

LATVIJAS UNIVERSITĀTES SALĪDZINOŠĀS ANATOMIJAS UN
EKSPERIMENTĀLĀS ZOOLOĢIJAS INSTITŪTA DARBI
ARBEITEN AUS DEM
VERGLEICHEND-ANATOMISCHEN UND EXPERIMENTAL-
ZOOLOGISCHEN INSTITUT D. LETTLÄNDISCHEN UNIVERSITÄT

№ 15

N. G. Lebedinsky.

*Entwicklungsmechanische Untersuchungen an
Amphibien*

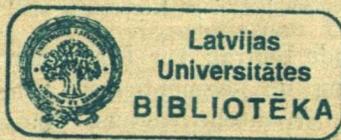
*II. Die Umformungen der Grenzwirbel bei Triton
taeniatus und die Isopotenz allgemein homologer
Körperteile des Metazoenorganismus.*

R I G A

1925

*Autors darīnāts
4. V. 25.*

Sonderabdruck aus dem „Biologischen Zentralblatt.“
45. Band. Heft 2. Februar 1925.



Entwicklungsmechanische Untersuchungen an Amphibien

II. Die Umformungen der Grenzwirbel bei *Triton taeniatus* und die Isopotenz allgemein homologer Körperteile des Metazoenorganismus.

Von

Prof. N. G. Lebedinsky.

Vergl.-anatomisches und experimental-zoologisches Institut der Lettländischen Universität in Riga.

(Mit 9 Textabbildungen.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Die Umformungen der Wirbelsäuleregionen	94
A. Geschichtliches	94
B. Eigene Untersuchungen am Teichmolch	100
1. Einleitung (Fragestellung, Material, Technisches)	100
2. Osteologische Beobachtungen	101
3. Myologische Beobachtungen	104
4. Zusammenfassung über die Umformungen der Wirbelsäuleregionen	108
5. Die mutmaßliche Richtung der phylogenetischen Wanderung der Sakralregion	109
II. Die Isopotenz allgemein homologer Körperteile	111
A. Die entwicklungsmechanische Grundlage der Umformungen der Wirbelsäuleregionen	111
1. Diesbezügliche Schlüsse aus der Asymmetrie der Sakralregion und anderer Abschnitte der Säule	111
2. Folgerungen aus der Rosenberg-Solgerschen Theorie	114
a) Bisherige Ansichten	114
b) Die Isopotenz der Wirbel	118
B. Entwicklungsmechanische Potenzen allgemein homologer Körperteile	120
1. These: Homotype Körperteile sind isopotent	121
2. These: Homodyname Körperteile sind isopotent	121
3. These: Allgemein homologe Körperteile sind isopotent	121

Der vorliegende Beitrag zur Frage nach der Art und Weise der Regionenwanderung im segmentierten Achsenskelett der Wirbeltiere entstand aus dem Wunsche heraus, eine Reihe morphogenetischer Probleme allgemeiner vergleichend anatomischer und entwicklungsmechanischer Bedeutung von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus erklären zu können.

I. Die Umformungen der Wirbelsäuleregionen.

A. Geschichtliches.

Zwischen verschiedenen Tierklassen, sowie zwischen den kleineren und kleinsten systematischen Kategorien, ja zwischen den Individuen einer und derselben Tierart existieren zum Teil bedeutende Unterschiede sowohl hinsichtlich der Zahl der an der Bildung einzelner Wirbelsäuleregionen beteiligten Wirbel, als auch hinsichtlich der segmentalen Lage der Sakralregion.

Für die Entstehung dieser, für die vergleichende Anatomie der Wirbelsäule so überaus wichtigen Variationen sind im Laufe der Zeit verschiedene Erklärungen vorgeschlagen worden, ohne daß eine Einigung bis zum heutigen Tage erzielt worden wäre.

Nach der im Jahre 1875 von E. Rosenberg¹⁾ und fast gleichzeitig mit ihm von B. Solger²⁾ ausgesprochenen Auffassung von der „Achsenwanderung der Extremitäten“ haben sich die Gliedmassen nebst ihren Gürteln während der phylogenetischen Entwicklung der Tierarten längs der Wirbelsäule verschoben, woraus dann die Wanderung, oder, genauer gesagt, die Umformung einzelner Abschnitte der *Columna vertebralis* resultierte. Rosenberg hat später diese Gedanken durch mehrere Arbeiten vervollständigt (1896³⁾, 1899⁴⁾). Und zwar nimmt er für den Menschen ein phylogenetisches Entgegenwandern der vorderen und hinteren Extremitätengürtel an, indem er die Ansicht vertritt, „daß eine jede der mannigfachen Formen der Wirbelsäule im Hinblick auf die an ihr bestehende Gliederung in Regionen anzusehen ist als das Resultat der Wirksamkeit zweier Hauptfaktoren, die gleichzeitig und in gewissem Sinne auch gleichartig, aber dennoch in entgegengesetzter Richtung auf die Wirbelsäule einwirken“. Das Sternum und seine Rippen seien danach das Gebiet, auf welchem die Wirkungsbereiche beider Umformungsprozesse einander nahe berühren, während eine Anzahl von Dorsalwirbeln ein Terrain bildet, durch welches die Wirkungsbezirke beider Prozesse noch voneinander getrennt sind. Hier befinde sich der relativ primitivste Teil des Gesamtorganismus. Die obige Auffassung wurde durch H. Adolphi⁵⁾ weiter ausgebaut, indem er die unzweifelhaft bestehende Korrelation zwischen den Verschiebungen der vorderen und hinteren Brustkorbgrenze und des Sakrums dadurch erklärte, daß wir es hier mit den jeweils die gleiche Richtung einhaltenden Oszillationen zu tun haben, welche den Charakter individueller Variationen tragen und dem Hauptphänomen der phylogenetischen Verschiebung untergeordnet sind.

Kurze Zeit nach der Aufstellung der Rosenberg-Solgerschen Umformungstheorie wurde H. v. Jhering⁶⁾ durch den Umstand, daß die relative Lage der Wirbelsäuleregionen, sowie der Nervenplexus

1) E. Rosenberg, Über die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. I, 1875.

2) B. Solger, Zur vergleichenden Anatomie der Faultiere. Morphol. Jahrb. Bd. I, 1876.

3) E. Rosenberg, Über die Wirbelsäule von *Myrmecophaga jubata* Linné. Festschrift zum 70. Geburtstag von C. Gegenbaur, Bd. II, 1896.

4) E. Rosenberg, Über eine primitive Form der Wirbelsäule des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. 27, 1899.

5) H. Adolphi, Über die Variationen des Brustkorbes und der Wirbelsäule des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. 33, 1905.

6) H. v. Jhering, Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere. Als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878.

variieren kann, ohne die typische Form dieser Teile merklich zu beeinflussen, zur Annahme einer In- oder Exkolation (Ein- bzw. Ausschaltung) von ganzen Körpersegmenten geführt. Bei zwei menschlichen Wirbelsäulen, von welchen die eine aus 33 und die andere aus 34 Wirbeln besteht, würde danach der erste und der letzte (33.) Wirbel einer Säule dem ersten und dem letzten (34.) der zweiten Säule entsprechen, indem in dieser letzteren irgend ein bestimmter, zwischen den beiden Enden liegender Wirbel als neu eingeschaltet gelten müßte. Dieser Schaltwirbel würde dann in der ersterwähnten Säule kein Homologon besitzen.

Laut einer dritten, von H. Welcker⁷⁾ ebenfalls im Jahre 1878 ausgesprochenen Theorie würde in dem angeführten Falle der sich zahlenmäßig unterscheidenden Wirbelsäulen kein einziger Wirbel der einen Säule irgend einem der zweiten ganz entsprechen. Vielmehr nimmt dieser Autor an, daß die ganze embryonale Anlage der Wirbelsäule im ersten unserer Fälle in 33 Wirbel und im zweiten in 34 Wirbel zerfällt, so daß von vorneherein von keiner speziellen Homologie der gleich nummerierten Elemente beider Säulen die Rede sein kann; hier findet eine nach Art einer Noniusteilung sich verbreitende Ausgleichung der Charaktere statt.

Gegen die Ein- und Ausschaltungstheorie, sowie gegen die Noniustheorie wurden im Laufe der Zeit von vielen Seiten wichtige Bedenken geäußert. Hier seien solche angeführt, welche ich für besonders schwerwiegend betrachte.

Sehr deutlich wird die Schwäche der Jheringschen und Welcker'schen Theorien demonstriert durch den Nachweis ontogenetischer Umformungen bestimmter Grenzwirbel in verschiedenen Tierabteilungen. Bereits Rosenberg (1875)¹⁾ erwähnt den Umstand, daß dem Menschen embryonal viel häufiger als im adulten Zustand am 20. Wirbel (welcher normalerweise den ersten *Lumbalis* darstellt) Rippen zukommen. In den meisten Fällen wird also diese Rippenanlage während der Embryonalentwicklung rückgebildet. Trotz der Einwürfe von M. Holl (1882)⁸⁾, C. R. Bardeen (1904)⁹⁾, T. Dwight (1906)¹⁰⁾, A. Fischel (1906)¹¹⁾ u. a. konnte Rosenberg (1907)¹²⁾ seine Behauptung auf-

7) H. Welcker, Zur Lehre von Bau und Entwicklung der Wirbelsäule. Zool. Anz., 1. Jahrg., 1878.

