon starke Anzeichen der Reduktion auf.

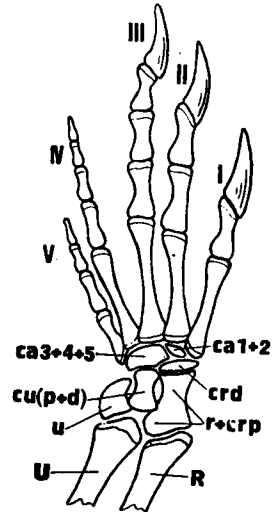


Fig. 16. Schema der Vorder-Extremität der *Crocodylia*. (Kombiniert nach Kückenthal, Abel und eigenen Untersuchungen.)

Die Ontogenese der *Crocodyl*-Extremität ist bis heute noch sehr wenig untersucht worden. Wir können ihr deswegen keine weiteren Tatsachen für die Beurteilung der *Archosaurier*-Hand entnehmen. Ausser den kurzen Angaben von BAUR, 1885, liegt bloss die Untersuchung KÜKENTHALS, 1893, vor, welche meiner Ansicht nach dringend einer neuerlichen Überprüfung bedarf, denn sie enthält z. B. mit Bezug auf die Anlage des hier als *crd* erkannten Elementes Angaben, welche mit den für sämtliche Reptilien geltenden Zuständen kaum in Einklang zu bringen sind, und ebenso bedürfen die Verhältnisse bei der angeblichen embryonalen Hyperphalangie des IV. und V. Fingers einer Aufklärung, weil sie ebensogut lediglich Reduktionserscheinungen der distalen Endphalangen der schwächer werdenden ulnaren Finger darstellen können.

Bevor wir auf die Besprechung der Verhältnisse bei den übrigen *Archosauriern* übergehen, muss es uns klar werden, dass wir mit dem hier für die *Thecodontia* skizzierten und durch die *Crocodylia* bestätigten Aufbau der Vorderextremität primitivster *Archosaurier* auch die erste Differenzierungsstufe des Vogelflügels selbst festgelegt haben. Von dieser Ausgangsform aus hat er im Anschluss an das sich entwickelnde Flugvermögen ganz sicher eine durchaus selbständige Entwicklung genommen. Wenn ich deshalb die Extremität der sogenannten *Dinosaurier* auch noch einer kurzen Besprechung unterziehe, so muss uns hierbei gegenwärtig bleiben, dass wir es bei ihnen bloss um parallele Entwicklungsreihen zu den Vögeln mit vielfach konvergenten Erscheinungen zu tun haben. Von den *Pterosauriern* endlich sehe ich ganz ab, da ihre Extremität eine ganz extreme Adaption an die Ausbildung eines Patagiumflügels aufweist und mit dem Vogelflügel auch nicht die geringste Ähnlichkeit mehr besitzt. Höchstens ist die Feststellung von Interesse, dass es auch bei den *Pterosauriern* als *Archosauriern* wenigstens noch zur vollständigen Reduktion des äussersten V. Fingers gekommen ist (vgl. JAEKEL, 1915).

Der Anschluss an die Zustände bei den *Thecodontia* ist sowohl bei der Extremität der *Saurischia* als auch bei jener der *Ornithischia* durch die jeweils ältesten und primitivsten Formen ohne weiteres gegeben. Bei diesen haben auch noch sicherlich jene Umprägungen stattgefunden, welche bei beiden Ordnungen, jedoch ganz unabhängig voneinander, zur Bipedie führten, denn die *Thecodontia* waren noch quadruped. Was zunächst die *Saurischia* anbetrifft, so sehen wir in ihren primitivsten Formen (*Thecodontosauridæ*) kleine *Dinosaurier* vor uns, deren Handbau noch ganz pseudosuchierhaft geblieben ist. In der enorm grossen Klaue des I. Fingers ist aber bereits die typische Greifhand der *Theropoden* (*Plateosaurus*, *Anchisaurus*, *Allosaurus*) vorgebildet. Von den Fingern ist vor allem der I., dann aber auch der II. sehr viel stärker ausgestaltet als die übrigen. Von diesen ist jedoch allem Anschein nach der III. immer noch der längste der Hand (*Thecodontosaurus antiquus*). Eine ganz eigentümliche Umänderung scheint mit den zwei ulnarsten Fingern vor sich zu gehen, auf welche ich ganz besonders aufmerksam machen möchte. Es nimmt nämlich schon bei *Thecodontosaurus* das Meta-

carpale V eine ganz charakteristische, nach aussen abgekehrte Stellung ein und beginnt, gegenüber den *Pseudosuchiern*, wieder eine etwas stärkere Ausbildung aufzuweisen. Dabei wird es zu einem kurzen, aber gedrungenen Knöchelchen, welches an Dicke das Metacarpale IV übertrifft (vgl. Fig. 46 bei HUENE, 1914). Das Extrem dieser Entwicklung erreicht das *mc V* bei den *Plateosauriden*, worauf speziell JAEKEL, 1915, schon aufmerksam gemacht hat. Die Phalangen des V. Fingers werden jedoch gleich wie der ganze IV. Finger schwächer, sie kommen aber auch bei den *Plateosauriden* noch in der ursprünglichen Anzahl vor. Die ulnare Reduktion greift fortschreitend vom V. auf den IV. Finger über, um später auch noch auf den III. überzugehen. In der Reihe *Thecodontosaurus*—*Plateosaurus* wird aber hierbei das *mc V* ausgenommen, welches im Gegenteil sogar wieder eine stärkere Ausbildung erfährt.

Über den Carpus selbst ist leider nicht viel zu sagen. Bei *Thecodontosaurus* scheinen aber ein typisches *r + crp* und getrennte *Carpalia distalia*, eventuell noch ein *cu(p + d)*, vorhanden gewesen zu sein. Da ja auch die Anwesenheit eines *u* angenommen werden muss, erhalten wir somit den gleichen Aufbau des Carpus wie bei den *Pseudosuchiern*. Ausgehend von diesen Verhältnissen, wie sie bei den ältesten Formen noch festgestellt werden können, haben die verschiedenen Familien der *Saurischia* eine im einzelnen etwas verschiedene Differenzierung genommen, von welcher ich nur ganz allgemein erwähnen möchte, dass sie stets, selbst bei den sekundär wieder quadruped gewordenen *Sauropoden*, an dem gegebenen Entwicklungsplan mit den zwei stärksten, innersten Fingern festhält. Hierbei kommt es sowohl in der Reihe der *Celurosauria* als auch in jener der *Pachypodosauria* (speziell *Theropoden*) zur vollständigen Reduktion des V. Fingers (*Compsognathidae*) und sogar auch des IV. Fingers (*Allosaurus fragilis*). Im Carpus lassen sich bei allen Formen noch einzelne getrennte, proximale und distale Elemente nachweisen, so dass es wahrscheinlich ist, dass in ihm, im Gegensatz zu dem, was wir bei den Vögeln gesehen haben, keine grossen Veränderungen mehr eintreten.