8) M. Holl, Über die richtige Deutung der Querfortsätze der Lendenwirbel und die Entwicklung der Wirbelsäule des Menschen. Sitzungsber. K. Akad. Wien, Bd. 85, Abt. III, 1882.

9) C. R. Bardeen, Numerical vertebral Variation in the human Adult and Embryo. Anat. Anz. Bd. 25, 1904.

10) T. Dwight, Numerical Variation in the human Spine, with a Statement concerning Priority. Anat. Anz. Bd. 28, 1906.

11) A. Fischel, Untersuchungen über die Wirbelsäule und den Brustkorb des Menschen. Anat. Hefte Bd. 31, 1906.

12) E. Rosenberg, Bemerkungen über den Modus des Zustandekommens der Regionen an der Wirbelsäule des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. 36, 1907.

recht erhalten, indem er durch erneute Untersuchungen eines relativ reichen Materials zeigte, daß eine selbständige Rippenanlage am 20. Wirbel unter 14 Embryonen passenden Alters bei 9 Individuen konstatiert werden konnte. Diesen 64 % des embryonalen Vorkommens stehen höchstens 12 % bei Erwachsenen gegenüber.

Bei *Lacerta vivipara*-Embryonen wurde von E. Blessig (1885)¹³⁾ beobachtet, daß am dritten Halswirbel eine freie Rippe angelegt wird, die später der Reduktion anheimfällt und mit dem Wirbel verwächst. Es wird also an Rippen mehr angelegt als ausgebildet, so daß hier während der Ontogenese eine deutliche Umformung an der Grenze zweier Wirbelsäuleregionen stattfindet.

Ähnliche Tatsachen förderten die Untersuchungen von P. J. du Toit (1913)¹⁴⁾ am Haushuhn zu Tage. Während ein normal ausgebildetes Rippenpaar am adulten 22. Wirbel nur ausnahmsweise angetroffen wird, ja sogar das Vorkommen von rudimentären Rippen an diesem Wirbel nur selten ist, hat die Untersuchung der sechs- und sieben-tägigen Embryonen das wichtige Ergebnis gezeitigt, daß am 22. Wirbel beide Rippen in allen vorgelegenen Objekten ausnahmslos angelegt waren. Gegen Ende des siebenten Brüttagcs bemerkt man bereits häufig die ersten Spuren einer Reduktion dieser Rippenanlage.

Diese Vorgänge lassen wohl nur eine einzige Interpretation zu, nämlich diejenige von Rosenberg. Den betreffenden Wirbel müssen wir betrachten als einen bei den Vorfahren der gegebenen Tierart noch mit Rippen ausgestattet gewesen; dieser Wirbel ist nunmehr durch allmähliche Umformung, bezw. langsamen Schwund seiner Rippen, zum Repräsentanten einer andern Region geworden.

Analoge Verhältnisse konnten an verschiedenen anderen Stellen der Wirbelsäule des Menschen (Rosenberg) und des Haushuhnes (du Toit) verfolgt werden.

Wichtige Aufschlüsse verdanken wir ferner den einschlägigen neurologischen Beobachtungen.

Je nachdem, ob Wirbel XV oder XIV bei *Triton taeniatus* Sakralwirbel ist, kommen nämlich (H. Adolphi 1898)¹⁵⁾ in der Lage des *Plexus sacralis* zu diesem Wirbel bestimmte Unterschiede vor. Der mächtigste Nerv des *Plexus* liegt unmittelbar hinter oder vor dem Sakralwirbel, oder aber es existieren zwei dickste Nerven, und dann befindet sich der eine vor, der andere hinter diesem Wirbel. Unter den zahlreichen von Adolphi untersuchten Exemplaren mit Wirbel XV

13) E. Blessig, Eine morphologische Untersuchung über die Halswirbelsäule der *Lacerta vivipara* Jacq. Diss. Dorpat 1885 (zitiert nach Kühne, 1913).

14) P. J. du Toit, Untersuchungen über das Synsakrum und den Schwanz von *Gallus domesticus* nebst Beobachtungen über Schwanzlosigkeit bei Kaulhühnern. Ein Beitrag zur Frage nach der Homologie der Wirbel und Wirbelregionen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 49. Bd. (N. F. 42. Bd.), 1913.

15) H. Adolphi, Über das Wandern des Extremitätenplexus und des Sacrum bei *Triton taeniatus*. Morphol. Jahrb. Bd. 25, 1898.

als Sakrum lag der Hauptnerv des *Plexus* in bloß 3 % aller Fälle hinter dem Sakrum, in 7 % aller Fälle gab es zwei Hauptnerven, 90 % entfallen aber auf die Fälle, wo der Hauptnerv vor dem Sakrum sich befand. Bei den Exemplaren mit Wirbel XIV als *Sacralis* kamen die entsprechenden Lagen des *Plexus* in 70,6 %, 19,8 % und 9,5 % vor. Somit liegt, wenn Wirbel XV Sakralwirbel ist, der Schwerpunkt des *Plexus* fast immer vor dem Sakrum, wenn aber Wirbel XIV *Sacralis* ist, so liegt dieser Schwerpunkt meist hinter dem Sakrum. Man kann Adolphi nur beipflichten, wenn er sagt, daß es unbegreiflich ist, wie die noniusartige Umteilung der präsakralen Wirbelsäule, oder aber die Ein- bzw. Ausschaltung eines Wirbels die Lage des Schwerpunktes des *Plexus* zum Sakrum beeinflussen sollte. Man müßte vielmehr erwarten, daß die Lage des Schwerpunktes beibehalten wird, gleichviel, ob der präsakrale Abschnitt des Rumpfes in 14 oder 13 Segmente zerfällt.

Auch spricht nach Adolphi gegen die beiden Theorien das Verhalten der postsakralen Rippen bei derselben Tritonart. Bei Exemplaren mit Wirbel XV als Sakrum konnten niemals postsakrale Rippen gefunden werden, bei Individuen mit Wirbel XIV als Sakralwirbel wurde dagegen in ca. 13 % aller Fälle doppel- oder einseitig verknöcherte freie Rippen beobachtet. Durch die Annahme der tatsächlichen Bereicherung der Wirbelsäule durch neue Wirbel läßt sich wiederum gar nicht erklären, „wie die Teilung des präsakralen Rumpfabschnittes in 13 Segmente die Entstehung einer postsakralen Rippe begünstigen sollte, während die Teilung des präsakralen Rumpfabschnittes in 14 Segmente die Entstehung einer solchen Rippe unterdrückt“.

In seiner gedankenreichen Publikation „zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus“ entscheidet sich M. Fürbringer (1879)¹⁶⁾ für eine Konstanz der Wirbelreihe und für eine Verschiebung und Umformung der *Plexus* samt ihren Gliedmaßen. Besonders lehrreich ist sein Beispiel mit den Bauchflossen der Teleostier. Diese Flossen bewahren ihre phylogenetisch ursprünglichere Lage unweit vor dem After bei vielen Physostomen, während bei den meisten Anacanthinen und Acanthopteren sie in die Brustregion oder sogar an die Kehle zu liegen kommen. Lassen sich nun die Lageveränderungen der Bauchflossen auf ihre Verschiebungen längs des Rumpfes zurückführen, oder hat v. Jhering recht, wenn er solche Lageveränderungen durch eine Ausschaltung von Rumpfsegmenten zustande kommen läßt? „Das primitive Verhalten“ . . . „erblickt Jhering, wie ich, in einer mehr distalen Lage der Bauchflosse, nicht weit entfernt von der Afteröffnung. Es mögen nun vor dieser Flosse eine Anzahl von Rumpfsegmenten ausgeschaltet sein. Dadurch wird allerdings die Flosse und ihr *Plexus* mehr proximal, also der Brustflosse näher zu liegen kommen, aber ihre größere Entfernung von der Afteröffnung ist damit noch nicht erklärt. Dazu ist die weitere Annahme nötig, daß

16) M. Fürbringer, Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morph. Jahrb. Bd. V, 1879.

in gleicher Zeit hinter der Bauchflosse eine Anzahl von Rumpfsegmenten eingeschaltet worden sei. Auch diese Einschaltung möge stattfinden. Nun liegt allerdings die Bauchflosse in nächster Nachbarschaft von der Brustflosse und von der Afteröffnung entfernt. Wie aber steht es mit dem übrigen Körper des Tieres, das diese Ausschaltung vor der Bauchflosse gelegener Rumpfsegmente — und ihre Zahl kann ja recht bedeutend werden, z. B. beim Vergleich von *Gadus* mit *Esox* 15, bei dem Vergleich mit Selachiern noch weit mehr — und die Einschaltung hinter dieser Flosse befindlichen Segmente erlitten hat? Nach Jhering setzt sich jedes Rumpfsegment aus je einem Skelettsegment (Wirbel), Muskelsegment und Nervensegment (ganzer Spinalnerv) zusammen, wozu eventuell noch je ein Gefäßsegment und vielleicht auch ein Nierensegment kommen kann, während die in der Bauchhöhle gelegenen Organe des vegetativen Systems, der Verdauungstraktus mit seinen Adnexen und das uropoetische System, nicht daran teilnehmen. Nun ist aber klar, daß bei jedem Wirbeltiere die zuletzt erwähnten Organe durch ihre Gefäße, namentlich aber durch ihre Nerven zu den Rumpfsegmenten im innigsten Konnex stehen; Darm mit Anhängen sowohl wie uropoetisches System sind gar nicht zu trennen von den sie innervierenden Nerven, die bekanntlich die viszerale Äste der Spinalnerven, d. h. Teile der Jheringschen Nervensegmente darstellen. Danach ist zu beurteilen und zu bemessen, welche kolossalen Veränderungen nicht nur für die gegliederte Masse des Rumpfes, sondern für den gesamten hinter der Bauchflosse befindlichen Fischkörper — mit einziger Ausnahme der Bauchflosse — herbeigeführt würde, wenn die besprochenen Aus- und Einschaltungen von Rumpfsegmenten wirklich stattfänden. Dann würde lediglich die mit dem Körper ganz lose und verschiebbar verbundene und den äußeren Anpassungen direkt ausgesetzte Bauchflosse ihre Homologien gewahrt haben, für den ganzen übrigen Rumpf mit allen seinen Organen wären dieselben zerstört, ohne daß zunächst irgend welches kausale Moment für diese, auch wenn sie ganz sukzessive stattfänden, gewaltigen Umwälzungen des tierischen Körpers gefunden wäre!“ „Es ist nicht nötig“, sagt weiter Fürbringer, „daß ich in das Detail dieser Umwälzungen eingehe; Jeder, der diesem Prozesse nachgeht, wird das Fazit ziehen.“

Von ähnlichen Überlegungen wie Fürbringer läßt sich neuerdings E. S. Goodrich (1913)¹⁷⁾ leiten, indem es zur Stütze der Umformungstheorie (von ihm Transpositionstheorie genannt) das topographisch wechselnde Verhalten der medianen Flossen der Fische gegenüber ihren paarigen Extremitäten herbeizieht. „The median fins in Elasmobranchs are similar in structure and development to the paired fins, and, like these, shift up and down the body in different forms. Now the interesting and quite conclusive fact to notice is

17) E. S. Goodrich, Metamerie Segmentation and Homology. The Quart. Journ. of Microsc. Science, Vol. 59, 1913.

that the two sets of fins shift independently. For instance, the first dorsal fin is opposite the pectoral in *Lamna*, between the pectoral and the pelvic in *Alopecias*, opposite the pelvic in *Scyllium*, and behind the pelvic in *Raja*. If it is granted that the fins are homologous in these four genera, no addition or suppression of segments can possibly account for their disposition."

Ein ernstes Hindernis für die Welckersche Lehre kann endlich in der merkwürdigen Konstanz der Halswirbelzahl der Säugetiere trotz allerverschiedenster Größenentwicklung des Halses in dieser Klasse erblickt werden. „Weshalb sind bei der Einteilung der Wirbelsäule des Giraffen nur sieben Wirbel dem Halse zugefallen und nicht eine viel größere Zahl, wie nach der Theorie zu erwarten wäre, und weshalb werden immer noch sieben Wirbel im Halse des Walfisches angelegt, obwohl kaum ein gutausgebildeter Wirbel darin Platz hätte?“ (du Toit).

Ich glaube mit der oben angeführten Übersicht eine genügende Vorstellung von der gegenwärtigen Lage unserer Frage gegeben zu haben und wende mich nunmehr den eigenen Untersuchungen zu.

B. Eigene Untersuchungen.

1. Einleitung (Fragestellung, Material, Technisches).

Aus all den angeführten Gründen schien mir von vornherein unter den drei besprochenen Theorien jene von Rosenberg und Solger den bis jetzt bekannt gewordenen Tatsachen am ehesten gerecht werden zu können. Der Umformungstheorie fehlte jedoch ein direkter vergleichend-anatomischer Beweis, um fest genug fundiert zu sein und somit als siegreich zu gelten. Bei allen bisherigen Austragungen unserer Streitfrage wurden auf dem Gebiete der vergleichend-anatomischen Forschung immer nur osteologische und neurologische Beobachtungstatsachen ins Feld geführt. Ich versprach mir daher neue Aufschlüsse aus der Berücksichtigung eines dritten in Frage kommenden Systems, der Muskulatur. Und tatsächlich wurden meine Erwartungen, wie wir weiter unten sehen werden, nicht getäuscht.

Bei der stufenweisen Umformung der Wirbelsäuleregionen soll nach der Rosenberg-Solgerschen Auffassung die allmähliche Verschiebung der paarigen Extremitäten samt ihren Gürteln längs des Achsenskelettes die bestimmende Rolle spielen. Ich wählte daher für meine Untersuchungen die Sakralregion. Die mir bereits aus der Literatur bekannte, von Adolphi genau beschriebene Variabilität der Sakrallage, ferner die für ein Tetrapod denkbar einfachsten osteologischen und myologischen Verhältnisse der Kreuzgegend, und endlich die leichte Zugänglichkeit (nicht nur für mich, sondern für jedermann, der meine Angaben nachprüfen wollte), — dies alles war für mich maßgebend, daß ich unseren gemeinen, gestreiften Teichmolch, *Triton taeniatus*, für die vorliegenden Untersuchungen wählte. Ich war so glücklich, darin ein Objekt getroffen zu haben, dessen Bauverhältnisse unser Problem im angestrebten, eindeutigen Sinne entscheiden.

Es wurden im ganzen 29 Exemplare untersucht. Die Tiere, der Materialsammlung des Instituts angehörend, wurden längere Zeit in 4% Formalin aufbewahrt. Nach Wässerung (ca. 24 Stunden) wurden unsere Objekte durch vorsichtiges Abreißen und Abzupfen mit der Pinzette von der Haut befreit und so der myologischen Untersuchung zugänglich gemacht. Diese geschah meistens im 70%-Alkohol, mit Hilfe einer sechsfach vergrößernden Stativlupe, in selteneren Fällen — eines binokularen Mikroskops. Unter einer dünnen Flüssigkeitsschicht offenbaren sich die Feinheiten des Muskelverlaufes viel deutlicher als in der Luft, der Alkohol aber läßt dazu noch die im Formalin zu durchsichtig gewordenen dünnen Muskelschichten weniger durchscheinend werden. Nachdem die Muskulaturverhältnisse genau festgestellt worden waren, schritt ich am gleichen Objekt zur osteologischen Untersuchung. Die Bauchseite des Tieres wurde vom vordern Unterkieferwinkel (Kinn) bis zur Kloakenöffnung mit einer feinen Schere aufgeschnitten, um alle Eingeweide herausnehmen zu können. Auch sorgte ich für vollständige Entfernung des Peritoneums, da sein Pigment die Untersuchung merklich erschwert. Die auf diese Weise vorbereiteten Objekte wurden entweder mit Methylgrün oder Alizarin vorgefärbt¹⁸⁾ und nach Spalteholz'scher Methode¹⁹⁾ durchsichtig gemacht. Die nunmehr grün bzw. rot gefärbten Skeletteile können mit großer Genauigkeit von allen Seiten untersucht werden, ohne daß die Muskulatur abpräpariert zu werden braucht. Letzterer Umstand ist besonders wichtig, weil wir so immer in der Lage bleiben, die myologischen Verhältnisse einer wiederholten Prüfung zu unterziehen. Dies geschieht, indem man das Präparat aus der Wintergrünöl-Isasafrol-Mischung in Benzol oder sogar Alkohol zurückversetzt.

2. Osteologische Beobachtungen.

Die Sakralregion von *Triton taeniatus* ist ausführlich von Adolphi¹⁵⁾ untersucht worden. Das Sakrum dieses Molches besteht typischerweise aus einem einzigen Wirbel, der jederseits eine starke, gelenkig mit ihm verbundene Rippe besitzt. Diese Rippe ist nach hinten und außen gerichtet, während ihr distales Ende noch besonders nach außen gekrümmt ist. Im allgemeinen ist die Sakralrippe nach außen zu kegelförmig verjüngt, das äußerste Ende aber knopförmig verdickt. Das Oberende des Iliums ist nach innen und vorn gekrümmt und liegt der Sakralrippe von vorn und außen her an. Beide Skelettstücke sind gelenkig miteinander verbunden.