Die grosse Ähnlichkeit mit den Vögeln im Reduktionsvorgange der ulnaren Finger, welche, wie ABEL, 1919, speziell hervorgehoben hat, so auffällig ist, kann deshalb nur im Sinne einer parallelen Entwicklungsreihe, ausgehend von der gleichen Grundlage, gedeutet werden. Sie beweist jedoch ebenfalls ganz unzweideutig die Richtigkeit der Homologisierung der Finger des Vogelflügels mit dem I. bis III. der Reptilienextremität.

Das gleiche kann auch aus der Entwicklung der Extremität der *Ornithischia* abgeleitet werden. Auch bei diesen haben wir zunächst wieder die stärkere Entfaltung der innersten Finger, welche selbst bei sekundär quadruped gewordenen Formen (*Ceratopsia*) nicht ganz verwischt werden konnte. Zur gänzlichen Reduktion des V. Fingers scheint es bei keinem *Ornithischier* gekommen zu sein, obwohl die Phalangenreduktion im V. und auch im IV. Finger eine beträchtliche sein kann. Die Zusammensetzung des Carpus ist glücklicherweise aus einer ganzen Reihe schöner Versteinerungen mit grosser Sicherheit zu erkennen (*Camptosaurus*, *Thescelosaurus*, *Leptoceratops*,

*Hypsilophodon* etc.). Sie ist bei allen *Ornithischia* sehr gleichförmig ausgebildet und weist, wie wir gleich sehen werden, die allergrösste Ähnlichkeit mit dem von uns wahrscheinlich gemachten Aufbau der *Thecodontier*-Hand auf. Auch von den *Ornithischiern* scheint also der ursprüngliche Carpus der *Archosaurier*, ohne grosse Veränderungen mehr zu erleiden, übernommen worden zu sein.

In der proximalen Reihe sind meistens drei grosse, wohlausgebildete Elemente gelegen. (vgl. Fig. 17). Davon entspricht das unter dem Radius befindliche sicher dem  $r + crp$ , das unter der Ulna gelegene sicher dem  $u$ . Zwischen beide schiebt sich, wie speziell schön bei *Thescelosaurus* (GILMORE, 1916) zu erkennen ist, das dritte Element bis zur Artikulation mit der Ulna ein. Es ist viel zu gross, um mit dem kleinen  $i$  von *Protorosaurus* verglichen zu werden und kann somit, da ja das  $i$  den *Thecodontia* wahrscheinlich schon bereits fehlte, nichts anderes als das  $cu(p + d)$  sein. Damit sehen wir genau die gleichen Zustände auftreten, welche auch die *Crocodylier* aufweisen und die sich in der Ontogenese des Vogelflügels wiederholen. Dadurch ist wirklich mehr als wahrscheinlich gemacht, dass sie alle auf eine gemeinsame Ausgangsform (*Pseudosuchia*?) zurückgehen müssen. In der distalen Reihe des Carpus sind alle Carpalia noch als getrennte Elemente vorhanden, Zustände, wie sie auch für die *Saurischia* im Gegensatz zu den Vögeln Geltung hatten und offenbar auf die *Pseudosuchier* zurückgehen.

Von allen *Ornithischia* erregt *Hypsilophodon*, jene arborikole Form, noch unser besonderes Interesse (vgl. HULKE, 1882). Bei *Hypsilophodon* ist näm-

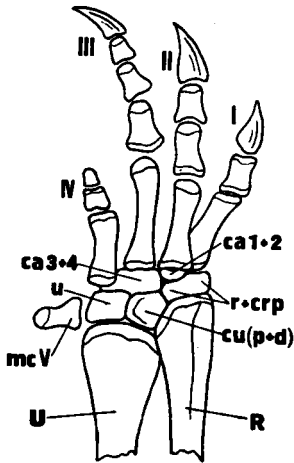


Fig. 17. Schema der Vorder-Extremität von *Hypsilophodon*. (Nach Hulke.)

lich die Reduktion der ulnaren Finger am weitesten gediehen, wobei eine merkwürdige Ähnlichkeit in der Formgestaltung und in der Stellung des  $mc V$  zu den bei *Thecodontosaurus* und *Plateosaurus* erwähnten Verhältnissen auftritt (vgl. Fig. 17). Ferner findet eine Verschmelzung der distalen Carpalia zu zwei Komplexen statt, die wahrscheinlich als  $ca_1 + 2$  und  $ca_3 + 4$  gedeutet werden können. Damit haben wir genau die gleichen Zustände wie bei den *Crocodyliern* und dem embryonalen Vogelflügel vor uns. Die Ähnlichkeit mit dem letzteren wird sogar noch erhöht durch das Fehlen des  $crd$ . Wie bei den *Pseudosuchia* und *Crocodylia* ist aber der III., obwohl schwächste Finger der längste der drei radialen Strahlen. Mit *Hypsilophodon*, dessen Vorderextremität bis in alle Einzelheiten hinein dem embryonalen Vogelflügel ähnlich geworden

ist, glaube ich die Übersicht über den Handbau der *Archosauria* abschliessen zu können.

Wenn wir zusammenfassend noch einmal einen Vergleich zwischen der Ontogenese des Vogelflügels und der phylogenetischen Entwicklung der