Ein aus einem einzigen Wirbel bestehendes Sakrum fand Adolphi unter den 200 Exemplaren 181mal. Bei den übrigen 19 Individuen

18) H. Lundvall, Über Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anat. Anz. Bd. XXV, S. 219, 1904. — H. Lundvall, Weiteres über Demonstration embryonaler Skelette. Anat. Anz. Bd. XXVII, S. 520, 1905.

19) W. Spalteholz, Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten. Leipzig, 1911.

beteiligten sich zwei Wirbel (der XV. und XIV. der ganzen Reihe) an der Bildung des Sakrums.

Dadurch, daß die Wanderung des Sakrums nicht immer beiderseits gleich weit fortgeschritten ist, kommen mannigfache Formen der Sakralregion zustande. In unserer Abb. 1, welche der zitierten Arbeit Adolphis entliehen ist, sind Wirbel XIV und XV von sieben verschiedenen Individuen abgebildet. In der Abb. 1 A bis D „behält die rechte Körperhälfte mit der Ausbildung der Rippe des Wirbels XV als Sakralrippe ihren primitiven Zustand bei, während auf der linken Seite die sakrale Funktion von der Rippe des Wirbels XV auf die Rippe des Wirbels XIV übergeht, worauf die Rippe des Wirbels XV zunächst an Größe abnimmt und dann vollständig schwindet“. In der Abb. 1 E bis G folgt die rechte Seite der linken in der Umformung nach, so daß Wirbel XIV zum alleinigen Sakralis wird und Wirbel XV beiderseits seine freie Rippe verliert.

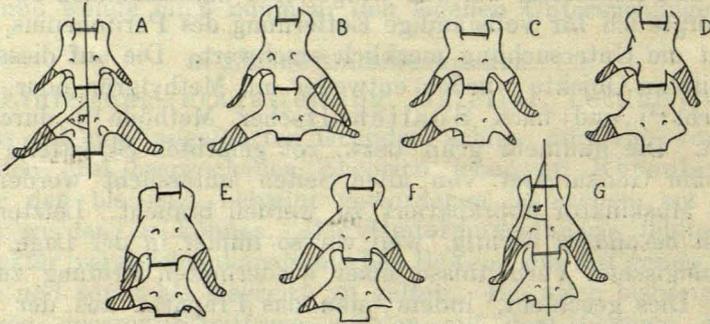


Abb. 1. *Triton taeniatus*. Wirbel XIV und XV von sieben verschiedenen Individuen in ventraler Ansicht. Rippen schräg schraffiert. Nach H. Adolphi (1898), verändert.

Dem Zustand A entsprachen 50 Exemplare, Zustand B — 1 Exemplar, dem Spiegelbilde — 1, Zustand C — 1, Zustand D — 9, dem Spiegelbilde — 4, Zustand E — 1, dem Spiegelbilde — 2, Zustand F — 7, dem Spiegelbilde 7, Zustand G — 114 Exemplare. Das sind zusammen 197 Exemplare. Bei den übrigen 3 Exemplaren trug Wirbel XIV beiderseits eine Sakralrippe, Wirbel XV beiderseits eine freie Rippe.

Meine eigenen Beobachtungen an vielen Individuen des gestreiften Molches gestatten mir, diese Angaben Adolphis nach mancher Richtung hin zu vervollständigen. Was den Sakralwirbel, seine Querfortsätze und Rippen anbelangt, so ist ausdrücklich zu betonen, daß sich diese bei Tieren mit dreizehn und vierzehn präsakralen Wirbeln hinsichtlich der Form und Stärke außerordentlich ähneln; es besteht eben fast keine Möglichkeit zu bestimmen, von welcher der beiden Wirbelsäulevariationen ein aus allgemeinem Verbande losgelöstes Sakrum stammt. Ein Unterscheidungsmerkmal, wenn auch kein immer sicheres, ist jedoch vorhanden. Nämlich die Größe des nach hinten

offenen Neigungswinkels, unter welchem die Sakralrippen sich mit der Hauptachse des Wirbelkörpers treffen. Er ist bei einem in der 14. segmentalen Lage sich befindenden Sakralwirbel merklich (ca. zwei bis zweieinhalbmals) kleiner als bei einem, der 15. segmentalen Lage entnommenen *Sacralis*, wo der Winkel zwischen 50° und 60° schwanken kann. Vgl. hierzu die von mir eingezeichneten Winkel in der Abb. 1. Dieser einzige Unterschied, welcher Adolphi entgangen ist, jedoch auf seiner Abbildung deutlich zum Vorschein kommt, läßt sich, wie wir später sehen werden, auf Grund meiner Untersuchungen ungezwungen erklären.

Je nachdem, ob der XIV. oder XV. Wirbel die Sakralfunktion ausübt, trägt der XIII. bzw. der XIV. präsakrale Wirbel das letzte freie Rumpfrippenpaar. Solche Schwankungen in der segmentalen Lage der letzten Rumpfrippen üben jedoch auf ihre Ausbildung ebensowenig Einfluß aus, wie auf die Haemapophysen der Kaudalregion.

Das erste Haemapophysenpaar ist bei *Triton taeniatus* relativ recht schwach entwickelt und fällt deswegen bei durchsichtig gemachten Präparaten nicht sofort auf. Es besteht aus zwei dünnen knöchernen Spangen, die von der unteren Fläche des Hinterendes des betreffenden Kaudalwirbels entspringen und stark nach hinten geneigt sind. Beide Spangen endigen frei, ohne sich miteinander mit ihren distalen Enden zu vereinigen. Der zweite und die nächstfolgenden Hämalbögen sind bedeutend stärker entwickelt, breit und von annähernd dachgiebelähnlicher Gestalt, so daß sie mit dem ersten Bogen niemals verwechselt werden können. Bei allen 10 Tritonen mit dem XV. Wirbel als Sakrum, die von mir nach dieser Richtung hin untersucht wurden, sitzt der erste Hämalbogen am zweiten Kaudalwirbel (= 17. Körperwirbel), während unter den 14 Exemplaren mit dem XIV. Wirbel als Sakrum nur ein Individuum die ersten Haemapophysen am dritten Kaudal(= 17. Körper)wirbel besitzt. Bei andern 13 Tieren sind sie am zweiten *Caudalis* (also am 16. Körperwirbel) befestigt. Wir dürfen also wohl behaupten, daß bei *Triton taeniatus* zwischen der segmentalen Lage des Sakrums und einer solchen des ersten Hämalbogens eine strenge Korrelation besteht, — eine Feststellung, welche mit den von anderen Forschern an verschiedenen Tierarten (*Salamandra* ²⁰⁾, *Necturus* ²¹⁾, *Lacerta* ²²⁾, ²³⁾, *Myr-*

20) C. Claus, Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitz.-Ber. d. mathem.-naturw. Klasse d. K. Akad. Wien, 74. Bd., I. Abt. 1876.

21) G. H. Parker, Variations in the vertebral Column of *Necturus*. Anat. Anz. Bd. 11, 1896. (Zitiert nach G. Schwalbes Jahresberichten, N. F. II. Bd. 1. Abt. 1897.)

22) K. Kühne, Über die Variationen der Wirbelsäule und der Extremitätenplexus bei *Lacerta viridis* Gessn. und *Lacerta agilis* Linn. Morph. Jahrb. Bd. 46, 1913.

23) K. Kühne, Über die Variationen der Wirbelsäule, des Brustkorbes und der Extremitätenplexus bei *Lacerta muralis* Dum. u. Bibr. und *Lacerta vivipara* Jacq. Morph. Jahrb. Bd. 49, 1915.

*mecophaga*³⁾, *Echidna*^{24), 25)} gemachten Beobachtungen im besten Einklang steht. Auf dieses Thema kommen wir noch einmal in einem andern Zusammenhang zu sprechen.

Unter allen genannten Individuen sind mir nur zweimal freie Rippen am ersten *Caudalis* begegnet. Das Tier mit dem ersten Hämalbogen am 3. *Caudalis* besitzt beiderseits am 1. *Caudalis* gut entwickelte Rippen. Ein anderes Tier, ebenfalls mit dem XIV. Wirbel als Sakrum, hat am ersten Kaudalwirbel nur eine freie Rippe und zwar rechts, links aber einen typischen Querfortsatz.

3. Myologische Beobachtungen.

Die ventrale Rumpfmuskulatur der geschwänzten Amphibien fand ihre ausführliche Bearbeitung in der Publikation F. Maurers²⁶⁾ vom Jahre 1892. Die Angaben,

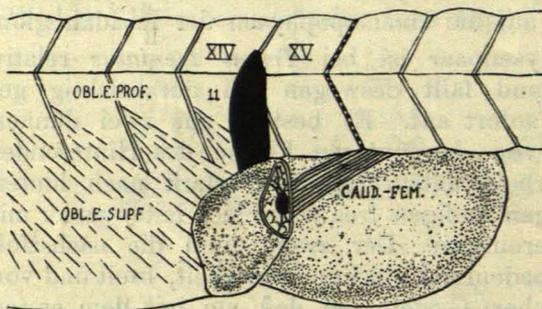


Abb. 2. *Triton taeniatus*. Muskulatur der Sakralregion von außen. Linke Seite. Obl. e. prof. — *Obliquus externus profundus*; Obl. e. sup. — *Obliquus ext. superficialis*; 11 — die elften Segmente dieser beiden Muskeln; Caud.-fem. — *Caudali-femoralis*, angrenzend an die das XV. Körpersegment von hinten abgrenzende, hier ähnlich wie in andern Abbildungen schwarz-weiß gefeldert gekennzeichnete Myosepte. Ilium schwarz gehalten. Es verläuft hier senkrecht und berührt die zwischen den Körpersegmenten XIV und XV gelegene Myosepte. Das Schema bezieht sich auf ein Individuum mit Wirbel XIV als Sakrum. Diese, sowie alle nachfolgenden Originalzeichnungen sind von Herrn Assist. W. Melders ausgeführt.

welche wir hier für *Triton* finden, beziehen sich jedoch hauptsächlich auf den Kammolch (*T. cristatus*), während von den anderen europäischen Repräsentanten dieser Gattung gesagt wird, daß sie jenem vollkommen gleichen. Für unser Untersuchungsobjekt, *Triton taeniatus*, paßt jedoch die für *T. cristatus* gegebene Beschreibung nur teilweise, so daß seine spezifischen Bauverhältnisse eine selbständige, wenn auch eine kurze Darstellung erheischen.

Ich wähle zur genauen Schilderung den einfacheren Fall, wie er uns vorliegt, wenn von dem

Hinterhaupt bis zum Oberende des Iliums 14 Muskelsegmente (Myomere) angetroffen werden. Ihre dorsalen Hälften sind ganz gleichartig ausgebildet

24) G. P. Frets, Über die Entwicklung der Wirbelsäule von *Echidna hystrix*. I. Über die Varietäten der Wirbelsäule bei erwachsenen *Echidnae*. Morph. Jahrb. Bd. 38, 1908.

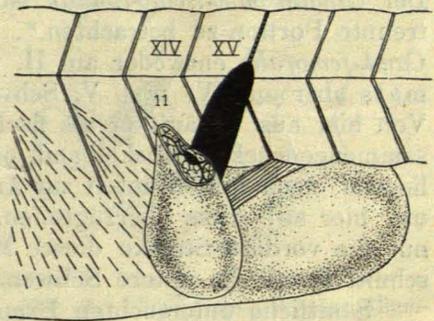
25) G. P. Frets, Über die Entwicklung der Wirbelsäule von *Echidna hystrix*. II. Einiges aus der embryonalen Entwicklung. Morph. Jahrb., Bd. 39, 1909.

26) F. Maurer, Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. 18, 1892.

und durch Myosepten von einander getrennt. Die Muskelfasern des ersten Myomers inserieren vorne am Hinterhaupt. Das primitive segmentale Verhalten dieses Rückenmuskels gestattet uns sehr leicht festzustellen, welche segmentale Lage das Ilium und somit das Sakrum jederseits des Tierkörpers einnimmt.

Ventral von der den Rückenmuskel nach unten zu abgrenzenden Seitenlinie befindet sich als die oberflächlichste Lage der seitlichen Bauchmuskulatur der äußerst dünne *Musculus obliquus externus superficialis*. Unter ihm liegt der beim ersten Anblick durch seine deutliche Segmentierung auffallende *M. obliquus externus profundus*. Der *Obl. ext. superficialis* entspringt in mehreren (der Anzahl der ihn bildenden Myomeren entsprechenden) Zacken von den oberen Partien der aus der Körperwand unter die Haut heraustretenden freien Rippen; er ist durch keine Septen geteilt und hat, wie Maurer richtig betont, nur in seinem Zackenursprung den segmentierten Charakter bewahrt. Auf diese Weise liegt in jedem Körpersegment sein eigener,

Abb. 3. *Triton taeniatus*. Muskulatur der Sakralregion von außen. Linke Seite. Bezeichnungen wie in Abb. 2. „Schräg“ verlaufendes Ilium berührt die das XV. Körpersegment von hinten abgrenzende Myosepte. Das Schema bezieht sich auf ein Individuum mit Wirbel XV als Sakrum.



fächerartig nach hinten unten ausstrahlender Bündel unseres Muskels, „dessen Fasern stets in ein nächsthinteres Segment übergreifen“. Bei *Triton taeniatus*, oder jedenfalls bei der mir zur Untersuchung vorgelegenen Lokalrasse des *Taeniatus*, besitzt der *Obl. ext. superf.* in jedem einschlägigen Körpersegment nicht nur bedeutend dünnere, sondern auch merklich schmalere Muskelzacken und -bündel als dies bei *Triton cristatus* der Fall ist. Diese schmale Form der segmentalen Bestandteile des Muskels erleichtert deren Zählung ganz beträchtlich. Ich habe ihrer stets elf gefunden, und zwar entspringen sie von den Rippen II bis XII; auf diese Weise gehören sie dem IV. bis zum XIV. Körpersegment an. Der elfte, letzte Zacken ist merklich kleiner als die anderen und entspringt fast von der äußersten Spitze der XII. Rippe, etwa von der halben Höhe der den XIII. und XIV. Körpersegment trennenden Myosepte; der Zacken setzt sich in einen schwächtigen Muskelfächer nach hinten unten fort, welcher mit seinem Hinterrand zum Basalende des Iliums zieht, ohne dieses Beckenelement je zu überlagern.

Auch der *Obl. ext. profundus* dehnt sich über die Körpersegmente IV—XIV aus, um dann direkt in die Schwanzmuskulatur überzugehen. Seine deutlichen, rippenführenden Myosepten teilen ihn in elf von vorn oben nach hinten unten geneigte Segmente, die im hintern Rumpfabschnitt durch ihre Größe und den Neigungswinkel den ventralen Myomeren des Schwanzes außerordentlich ähneln.

Von den Muskeln, deren topographische Verhältnisse uns hier besonders interessieren, müssen wir noch den die Kloakenwülste umgebenden *M. caudali-femoralis* näher kennen lernen. Für *Urodela* charakterisiert ihn C. K. Hoffmann²⁷⁾ wie folgt: „*Caudali-femoralis* (*pyriformis*). Ein kräftig entwickelter Muskel, der gemeinschaftlich mit dem *Caudali-pubo-ischio-tibialis* verwachsen, von den unteren Bogen des vierten und fünften Schwanzwirbels entspringt und sich an die *Crista femoris* ansetzt. Dieser Muskel ist höchstwahrscheinlich als ein Homologon des menschlichen *Pyriformis* zu betrachten. Er unterscheidet sich jedoch von diesem, indem er hier nicht, wie bei dem Menschen, vom Sakrum entspringt, sondern von den Schwanzwirbeln. Der *Caudali-pubo-ischio-tibialis* ist als eine von diesem Muskel abgetrennte Portion zu betrachten.“ Bei *T. taeniatus* fand ich, daß der *Caud.-femoralis* entweder am II. und III. oder am III. und IV., niemals aber am IV. und V. Schwanzwirbel seinen Ursprung nimmt. Von hier aus verläuft er als flaches, in latero-medialer Richtung zusammengedrücktes Muskelband, oberhalb des *Caudali-pubo-ischio-tibialis* liegend, nach hinten unten zur Anheftungsstelle der Hinterextremität, um hier auf diese überzugreifen. Am abgehäuteten Tier sieht man nur die vordere Strecke dieses Muskels, während sein hinterer Abschnitt durch die untere Schwanzmuskulatur bedeckt ist.

Sämtliche untersuchten Exemplare konnten auf Grund der topographischen Verhältnisse der Sakralregion in zwei verschiedene Typen eingeteilt werden.

Erster Typus. 14 Körpersegmente bis zum Oberende des Iliums. Das stabförmige, seitlich etwas abgeplattete Ilium liegt ziemlich genau senkrecht. Sein oberes, knorpelig bleibendes Ende bedeckt die Myosepte, welche das XI. letzte Myomer des *Obl. ext. profundus* von hinten begrenzt und so von der Schwanzmuskulatur trennt. Der größte Teil des Iliums liegt jedoch dem XI. *Profundus*-Myomer solcherart auf, daß dessen hintere Partie teilweise verdeckt wird, und das Ilium selbst, was seine segmentale Lage anbetrifft, fast mit seiner ganzen Länge dem XIV. Körpersegment anzugehören scheint. Der XI. Abschnitt des *Obl. ext. superficialis* liegt auf dem vordern unteren Winkel des XIV. Körpersegments (= 11. Myomer des *Obl. e. prof.*) und berührt mit seiner hintersten Partie den unteren Teil des Iliums. Der *Caudali-femoralis* tritt aus der Schwanzmuskulatur hervor ungefähr auf der Höhe der zwischen dem XV. und XVI. Körpersegment

27) C. K. Hoffmann, Amphibien. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 1873—1878.

ziehenden Myosepte. Diese Myosepte ist in unseren myologischen Abbildungen durch schwarz-weiße Felderung kenntlich gemacht.