Vorderextremität jener Reptilienformen, welche wahrscheinlich in der Deszendenzlinie der Vögel liegen, durchführen, kann somit tatsächlich zwischen beiden die allergrösste Ähnlichkeit festgestellt werden. Ausgehend vom Urtypus der Tetrapoden-Extremität (Fig. 13) finden wir schon bei den ältesten Reptilien (Fig. 14) die charakteristische und auch im Vogelflügel nachweisbare Verschmelzung des *r* mit dem *crp*. Bei den *Pelycosauriern* tritt ferner, ähnlich wie bei den *Lacertiliern*, die Verschmelzung des *cup* mit dem *cud* ein, und diesem verschmolzenen Komplex entspricht auch das im embryonalen Vogelflügel nachweisbare, zunächst sehr grosse Centrale ulnare. Auf der Stufe der *Protorosaurier* (Fig. 15) tritt die stärkere Entwicklung der inneren Finger in Erscheinung, welche zu jener so charakteristischen Ausbildung des Autopodiums führte, die für alle *Archosaurier*, die Vögel mit-inbegriffen, von ausschlaggebender Bedeutung gewesen ist. Auch beginnt bereits das *i* kleiner zu werden, das später wahrscheinlich allen *Archosauriern* fehlte und während der Ontogenese des Vogelflügels ebenfalls schon sehr früh wieder verschwindet. Die Zustände, welche der Extremität der *Thecodontia* (spez. *Pseudosuchia*) zukamen, lassen sich aus dem Aufbau des Autopodiums der *Crocodylia* ableiten (Fig. 16). Es beginnt die ausgesprochene Reduktion des V. und auch des IV. Fingers, so dass der III. zum längsten wird. Das *i* ist ganz verschwunden, und die distalen Carpalia verschmelzen zu zwei Komplexen, alles Vorgänge, die in genau gleicher Ausbildung wiederum im embryonalen Vogelflügel verfolgt werden können. Während der weiteren phylogenetischen Entwicklung der *Archosaurier*-Hand ist anzunehmen, dass das *crd* ebenfalls gänzlich verschwindet und das *cu(p + d)* mit der Ulna zur direkten Artikulation gelangt (Fig. 17). Auch dieser Vorgang spiegelt sich in der Entwicklungsgeschichte des Vogelflügels wider. Von da an, wenn nicht schon früher, müssen sich aber die verschiedenen Gruppen der *Archosaurier* getrennt haben, um nunmehr eine selbständige Entwicklung zu nehmen. Als interessanter Konvergenzerscheinung zu den entsprechenden Zuständen im Vogelflügel müssen wir aber speziell noch der eigentümlichen Stellung gedenken, die das *mc V* bei einzelnen *Ornithischia* (*Hypsilophodon*) und *Saurischia* (*Thecodontosaurus*, *Plateosaurus*) eingenommen hat, indem es sich längs des ulnaren Carpalrandes proximalwärts verschob und sekundär sogar wieder eine stärkere Ausbildung aufweisen konnte.

Im Vergleich zu den eben angeführten Verhältnissen lässt sich der Aufbau des ältesten, wirklichen Vogelflügels, jenes von *Archäopteryx*, unschwer aus seiner weitgehenden Adaption an das Flugvermögen erklären. In Anlehnung an die embryonalen Zustände des Vogelflügels habe ich in Fig. 18 eine Rekonstruktion des Skelettes der *Archäopteryx*-Hand zu geben versucht, ähnlich wie dies JAEKEL auf Grund seiner zu ganz ähnlichen Schlussfolgerungen gelangenden Untersuchungen (1915) getan hat. Ich weiche aber in manchen Einzelheiten von der Rekonstruktion JAEKELS sehr wesentlich ab, die ich

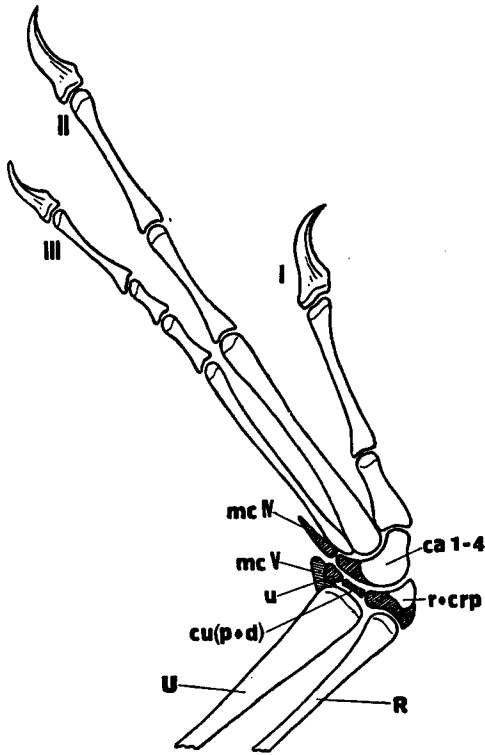


Fig. 18. Schema des Flügels von Archäopteryx. (Teilweise nach O. Jaekel.) Die erhaltenen Elemente sind weiss, die rekonstruierten schraffiert gezeichnet worden.

ment  $ca_{1-4}$  verschmilzt mit den  $mc$  I, II und III, womit die Bildung des charakteristischen Os metacarpi der Vögel eingeleitet ist. Das  $cu(p+d)$  und das  $u$  verschwinden gänzlich. Als einzige Handwurzelknochen bleiben im rezenten Vogelflügel nur noch das radiale  $r+crp$  und das ulnare  $mc$  V übrig. Die phylogenetische Entwicklungsgeschichte des Vogelflügelskelettes beweist somit ebenso deutlich wie die ontogenetische die Richtigkeit der Ansicht, welche die drei Finger der Vogelhand mit dem I. bis III. Strahl der Reptilienextremität homologisiert und zu welcher von jeher die Beantwortung der Streitfrage von paläontologischen Gesichtspunkten aus geführt hat.

\*

Zum Schlusse möchte ich nun noch von ethologischen Gesichtspunkten aus die Folgerungen erwähnen, welche aus der embryologischen und phylo-

genetischen Entwicklung des Vogelflügelskelettes gezogen werden können. Ich hoffe damit einen Beitrag zur heissumstrittenen Frage zu liefern, auf welche Art und Weise die Vorfahren der Vögel das Flugvermögen erworben haben. Da, wie wir gesehen haben, die stärkere Ausbildung der inneren Fingerstrahlen schon von den *Protorosauria* an ausschlaggebend gewesen ist für die Entwicklung der Hand sämtlicher *Archosaurier*, glaube ich, dass das Hauptgewicht der Frage auf die Erklärung dieser eigentümlichen Differenzierung zu verlegen ist. Da letztere, wie ebenfalls erwähnt wurde, gleicherweise in der hinteren Extremität auftritt, kann sie uns vielleicht auch die Frage entscheiden helfen, ob wir die Vögel wirklich von bipeden, terrestrischen (vgl. OSBORN, NÖPCE, BROOM, HUENE, HEILMANN) oder eher von kletternden, arboricolen Formen (vgl. ABEL, JAEKEL) abzuleiten haben. Zunächst wollen wir die einfache Folgerung feststellen, dass eine stärkere Ausbildung der inneren Fingerstrahlen selbstredend durch eine stärkere funktionelle Beanspruchung bedingt sein muss. Die Frage ist demnach die: welches sind die Bedingungen, die zu einer stärkeren Beanspruchung des Autopodium-Innenrandes führen?

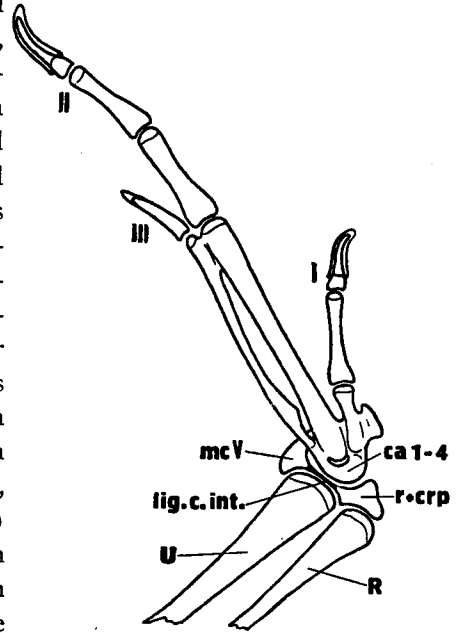


Fig. 19. Schema des rezenten Vogelflügels auf jugendlichen Stadien. (Anas.) lig.c.int. = Ligamentum carpi internum.

Soweit sich aus analogen Vorgängen bei heute lebenden Formen erschliessen lässt, trifft eine solche Beanspruchung hauptsächlich unter drei Bedingungen ein: einmal bei vorwiegend grabender, zum anderen bei amphibischer und endlich bei arboricoler Lebensweise (vgl. teilweise auch ABEL, 1912). Von der grabenden Lebensweise können wir von vornherein absehen, denn sie wird noch von vielen anderen Umänderungen des Körpers begleitet, welche für die primitivsten *Archosaurier* durchaus nicht nachgewiesen werden können. Viel eher könnte schon die amphibische Lebensweise in Betracht fallen, die auch tatsächlich schon für die *Pseudosuchia* vorausgesetzt wurde (vgl. HUENE, 1914). Es wird auch sehr schwer sein, diesbezüglich eine Entscheidung zu fällen, weil eine halb aquatische Lebensweise für einzelne *Pseudosuchier* (*Stegomus*) sehr wahrscheinlich und für ganze Gruppen anderer primitiver *Archosaurier* (*Parasuchia*, *Crocodylia*) typisch ist. Dabei ist aber stets der Vermutung Raum gegeben, dass alle diese Formen erst sekundär zur amphibischen Lebensweise übergingen. Meiner Meinung nach ist es aber auch nicht so wesentlich, hier eine Entscheidung zu fällen, weil die amphibische Lebensweise mit Bezug auf ihre funktionelle Beanspruchung der Extremitäten, abgesehen von ihrer Verwendung zur einfachen Lokomotion auf dem festen Lande, ähnliche Bedingungen schafft wie die arboricole und sehr häufig durch direkte Übergänge mit

dieser verbunden ist (vgl. *Periophthalmus, arboricole Amphibien* etc.). Wie noch heute z. B. an den Urodelen beobachtet werden kann, werden die Extremitäten zur eigentlichen Schwimmbewegung kaum benutzt, abgesehen von gelegentlichen Ruderstössen der Hinterbeine. Dagegen finden sie eine vielseitige Verwendung beim Hindurchklettern durch das Gewirr der Wasserpflanzen, vor allem aber beim Erklimmen oft auch der steilsten Uferböschungen beim Heraussteigen aus dem Wasser. Damit ist gerade durch die amphibische Lebensweise eine spezifische Verwendung der Extremitäten zum Klettern gegeben; und das Klettern ist es nun, welches zu einer stärkeren Beanspruchung der inneren Finger, unter gleichzeitiger Entlastung der äusseren, führt. Tatsächlich ist ja auch bei allen *Amphibien* die vollständige Reduktion des V. Fingers der Hand eingetreten. Wenn ferner an die typischen Vegetationsbilder der permo-carbonischen Sumpflandschaften erinnert wird, mit den dichten, direkt aus dem Wasser aufstrebenden Baumstämmen der Calamiten, Sigillarien, Baumfarne etc., ist die Folgerung wirklich naheliegend, dass für viele amphibisch lebende Tetrapoden jener Zeit der Übergang zu einer arboricolen Lebensweise ein sehr leichter gewesen sein muss. Dennoch glaube ich nicht, dass wir dem Vorfahren der *Archosaurier* eine amphibische Lebensweise zusprechen müssen, deswegen nicht, weil *Protorosaurus*, ausser jener auffallenden Differenzierung der inneren Finger von Hand und Fuss, im übrigen doch die charakteristische Schiebextremität der diapsiden Reptilien aufweist. Diese ist vor allem durch die Längenverhältnisse der einzelnen Strahlen gekennzeichnet, von welchen der IV. Finger stets der längste ist, und kommt nur den rein terrestrischen Reptilien in typischer Ausbildung zu. Wie bereits mehrmals erwähnt wurde, tritt dieses Längenverhältnis embryonal auch bei den Vögeln noch sehr deutlich zum Vorschein.

Die stärkere funktionelle Beanspruchung des Autopodium-Innenrandes muss demnach beim Vorfahren der *Archosaurier* auf eine Extremität eingewirkt haben, welche durchaus der terrestrischen und selbstverständlich quadrupeden Lokomotion angepasst war, und als unmittelbare Veranlassung zu dieser stärkeren Beanspruchung kann bloss noch eine arboricole Lebensweise dieses Vorfahren angenommen werden, welche zur intensivsten Verwendung der Extremitäten zum Klettern führen musste. Die Analogie zur amphibischen Lebensweise ist jedoch durch die bei beiden bedingte Verwendung der Extremitäten zum Klettern gegeben.

Beim Klettern in den Bäumen selbst haben wir scharf zwischen dem Krallen-, Zangen-, Haft- und Hängeklettern zu unterscheiden (vgl. ABEL, 1912). Für ein Tier vom Reptilientypus, welches von der terrestrischen zur arboricolen Lebensweise überging, kommt nur das Krallenklettern, wie wir es heute noch bei vielen *Lacertiliern* beobachten können, in Betracht. Wie ich andernorts, 1917, näher auszuführen versuchte, werden aber gerade durch das Krallenklettern in erhöhtem Masse jene Bedingungen geschaffen, welche zu einer stärkeren Entwicklung der innersten Fingerstrahlen und zur gleichzeitigen Reduktion der äusseren führen. Die gleichmässig gerundeten Äste und Zweige bilden für die kletternde Extremität eine von der Körpermediane nach aussen steil abfallende Unterlage, welche unbedingt zu jener typischen Ausbildung des Autopodiums führen muss, die uns erstmals bei den *Protorosauria* entgegentritt. Ob die ähnliche Entwicklung der Extremität bei den *Procolophonia* und den *Rhynchocephalen* auf ähnliche Weise zu erklären ist, oder aber viel eher vielleicht durch eine grabende Verwendung der Hände und Füsse (vgl. auch die *Chelonia*), ist eine Frage, welche uns hier nicht näher berührt. Dagegen soll hervorgehoben werden, dass beim Krallenklettern ein Um-