Zweiter Typus. 15 Körpersegmente bis zum Oberende des Iliums. Das Ilium hat seine senkrechte Lage mit einer stark geneigten vertauscht. Es erstreckt sich jetzt von vorn unten nach hinten oben, bedeckt und durchquert in schräger Richtung die untere Partie der zwischen dem 11. *Profundus*-Segment und der Kaudalmuskulatur liegenden Myosepte. Die Hauptmasse des Iliums befindet sich im XV. Körpersegment, dessen ventraler, unterhalb der Seitenlinie liegender Teil durch das genannte Beckenelement in diagonaler Richtung ebenfalls von vorn unten nach hinten oben durchquert wird. Das obere Iliumende berührt jetzt jene Myosepte, welche unten durch die Austrittsstelle des *Caudalifemoralis* markiert ist. Sie ist dieselbe, das XV. Körpersegment von

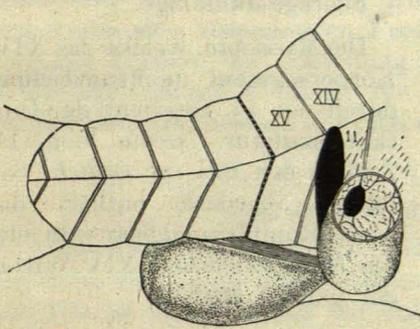


Abb. 4. *Triton taeniatus*. Muskulatur der Sakralregion von außen. Rechte Seite. Senkrechte Iliumlage, entspricht der Ausbildung des XIV. Wirbels rechterseits als Sakralis.

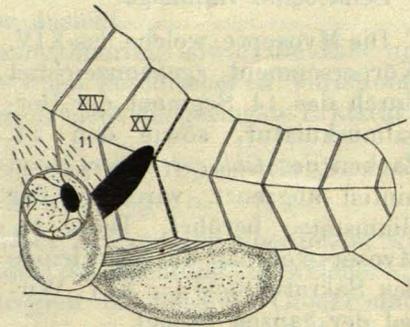


Abb. 5. Dasselbe Individuum wie in Abb. 4. Linke Seite. Schräge Iliumlage, entspricht der Ausbildung des XV. Wirbels linkerseits als Sakralis.

hinten abschließende Myosepte, der wir im oben beschriebenen ersten Typus bereits begegnet sind. Der untere, basale Teil des Iliums hat aber seine Lage nicht gewechselt. Wie durch einfache Zählung leicht festgestellt werden kann, liegt er immer noch im XIV. Körpersegment (= 11. Myomer des *Obl. e. prof.*). Auch der 11. Zacken des *Obl. ext. superficialis* erleichtert durch sein konservatives Verhalten den Nachweis dieser unveränderten segmentalen Lage, denn dem XV. Körpersegment kommt niemals ein *Superficialis*-Element zu.

Nachdem nun alle myologisch untersuchten Tiere unter Anwendung der oben erwähnten Methode durchsichtig gemacht wurden, hat sich meine nach und nach gereifte Überzeugung, daß wir es bei dieser Variation der Iliumlage (entweder senkrecht oder schräg) mit den Begleiterscheinungen der Regionenwanderungen zu tun haben, sofort bestätigt. Alle Fälle mit der „senkrechten“ Iliumlage (erster Typus) erwiesen sich als den Individuen mit dem XIV. Wirbel als

Sakrum angehörend, während die „schräge“ Iliumlage (zweiter Typus) nur Tieren mit dem XV. Wirbel als *Sacralis* eigen ist.

Bei einem Exemplar fanden sich asymmetrische Verhältnisse vor, indem auf einer Seite der senkrechte Typus, auf der anderen aber der schräge verwirklicht ist. Dieses Tier besitzt auch dementsprechend ein asymmetrisch ausgebildetes Sakrum; es wird das Becken links vom XIV. und rechts vom XV. Wirbel getragen. Ein anderes Tier zeigt gerade umgekehrte Verhältnisse (vgl. Abb. 4 und 5).

Durch die gleichzeitige Berücksichtigung der myologischen und der nach dem Durchsichtigmachen klar liegenden osteologischen Verhältnisse läßt sich nun für *Triton taeniatus* folgendes ganz sicher angeben.

Erster Typus

Senkrechte Iliumlage.

Die Myosepte, welche das XIV. Körpersegment (gekennzeichnet durch das 14. Segment der Dorsalmuskulatur, sowie den 11. Zacken des *Obl. ext. superf.*) von hinten abgrenzt, wird von der Iliumspitze berührt. Diese 14. Myosepte enthält die Sakralrippe des Sakralwirbels (= XIV. Wirbel der ganzen Reihe).

Die Myosepte, welche das XV. Körpersegment (gekennzeichnet durch das 15. Segment der Dorsalmuskulatur, sowie dadurch, daß es das erste von *Obl. ext. superf.* freie Segment ist) von hinten begrenzt und durch den Austritt in ihrer Nähe des *Caudali-femoralis* auffällt, enthält die Querfortsätze des 1. Kaudalwirbels (= XV. Wirbel der ganzen Reihe).

Zweiter Typus

Schräge Iliumlage.

Die Myosepte, welche das XIV. Körpersegment (gekennzeichnet durch das 14. Segment der Dorsalmuskulatur, sowie den 11. Zacken des *Obl. ext. superf.*) von hinten abgrenzt, enthält das letzte Rumpfrippenpaar vom letzten Rumpfwirbel (= XIV. Wirbel der ganzen Reihe).

Die Myosepte, welche das XV. Körpersegment (gekennzeichnet durch das 15. Segment der Dorsalmuskulatur, sowie dadurch, daß es das erste von *Obl. ext. superf.* unbedeckte Segment ist) von hinten begrenzt und durch den Austritt in ihrer Nähe des *Caud. femoralis* auffällt, wird von der Iliumspitze berührt. Diese 15. Myosepte enthält die Sakralrippen des Sakralwirbels (= XV. Wirbel der ganzen Reihe).

4. Zusammenfassung über die Umformungen der Wirbelsäuleregionen.

Unsere Beobachtungen am *Triton taeniatus* können in zwei Sätzen zusammengefaßt werden: der Sakralwirbel unseres ersten Typus (13 Präsakralwirbel) und der letzte Rumpfwirbel des zweiten Typus

(14 Präsakralwirbel) sind identisch im Sinne spezieller Homologie, da sie zwischen denselben, morphologisch und topographisch leicht feststellbaren Körpersegmenten XIV und XV liegen. Der erste Kaudalwirbel unseres ersten Typus und der Sakralwirbel des zweiten Typus sind identisch, da sie zwischen denselben, leicht feststellbaren Körpersegmenten XV und XVI liegen.

Auf Grund dieser Befunde muß dem XIV. Wirbel die Fähigkeit zugesprochen werden, sich je nach der Art embryonaler morphogenetischer Reize als ein *Lumbalis* oder ein *Sacralis* zu entwickeln, während der XV. Wirbel die Potenz in sich enthält, je nach Umständen ein *Sacralis* oder ein *Caudalis* zu werden. Ist dem aber so, so darf durch unsere Feststellung die Rosenberg-Solgersche Umformungstheorie als bewiesen betrachtet werden. Soweit freilich, als man überhaupt die Resultate vergleichend-anatomischer Forschung für zwingend zur Annahme analoger, in der Phylogenie der Arten sich abspielenden Prozesse ansieht.

Die Theorie der Umteilung (Noniustheorie), sowie die Ein- und Ausschaltungstheorie bieten für die oben beschriebenen Variationen in den Bauverhältnissen der Sakralregion nicht die geringste Erklärung.

5. Die mutmaßliche Richtung der phylogenetischen Wanderung der Sakralregion.

Bevor wir zum zweiten Teil dieser Abhandlung übergehen, will ich noch die Frage kurz berühren nach der Richtung, in welcher die phyletische Verschiebung der Sakralregion bei unserem Objekt stattfindet. Die Schwierigkeiten, welche bei der Behandlung ähnlicher Fragen auftauchen, leuchten sofort ein, wenn wir auch nur einige diesbezügliche Versuche kennen lernen.

So glaubt Rosenberg für *Myrmecophaga* auf die kranialwärts gerichtete Umformung schließen zu können aus dem Umstande, daß der Zustand der höchsten Differenzierung der *Processus articulares* sich in der Lumbalregion findet, die früheren Stufen aber an den nächst kranial gelegenen Dorsalwirbeln beobachtet werden; und zwar wiederum so, daß die ersten Anfänge einer Umgestaltung an den am meisten kranial gelegenen Brustwirbeln vorkommen.

Für solche Eidechsenarten, bei welchen die Extremitäten reduziert sind und sich gleichzeitig weit hinten am Körper befinden, läßt sich nach Kühnes Dafürhalten aus der allgemein herrschenden Auffassung, daß diese Reptilien von solchen Formen abstammen, welche wohlentwickelte Gliedmaßen besaßen, der Schluß ziehen, daß hier eine kaudalwärts gerichtete Wanderung stattgefunden hat. Denn alle wohlentwickelte Extremitäten besitzenden Eidechsen, die als Vorfahren der „reduzierten“ Arten in Frage kommen, haben eine bedeutend kürzere Rumpfwirbelsäule.