## DIE ENTWICKLUNG DES VOGELFLÜGELSKELLETTES

klammern der Zweige absolut nicht stattfindet, dass also die arboricole Lebensweise nicht unter allen Umständen zu einer Oppositionsstellung des I. Fingerstrahles führen muss. Tatsächlich spricht denn auch die embryonale Anlage des Hallux im heutigen typischen Zangenfusse der Vögel dafür, dass seine Rückwärtsdrehung nur ganz allmählich vor sich gegangen ist. Ich erwähne dies deshalb, weil häufig eine opponierbare I. Zehe als Charakteristikum der arboricolen Lebensweise der Vorfahren der Dinosaurier und der Vögel namhaft gemacht worden ist (vgl. ABEL), während von anderer Seite (HUENE) gerade die ursprüngliche Oppositionsstellung des Hallux und damit auch die arboricole Lebensweise jenes Vorfahren bestritten wird. Meiner Meinung nach ist auch tatsächlich bei den sogenannten Dinosauriern ein ausgesprochen opponierbarer Hallux nicht nachweisbar, welche Tatsache aber, wie eben erwähnt wurde, absolut kein Argument gegen die arboricole Lebensweise ihrer Vorfahren sein kann, da durch diese auf der Stufe des Krallenkletterns eine Rückwärtsdrehung der I. Zehe gar nicht veranlasst wurde. Ausschlaggebend für die arboricole Lebensweise ist dagegen die stärkere Entwicklung der inneren Hand- und Fufsstrahlen. Auch das Spring- und Laufbein der Dinosaurier und Vögel spricht nicht gegen die arboricole Vorstufe, sondern eher dafür. Denn von jedem arboricol werdenden Tiere vom Habitus der Reptilien musste neben der Vervollkommnung des Klettervermögens auch die Ausbildung eines hohen Springvermögens als unerlässliche parallele Adaption erstrebt worden sein. In der Tat sind bei *Protorosaurus* auch in dieser Hinsicht die ersten Anzeichen nachweisbar in der starken Längenzunahme der ganzen Hinterextremität, der grossen Verlängerung der Metatarsalia, im Sporn des Calcaneus etc. Bis zur Stufe der *Pseudosuchia* entwickeln sich diese Merkmale zu einem typischen, mächtig entwickelten Springbein weiter, und dieses Springbein nun mochte den Anlass zur Ausbildung der Bipedie bei diesen beiden *Archosaurier*-Gruppen gegeben haben, denn es ermöglichte ohne weiteres die gelegentliche Aufrichtung des Körpers, ähnlich wie es noch heute bei einzelnen arboricolen *Agamen* und auch bei den *Phalangeriden*, *Leporiden*, *Dipodoiden* etc. beobachtet werden kann. Doch ist die Bipedie bei den Dinosauriern und bei den Vögeln unabhängig voneinander ausgebildet worden und stellt lediglich eine Konvergenzerscheinung dieser Formengruppen dar. Diese Überlegungen stehen auch tatsächlich mit den bisherigen paläontologischen Befunden in Einklang. Denn trotzdem die Verwandtschaftsbeziehungen der Vögel im einzelnen bald eher zu den *Ornithischia* (vgl. HUENE), bald aber eher zu den *Saurischia* (vgl. BROOM, ABEL) hinzuneigen scheinen, steht heute doch so viel fest, dass sie weder von den einen noch von den anderen abgeleitet werden können, es sei denn, dass wir bis zu ihren ältesten und primitivsten Vertretern zurückgreifen. Diese sind aber auch für die Dinosaurier quadrupede, pseudosuchierähnliche Formen gewesen und nicht bipede, aufrechtgehende Reptilien. Die laufende, bipede *Pro-Avis* NOPSAS, 1907, ist somit sicher nicht aufrecht zu erhalten, auch nicht nach den Ausführungen HEILMANNs, dessen bipeder, an einem Baumstamm hinaufkletternder Urvogel bei der dargestellten Konfiguration der Hinterbeine ein Ding der Unmöglichkeit genannt werden muss (vgl. seine Rekonstruktion der *Pro-Avis*). Die pseudosuchierähnlichen Vorfahren der Vögel können aber auch keine Steppenspringer gewesen sein, wie HUENE meint, weil diese Annahme uns in keiner Art und Weise die merkwürdigen Längenverhältnisse der Fingerstrahlen von Hand und Fuss erklären kann. Somit bleibt wirklich nur die arboricole Lebensweise übrig, welche, wie ich wahrscheinlich zu machen versucht habe, ebenso leicht die stärkere Entwicklung der inneren Fingerstrahlen als auch die Ausbildung mächtiger Sprungbeine erklärt. Endlich kommt als ausschlaggebendes Moment hinzu, dass der Erwerb des Flugvermögens unter anderen Bedingungen, als sie durch das Leben auf Bäumen gegeben sind, ganz undenkbar ist. Es haben des-

wegen auch die meisten Forscher, auch jene, welche die Vögel von terrestrischen Vorfahren ableiten wollen (OSBORN, HUENE, HEILMANN), sich endschliesslich doch gezwungen gesehen, für den Erwerb des Flugvermögens eine arboricole Zwischenstufe anzunehmen. Aus dem Umstand jedoch, dass bei den Vögeln nicht wie bei anderen arboricolen und nachher flugfähig gewordenen Tieren ein Patagium entwickelt wurde, sondern das für sie charakteristische Federnkleid, schlossen speziell NOPCSA und nach ihm HEILMANN, dass es die schon ausgebildete Bipedie des Vogelvorfahren war, welche die Entwicklung eines Patagiums verhinderte. Denn selbstverständlich ist eine Flughaut, die sich zwischen typischen Laufbeinen und den Vorderextremitäten ausspannen müsste, undenkbar. Dass die Bipedie aber hierbei nicht in Frage kommen kann, soll nicht mehr wiederholt werden.<sup>1</sup> Dagegen sind es gerade alle jene Merkmale, welche soeben für den arboricolen Vorfahren der Vögel wahrscheinlich gemacht wurden, die ebenfalls gegen die Entwicklung eines Patagiums sprechen. So vor allem die typischen Springbeine, deren Funktion ebensowenig durch eine gespannte Flughaut behindert werden konnte. Sodann das Krallenklettern an und für sich, dem eine Flughaut ebenfalls hinderlich gewesen wäre, sowie eine Reihe weiterer Umstände, welche ich 1917 des näheren ausgeführt habe, so dass ich mich hier mit dem Hinweis darauf begnügen kann.