Für andere, nichtreduzierte Eidechsen-Arten bedient sich Kühne einer anderen Methode. Da „bei manchen unserer Eidechsen, die abgesehen

von *Sphenodon* die primitivste Form der lebenden Reptilien zeigen“, das Sacrum sich an der Stelle der Wirbel 30 und 31 befindet, und unter Eidechsen die sakrale Lage zwischen Wirbel 20 (*Chamaeleon*) und Wirbel 40 (*Scincus*) schwankt, so dürfe angenommen werden, „etwa Wirbel 30 und 31 seien die beiden ältesten Sakralwirbel gewesen“. Demnach würde die Hinterextremität von *Lacerta viridis*, *L. agilis*, *L. muralis* und *L. vivipara* nach dem Kopfe zu wandern, denn ihre Sacrumlage schwankt bis zum 26. Rumpfwirbel.

Als Richtung, in welcher die hintere Extremität (*Plexus sacralis*) von *Triton taeniatus* wandert, ist nach Adolphi die kraniale anzunehmen, weil den primitiven Perennibranchiaten und Derotrematen eine mehr kaudale Lage zukommt als höheren Urodelen.

Es ist nun interessant, daß man auf Grund einer ganz anderen Überlegung zu demselben Ergebnis wie Adolphi gelangt.

Es ist eine seit längerer Zeit bekannte Tatsache, daß das Männchen auf Grund seiner größeren Variabilität dem Weibchen in der Entwicklung vorseilt und den weiter fortgeschrittenen, meistens auch morphologisch höheren Typus bezeichnet. Diese männliche Präponderanz in der phyletischen Entwicklung ist „in den letzten Jahrzehnten durch sehr viele Beobachtungen gestützt und auch auf den Menschen ausgedehnt worden“ (L. Plate, 1913)²⁸⁾. Besteht sie aber zurecht, so gewinnen wir in dieser Regel²⁹⁾ eine neue Handhabe zur Beleuchtung unserer Frage. Unter den auf ihr Geschlecht untersuchten Individuen befanden sich in meinem Untersuchungsmaterial 11 Männchen und 14 Weibchen. Während nun unter letzteren auf 7 Tiere mit dem XIV. Wirbel als Sakrum (kraniale Lage) 7 andere mit dem XV. Wirbel als Sakrum (kaudale Lage) kommen, finde ich unter den Männchen ganze 8 Exemplare mit der kranialen Lage des Sakralwirbels. Da die kraniale Lage somit bei den Männchen bedeutend häufiger vorkommt als bei den Weibchen, so darf diese Lage als weiter fortgeschrittene, vorausgeeilte betrachtet werden. Die phyletische Wanderung der Hinterextremitäten und des Sakrums vollzieht sich danach kranialwärts.

Die von mir soeben angeführten Zahlen sind jedoch noch allzu klein, um aus ihnen sichere Schlüsse ziehen zu können. Ich behalte mir daher vor, diese Frage an einem bedeutend größeren Material nachzuprüfen.

Bei der Annahme der kranialwärts fortschreitenden Sakrumwanderung erklärt sich die schräge Lage des Iliums in unserem zweiten Typus aus der Verspätung dieses Beckenteiles im Vergleich mit der Verschiebung der ventralen Beckenteile, des Pubis und des Ischiums. Wie erinnerlich, befindet sich die untere Iliumpartie und mit ihr die Pubo-Ischiumplatte bei allen Exemplaren des zweiten Typus stets in derselben, mehr kranial vorgeschobenen Lage. Bei der topographischen Diskordanz zwischen den ventralen und dorsalen Becken-

28) L. Plate, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung, 1913.

29) Es ist freilich manche Ausnahme bekannt.



elementen muß an der Insertionsstelle des Iliums an die Sakralrippe ein verstärkter Zug in der Richtung nach vorn existieren, und gerade damit erkläre ich mir die Ausbildung eines größeren, nach hinten offenen Winkels zwischen der Sakralrippe und der Hauptachse des XV. Wirbels als Sakrum.

Ein ähnlicher Zugreiz würde freilich anzunehmen sein, falls die Wanderung nach hinten stattfinden sollte. Nur wäre dann nicht das Ilium, sondern die Pubo-Ischiumplatte als der sich verspätende Beckenteil zu bezeichnen.

II. Die Isopotenz allgemein homologer Körperteile.

A. Die entwicklungsmechanische Grundlage der Umformungen der Wirbelsäuleregionen.

1. Diesbezügliche Schlüsse aus der Asymmetrie der Sakralregion und anderer Abschnitte der Säule.

Schon älteren Autoren war es bekannt, daß bei geschwänzten Amphibien zuweilen eine asymmetrische Bildung der Sakralregion vorkommt. So erwähnt Claus²⁰⁾ eine von R. Owen (1866) zitierte Notiz G. Cuviers, daß er bei *Salamandra atra* auf eine asymmetrische Lage gestoßen ist, bei welcher das Ilium rechts am XVII., links aber am XVI. befestigt war. Ferner führt M. v. Davidoff (1884)³⁰⁾ eine Angabe von Duméril und Bibron (1841) an, daß bei *Salamandra* das Becken nicht immer von nur einem Wirbel getragen wird, daß es auch manchmal mit dem XVI. und XVII. Wirbel gleichzeitig im Zusammenhang stehen kann.

„Daß das Becken bei einem geschwänzten Batrachier nicht an den beiderseitigen rippenähnlichen Knochen eines und desselben Wirbels, sondern an den einander entgegengesetzten Pleurapophysen zweier hintereinander liegenden Wirbel befestigt sein könne“, schreibt 1864 J. Hyrtl³¹⁾, „wurde bisher nur einmal von A. S. Schultze (1818) bei *Triton cristatus* beobachtet. Das Becken war links am 16., rechts am 17. Wirbel fixiert“. Auch fand Hyrtl in einer von Schmidt, Goddart und van der Hoeven veröffentlichten Abhandlung bei einer Skelettabbildung von *Cryptobranchus japonicus* eine ähnliche Asymmetrie. Der XXI. Wirbel trägt hier das rechte, der XXII. Wirbel das linke Ilium.

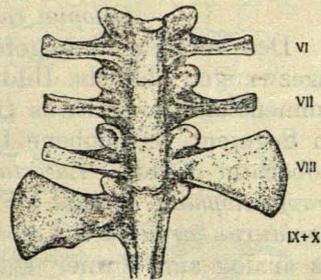


Abb. 6. *Atelopus varius* Stannius. Hinterabschnitt der Wirbelsäule in ventraler Ansicht. Römische Zahlen bezeichnen die segmentale Nummer der Wirbel. Nach G. K. Noble, 1922.

30) M. v. Davidoff, Über die Varietäten des Plexus lumbo-sacralis von *Salamandra maculosa*. Morphol. Jahrb., Bd. 9, 1884.

31) J. Hyrtl, Über Wirbelassimilation bei Amphibien. Sitz.-Ber. d. K. Akad. Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. 49, Abt. I, 1864.

Vor ca. fünfzig Jahren hat Claus (1876) mehrere Asymmetriefälle bei Amphibien beschrieben und aus der Literatur zusammengestellt. Mit den von Davidoff, Adolphi (1898), Parker, H. Bumpus (1897)³²⁾ und G. K. Noble (1922)³³⁾ angegebenen Variationen lassen sich die hierher gehörenden Fälle in nachfolgender Liste vereinigen. Durch den senkrechten Strich ist hier die linke und rechte Körperseite geschieden, die Zahlen geben die laufende Nummer des mit dem Ilium verbundenen Wirbels an:

Urodela.

Necturus maculatus (= *Menobranchnus lateralis*) — 19/20,
20/19, 20/21.

Megalobatrachus maximus (= *Cryptobranchnus japonicus*)
— 20/21.

Cryptobranchnus (*Menopoma*) *alleghanensis* — 20/21.

Salamandra atra — 17/16.

Salamandra maculosa — 16/17.

Triton cristatus — 16/17.

Triton taeniatus — 14/15, 15/14.

Anura.

Atelopus varius 8/9 (vgl. Abb. 6).