Die phylogenetische Entwicklung des Vogelflügels scheint mir somit, von ethologischen Gesichtspunkten aus betrachtet, folgendermassen vor sich gegangen zu sein. Auf der Stufe der *Protorosauria* ist der eidechsenartige Vorfahre der Vögel von der terrestrischen zur arboricolen Lebensweise übergegangen. Durch diese ist der für alle *Archosaurier* so bezeichnende Hand- und Fussbau ausgebildet worden, wobei im speziellen die hintere Extremität sich immer mehr zum typischen Springbeine weiterentwickelte. Damit waren schon frühzeitig die Vorbedingungen für den Erwerb des Flugvermögens gegeben, das auch, solange die Konfiguration der Extremitäten der Ausbildung eines Patagiums nicht hindernd im Wege stand, tatsächlich durch die Entwicklung einer Flughaut erworben wurde (*Pterosauria*). Später, bei noch ausgeprägterer Differenzierung der Springbeine und eventuell durch die Aufrichtung des Körpers, war die Ausbildung eines Patagiums nicht mehr möglich und es kam zur Bildung der für die Vögel charakteristischen Federn und des typischen Vogelflügels. Die Aufrichtung des Körpers infolge der

<sup>1</sup> An der Existenzberechtigung der „running Pro-Avis“ hält NOPCSA noch 1917 fest und führt unter anderem zu ihren Gunsten an, dass die Metatarsalia der Vögel in ihrer Entwicklung den gewiss wichtigeren Flügelknochen weiter vorgeschritten sind. Embryonal ist aber das gerade Gegenteil festzustellen. Der Vergleich der *Dinosaurier* mit den *Ratiten* sollte endlich, nachdem seit FÜRBRINGER einwandsfrei festgestellt ist, dass die *Ratiten* von flugfähigen Vögeln abstammen, aufgegeben werden. Das Gleiche gilt auch für die ausgestorbenen flugunfähigen Formen der Kreide und des Eocäns. Dass alle diese Formen unter anderen sehr viele recht primitive Merkmale aufweisen, beweist nur, dass sie schon sehr frühzeitig sich von den carinatenartigen Stammformen abgetrennt haben, um sich ganz einseitig entweder der terrestrischen oder der aquatischen Lebensweise anzupassen. Wenn schon ein Vergleich der *Dinosaurier* mit primitiven Vögeln durchgeführt werden soll, so kann dies bloss mit einer flugfähigen Form geschehen, als welche bis heute einzig *Archäopteryx* in Betracht kommen kann.

## DIE ENTWICKLUNG DES VOGELFLÜGELSCHELETTES

mächtig entwickelten Springbeine führte ausserdem zu verschiedenen Malen, aber stets ganz unabhängig voneinander, zur Bipedie. Einmal, wie eben schon erwähnt, bei den Vögeln durch ihren Erwerb des Flugvermögens, dann aber bei den *Saurischia* durch ihre Rückkehr zur terrestrischen Lebensweise und endlich bei den *Ornithischia* aus ähnlichen Gründen (vgl. die Analogie zu den *Phalangeriden* und *Dipodoiden*).

Die immer stärker sich ausprägende Umwandlung der Vorderextremität zum Flugorgan und die Aufrichtung des Körpers haben im Vogelflügel noch eine Reihe von Umgestaltungen zur Folge gehabt, die deutlich in seiner Ontogenese sich widerspiegeln und zum Schlusse noch kurz berührt werden sollen. Vor allem wird die Vorderextremität mehr und mehr ihrer ursprünglichen Kletterfunktion entfremdet, vielleicht durch die immer länger werdenden Schwungfedern, vielleicht durch die endgültige Aufrichtung des Körpers selbst. Auf jeden Fall konnte die mit langem Federbesatz versehene Vorder-Extremität nicht mehr wie früher in der Ruhe einfach vom Körper abstehen, sondern musste angezogen und zusammengelegt werden. Genau das gleiche erforderte ja auch das Ausholen des Flügels bei jedem aktiven Flügelschlag, und so sehen wir denn eine tiefgreifende Umwandlung des Handgelenkes sich vollziehen. War seine Bewegungsrichtung früher vornehmlich eine dorso-palmare gewesen, so verwandelt sie sich jetzt in eine dazu senkrechte und hauptsächlich gegen die Ulna gerichtete. Der ulnare Carpusrand wird nun zum Winkel des neuen Gelenkes, wodurch ohne weiteres für die in diesem Winkel gelegenen Elemente eine zunehmende Beengung ihrer Entwicklungsmöglichkeit sich ergibt. Die ersten Wirkungen der ulnaren Abduktion, wie wir sie schrittweise während der Ontogenese des Vogelflügels haben verfolgen können, treten auf. Der V. und auch der IV. Finger, welche schon an und für sich schwächer entwickelt waren, werden reduziert und ebenso das *u* und das *cu(p + d)* gänzlich zum Verschwinden gebracht. Durch die Verdrängung der im neuen Gelenkwinkel gelegenen Federn kommt es aber, wie ich andernorts (1917) ausführlich beschrieben habe, zur Ausbildung der für alle primitiven Vogelarten so charakteristischen Diastataxie der Flügel-ptylose. Gleichzeitig erfährt auch, als vornehmster Beugemuskel des neuen Gelenkes, der *Musculus flexor carpi ulnaris* eine viel stärkere Entwicklung, und diesem Umstände nun ist es wohl zuzuschreiben, dass das *mc V* nicht ganz reduziert, sondern im Gegenteil sogar zu einer neuerlichen, stärkeren Entfaltung angeregt wird. Denn die dem *Flexor carpi ulnaris* entsprechende Muskelgruppe inseriert schon bei den *Urodelen*, dann aber vor allem bei den Reptilien längs des ulnaren Aussenrandes des Carpus, um endschliesslich speziell an der Basis des *mc V* sich festzuheften. Bei den Vögeln aber ist der *Flexor carpi ulnaris* mit sehr starker Endsehne am sogenannten *Os carpi ulnare* angeheftet, welcher Knochen tatsächlich, wie wir gesehen haben, der Basis des *mc V* entspricht. Ähnliche Ursachen haben vielleicht auch der bei

*Plateosauriden* und *Hypsilophodon* nachgewiesenen Umgestaltung und Lageveränderung des *mc V* zugrunde gelegen. So erreichen wir allmählich jene Zustände, welche der Flügel der *Archäopteryx* aufwies. Das Carpalgelenk zeigt immer mehr die Tendenz, nur noch zwei Gelenkflächen auszubilden, die eine für die Bewegung des Carpus gegenüber Radius und Ulna, die andere für die Bewegung der miteinander verschmolzenen Finger gegenüber dem Carpus (vgl. Figg. 18 und 19). Die zwischen den beiden Gelenkflächen gelegenen Carpalelemente erfahren eine immer stärker werdende Kompression, bis endlich an ihrer Stelle nur noch das Ligamentum carpi internum übrigbleibt, welches heute die beiden Gelenkflächen des Radius und der Ulna von jener des Os metacarpi trennt. Damit glaube ich, dass die Entwicklung, welche der Vogelflügel durchlaufen hat, auch vom ethologischen Standpunkt aus, in seinen Grundzügen wenigstens, klargelegt ist. Für die Verfolgung seiner weiteren Entwicklung in die mannigfaltigen Formen und Ausbildungstypen, welche er heute bei den verschiedenen Vogelfamilien aufweist, verweise ich auf meine früheren Ausführungen (1917).

\*

Als wichtigste Schlussfolgerungen der vorliegenden Untersuchungen stelle ich damit nochmals fest:

1. Alle Untersuchungen, die embryologischen, vergleichend-morphologischen, paläontologischen und ethologischen, ergeben das gleiche Resultat hinsichtlich der Homologien der drei Fingerstrahlen des Vogelflügels. Sie entsprechen dem I., II. und III. Finger anderer Tetrapoden.

2. Die embryonale Anlage des Vogelflügels entspricht auch heute noch vollständig dem Typus der Reptilienextremität.

3. Die Umänderungen, welche der Vogelflügel während der Ontogenese erleidet, entsprechen stufenweise genau den Adaptionen, welche wir aus ethologischen Gründen, aus der arboricolen Lebensweise und aus dem Erwerb des Flugvermögens des Vogelvorfahren, gefolgert haben.

4. Von paläontologischen Gesichtspunkten aus kann nachgewiesen werden, dass sämtliche Archosaurier (*Vögel*, *Ornithischia*, *Saurischia*, *Pterosauria*, *Crocodylia* und *Thecodontia*) auf eine gemeinschaftliche Ausgangsform zurückgehen. Der Bau der Extremität dieser Ausgangsform (*Protosauria* und *Pseudosuchia*) ist ein ganz typischer, infolge der stärkeren Entwicklung der inneren Fingerstrahlen. Er legt es nahe, dass der Vorfahre sämtlicher Archosaurier arboricol gewesen ist.

5. Speziell für die Vögel kann nur eine Herkunft von arboricolen, kletternden und springenden Vorfahren und nicht von terrestrischen, bipeden und cursorischen Formen angenommen werden.

\*

Zum Schlusse habe ich noch die angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. K. HESCHELER meinen herzlichsten Dank auszusprechen für sein lebenswürdiges Entgegenkommen, welches er mir bewiesen hat. Durch seine Erlaubnis habe ich mich der reichlichen Hilfsmittel des zoologischen Laboratoriums und des zoologischen Museums der Universität Zürich bedienen können, wodurch erst die Durchführung der vorliegenden Untersuchungen ermöglicht wurde.

Zürich, im Mai 1921.

### Verzeichnis der im Texte und in den Abbildungen benutzten Abkürzungen.

<i>c</i> = Centrale.	<i>cu(p + d)</i> = Centrale ulnare proximale plus distale.
<i>ca</i> = Carpale distale.	<i>H</i> = Humerus.
<i>ca<sub>0</sub></i> = Carpale præpollicis.	<i>i</i> = Intermedium.
<i>cr</i> = Centrale radiale.	<i>mc</i> = Metacarpale.
<i>crd</i> = Centrale radiale distale.	<i>pi</i> = Pisiforme.
<i>crp</i> = Centrale radiale proximale.	<i>Pp</i> = Präpollex.
<i>cr(p + d)</i> = Centrale radiale proximale plus distale.	<i>R</i> = Radius.
<i>cu</i> = Centrale ulnare.	<i>r</i> = Radiale.
<i>cud</i> = Centrale ulnare distale.	<i>U</i> = Ulna.
<i>cup</i> = Centrale ulnare proximale.	<i>u</i> = Ulnare.

### Literaturverzeichnis.

1912. ABEL, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.  
 1919. — Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin und Leipzig.  
 1912. BARFURTH, D., Der Flügelhöcker des Hühnchens, eine rudimentäre Hyperdactylie. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 33.  
 1885. BAUR, G., Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. Zool. Anz. Bd. 8.  
 1889. — Neue Beiträge zur Morphologie des Carpus der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. 4.  
 1892. — Der Carpus der Schildkröten. Anat. Anz. Bd. 7.  
 1895. BIENZ, A., Dermatmys Mavii, Gray, eine osteologische Studie mit Beiträgen zur Kenntnis vom Baue der Schildkröten. Rev. Suisse de Zool. Bd. 3.  
 1906. BRAUS, H., Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. Handbuch d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere v. O. Hertwig. Bd. 3.  
 1906. BROOM, R., On the Early Development of the Appendicular Skeleton of the Ostrich, etc. Trans. South Afr. Phil. Soc. Vol. 16.  
 1913. — On the South African Pseudosuchian Euparkeria and Allied Genera. Proc. Zool. Soc. London. Vol. 3.  
 1914. BROWN, BARNUM., Leptoceratops, a New Genus of Ceratopsia from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. 33. Art. 36.  
 1910. CASE, E., New or Little Known Reptiles and Amphibians from the Permian of Texas. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. 27. Art. 17.

1888. CREDNER, H., Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 40.
1894. EMERY, C., Studi sulla Morfologia dei membri degli Anfibi e sulla Filogenia del Chiropterygio. Ric. Lab. Anat. Roma etc. Vol. 4.
1898. — Die fossilen Reste von Archegosaurus und Eryops und ihre Bedeutung für die Morphologie des Gliedmassenskelettes. Anat. Anz. Bd. 14.
1888. FÜRBRINGER, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam.
1865. GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbeltiere. I. Carpus und Tarsus. Leipzig.
1909. GILMORE, CH. W., Osteology of the Jurassic Reptile Camptosaurus etc. Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. 36.
1916. — On the Fore Limb of Allosaurus fragilis. Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. 49.
1916. — Osteology of Thescelosaurus, an Orthopodous Dinosaur from the Lance Formation of Wyoming. Ibidem, Vol. 49.
1920. — A Mounted Skeleton of Dimetrodon gigas etc. Ibidem, Vol. 56.
1902. GÖTTE, A., Lehrbuch der Zoologie. Leipzig.
1907. GRAUL, W., Zur Entwicklung von Vanellus cristatus. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 73.
- 1912—16. HELLMAN, G., Fuglenes Afstamning. Dansk. Ornithol. For. Tidsskr. Sonderabdr. (Vgl. Lambrecht, K., in Naturw. Wochenschr. Bd. 33, 1918, und in Aquila, Budapest, Bd. 22, 1916.)
1904. HILLEL, Über die Vorderextremität von Eudytes chrysocome und deren Entwicklung. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 38.
1890. HOFFMANN, C., Reptilien in Bronns Klassen und Ordnungen etc. Bd. 6. Abt. III.
1901. HOWES, G., and SWINNERTON, H., On the Development of the Skeleton of the Tuatara, Sphenodon punctatus etc. Trans. Zool. Soc. London. Vol. 16.
1906. V. HUENE, FR., Über die Dinosaurier der aussereuropäischen Trias. Geol. u. Paläont. Abh. Bd. 12.
- 1907—08. — Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Vorkommnisse. Geol. u. Paläont. Abh. Suppl. Bd. 1.
1911. — Beiträge zur Kenntnis und Beurteilung der Parasuchier. Ibidem, Bd. 14.
1912. — Die Cotylosauria der Trias. Paläontographica, Bd. 59.
1914. — Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. u. Paläont. Abh. N. F. Bd. 13.
1920. — Ein Telerpeton mit gut erhaltenem Schädel. Centralbl. f. Min. Jahrg. 1920.
1920. — Stammesgeschichtliche Ergebnisse einiger Untersuchungen an Trias-Reptilien. Zeitschr. induct. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 24.
1920. — Osteologie von Aëtosaurus ferratus O. Fraas. Acta Zoologica.
1882. HULKE, J., An Attempt at a Complete Osteology of Hypsilophodon Foxii, a British Wealden Dinosaur. Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. 173.
1893. HURST, Biological Theories, VIII. The digits in a bird's wing. Nat. Science, Vol. 3.
1913. JAEKEL, O., Über die Wirbeltierfunde in der obern Trias von Halberstadt. Paläont. Zeitschr. Bd. 1.
1915. — Die Flügelbildung der Flugsaurier und Vögel. Anat. Anz. Bd. 48.
1881. JEFFRIES, On the Fingers of Birds. Bull. Nuttall, Ornith. Club. Vol. 6.
1893. KÜKENTHAL, W., Zur Entwicklung des Handskelettes des Krokodils. Morph. Jahrb. Bd. 19.
1914. LAMBRECHT, K., Morphologie des Mittelhandknochens — Os metacarpi — der Vögel. Aquila, Budapest. Jahrg. 21.
1894. LEIGHTON, V., The Development of the Wing of Sterna Wilsonii. Amer. Naturalist, Vol. 28.

## DIE ENTWICKLUNG DES VOGELFLÜGELSKELLETTES

1897. MEHNERT, E., Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Morph. Arbeiten, Bd. VII.
1856. v. MEYER, H., Saurier aus dem Kupferschiefer der Zechstein-Formation, Frankfurt.
1895. MOLLIER, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte. I. Abt. H. 16.
1874. MORSE, On the Tarsus and Carpus of Birds. Annals Lyc. Nat. Hist. New York, Vol. 10.
1907. MÜLLER, W., Zur Entwicklung der Striges und deren Wendezehe. Zool. Anz. Bd. 31.
1896. NASSONOW, N., Sur le développement du squelette des extrémités de l'autruche. Bibliogr. anat. Paris, Nancy. No. 4.
1894. NEWTON, E. T., Reptiles from the Elgin-Sandstone. Description of Two New Genera. Phil. Trans. Roy. Soc. London. (B.) Vol. 185.
1907. v. NOPCSA, F., Ideas on the Origin of Flight. Proc. Zool. Soc. London.
1917. — Über Dinosaurier. Centralbl. f. Min. etc. Jahrg. 1917.
1895. NORSA, E., Recherches sur la morphologie des membres antérieurs des oiseaux. Arch. ital. de biol. T. 22.
1836. OWEN, R., Article „Aves“, Todd's Cyclopaedia of Anat. and Phys. I.
1899. OSBORN, H. F., Fore and Hind Limbs of Carnivorous and Herbivorous Dinosaurs from the Jurassic of Wyoming. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 12. (Siehe aber auch ibidem, Vol. 20. Art. 14, 1904.)
1900. — Reconsideration of the Evidence for a Common Dinosaur-Avian Stem in the Permian. Amer. Natur. Vol. 34.
1903. — Ornitholestes Hermannii, A New Compsognathid Dinosaur from the Upper Jurassic. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 19.
1903. — The Reptilian Subclasses Diapsida and Synapsida and the Early History of the Diaptosauria. Memoirs Am. Mus. Nat. Hist. Vol. I, P. 8.
1907. — A Mounted Skeleton of Naosaurus, a Pelycosaur from the Permian of Texas. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. 23.
1889. PARKER, W. K., On the Structure and Development of the Wing in the Common Fowl. Phil. Trans. Royal Soc. London, Vol. 179.
1914. PREIN, F., Die Entwicklung des vorderen Extremitätenskelettes beim Haushuhn. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. 51.
1901. RABL, C., Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 70.
1873. ROSENBERG, A., Über die Entwicklung des Extremitätenskelettes bei einigen durch Reduktion ihrer Gliedmassen charakteristischen Wirbeltieren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 23.
1892. — Über einige Entwicklungsstadien des Handskelettes der Emys lutaria Marsilii. Morph. Jahrbuch, Bd. 18.
1911. ROSENBERG, TH., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Biologie der Colymbidae. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 97.
1903. SCHAUINSLAND, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. Sphenodon etc. Zoologica, Bd. 16. (Siehe auch Arch. mikr. Anat. Bd. 56.)
1887. SEELEY, H. G., On Protosaurus Speneri. Phil. Trans. Roy. Soc. London. (B.) Vol. 178.
1900. — On an Anomodont Reptile, Aristodesmus Rüttimeyeri. (Sclerosaurus!) Quart. Journ. Geol. Soc. London, Vol. 56.
1908. SEWERTZOFF, A. N., Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skelettes der Extremitäten der niederen Tetrapoden. Bull. Soc. imp. des Nat. Moscou.

1911. SIEGLBAUER, F., Zur Entwicklung der Vogelextremität. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 97.
1917. STEINER, H., Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 55.
1921. — Hand und Fuss der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage. Anat. Anz. Bd. 53.
1889. STUDER, TH., Embryonalentwicklung der Vögel, Forschungsreise S. M. S. Gazelle i. d. J. 1874—76.
1889. TSCHAN, A., Recherches sur l'extrémité antérieure des oiseaux et des reptiles. Diss. Genève.
1911. WILLISTON, S. W., American Permian Vertebrates. Chicago, the University Press.
1911. — A New Family of Reptiles from the Permian of New Mexico. Am. Journ. Sc. and Arts. Vol. 31.
1914. — Water Reptiles of the Past and Present. Chicago, the University Press.
1913. WILLISTON, S. W., and CASE, E., Description of a Nearly Complete Skeleton of Ophiacodon, Marsh. Carnegie Instit. Publ. 181.
1890. ZEHNTNER, L., Beiträge zur Entwicklung von Cypselus melba. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 56.
- 1887—90. ZITTEL, K., Paläozoologie III.