Den vorstehend angeführten Fällen bei Amphibien reihen sich ungezwungen ähnliche Bildungen bei Reptilien an. Der fleißigen Zusammenstellung Kühnes (1915) entnehme ich, daß die einseitig um ein Segment verschobene Lage des Sacrums bei folgenden Eidechsen beobachtet wurde: *Lacerta muralis*, *L. vivipara*, *Ophurus torquatus*, *Grammatophora barbata* (= *Amphibolurus barbatus*), *Iguana tuberculata*, *Tropidurus torquatus*. Vgl. hierzu Abb. 7 B, D, E, G und 8 F, H, K. Als analog sind ferner solche Sakrumvariationen zu betrachten, bei welchen die asymmetrische Verschiebung des Sakrums wegen der unvollständigen Verwandlung einer der vorderen Sakralrippen in die Lumbalrippe (oder umgekehrt der unvollständigen Umbildung einer Lumbalrippe in einen Beckenträger) weniger deutlich hervortritt. Hier sind zu nennen *Lacerta muralis*, *L. viridis*, *L. agilis*, *L. Simonyi*, *L. (Chrysolamprus) ocellata*, *Haplocercus spinosus*, *Molochus horridus*, *Phrynosoma Douglasii*, *Otenodus (Tupinambis) nigropunctatus*. Siehe hierzu Abb. 8 D.

Auch andere Wirbelsäuleregionen können asymmetrisch ausgebildet sein. Einen besonders lehrreichen Fall hat Kühne (1915) über *Lacerta muralis* mitgeteilt.

Diese Eidechse besitzt an den ersten 3 Wirbeln keine selbständigen Rippen. Das erste freie Rippenpaar sitzt gewöhnlich am 4. Wirbel.

32) H. C. Bumpus, A contribution to the study of variation (Skeletal variations of *Necturus maculatus* Ref.). Journ. of Morphology, ed by Whitman, Vol. 12, 1897. (Zitiert nach Schwalbes Jahresber. über Anat. u. Entwgesch. N. F. 3. Bd.)

33) G. K. Noble, The Phylogenie of Salientia. I.-The Osteology and the Thigh Musculature; Their Bearing on Classification and Phylogeny. Bull. of the Amer. Mus. of Nat. History, vol. 46, 1922.

Der 4.—8. Wirbel tragen beiderseits je eine Rippe, die das Sternum nicht erreicht. Die Rippen des 4., 5. und 6. Wirbels unterscheiden sich stark von den nächstfolgenden, da sie kurz und abgeplattet sind. Ihr distales, laterales Ende ist flach verbreitert und bleibt knorpelig. Der knorpelige Teil endigt mit zwei fast rechtwinklig zueinander stehenden Ästen, von denen der eine nach außen und unten, der andere nach hinten gerichtet ist. Die Rippen des 7. und 8. Wirbels sind meist unvermittelt doppelt so lang als die vorhergehenden und bilden schlanke Knochenspangen, die das Sternum noch nicht erreichen. Von den 199 von Kühne untersuchten Exemplaren von *Lacerta muralis* zeigte nun ein Exemplar in dieser Hinsicht ein abweichendes Verhalten, indem Wirbel 4 nur auf der rechten Seite eine freie be-

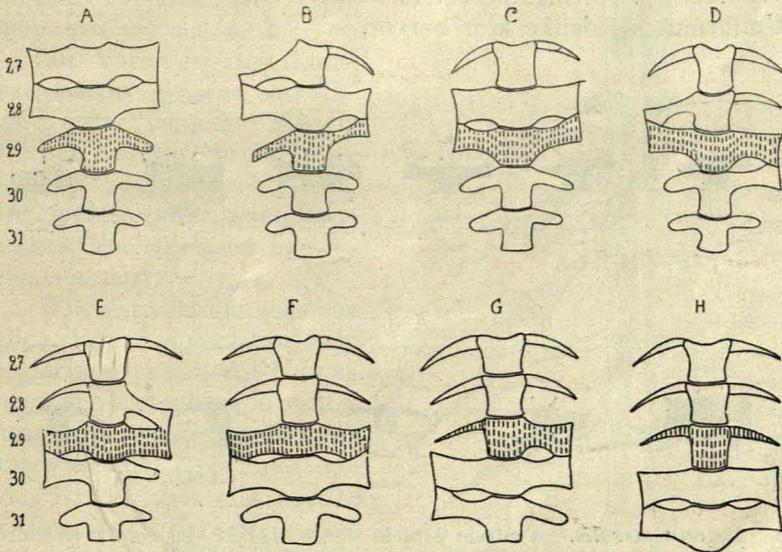


Abb. 7. *Lacerta vivipara*. Ventrale Ansicht der Wirbel 27—31 bei 8 verschiedenen Exemplaren. Nach K. Kühne (1915), verändert.

wegliche Rippe besaß, auf der linken Seite aber sich wie die vorhergehenden Halswirbel verhielt. In Abb. 9 ist der betreffende Fall abgebildet. Die Rippen des 5. und 6. Wirbels sind beiderseits kurz und enden verbreitert. Der 7. Wirbel hat rechterseits eine lange schlanke Rippe, wie es für ihn typisch ist, linkerseits aber ist die Rippe kurz und entspricht in Form und Größe den vorhergehenden Rippen. Die Rippen des 8. Wirbels sind beiderseits normal.

Eine solche asymmetrische Ausbildung der Wirbelsäuleregionen kann naturgemäß niemals durch eine noniusartig ausgeglichene Vermehrung oder Verminderung der Wirbelzahl in den einzelnen Regionen oder durch eine Ein- bzw. Ausschaltung verursacht worden sein. Dies leuchtete schon Claus ein, indem er schrieb: „Für diese tatsächlich stattfindende Bewegung des Darmbeines in der hinteren Grenzgegend

des Rumpfes glaube ich eine Reihe unzweideutiger Beweise vorlegen zu können. Anstoß zu den mitzuteilenden Beobachtungen gab mir der Vergleich von zwei in der hiesigen Sammlung aufgestellten *Menopona*-Skeletten, von denen das eine die von Hyrtl beschriebene asymmetrische Gestaltung des vorderen Kaudalwirbels zeigt. Diese und ähnliche für mehrere Eidechsen nachgewiesene Asymmetrien, die zwar unter den Begriff der „Assimilation“ subsumiert, damit aber in ihrer Bedeutung noch keineswegs verstanden waren, legten mir den Gedanken nahe, daß es sich bei diesen Bildungen nicht etwa um abnorme Mißgestaltungen, sondern um allmähliche Verschiebungen des *Os ileum* handelt, welche ein Vorwärtsrücken des Kreuzbeins vorbereiten, und mit einer regelrechten Lagenveränderung desselben als Übergangsstufen in Verbindung zu bringen sein möchten.“ Aus diesen Worten geht der Umformungsgedanke klar hervor.

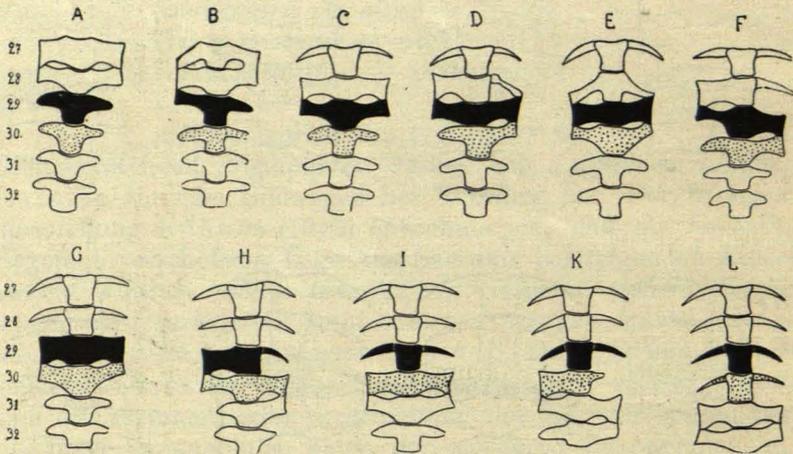


Abb. 8. *Lacerta muralis*. Ventrale Ansicht der Wirbel 27—32 bei 11 verschiedenen Exemplaren. Nach K. Kühne (1915), verändert.

Ich möchte hier den Schwerpunkt aller mitgeteilten Befunde auf die Feststellung verlegen, daß nicht selten die die neue Funktion übernehmenden Wirbelteile und Rippen eine den typischen Elementen der nachgeahmten angrenzenden Region täuschend ähnliche Umgestaltung erfahren. Dieser Umstand aber spricht deutlich für das Bestehen eines gleich reichen Schatzes der formbildenden Potenzen in den Wirbeln benachbarter Regionen. Vgl. für Amphibien Abb. 6, für Reptilien Abb. 7 G und 8 H.

2. Folgerungen aus der Rosenberg-Solgerschen Theorie.

a) Bisherige Ansichten.

Zwingen manche Asymmetriefälle der Wirbelsäule zur Annahme latenter fremdregionaler Potenzen in den mitbeteiligten Wirbeln, so

ist ohne weiteres klar, daß die Rosenberg-Solgersche Umformungstheorie ohne eine solche Annahme überhaupt nicht denkbar ist. In richtiger Einschätzung dieser Sachlage gehen die Anhänger unserer Theorie nicht zu weit, wenn sie den Wirbeln die Fähigkeit zusprechen, die ihnen gewöhnlich nicht zukommenden Teile neu zu bilden.

So findet Fréts (1908), daß beim häufigen Zusammentreffen im menschlichen Skelett einer ersten rudimentären Rippe mit 13 Brustrippen, oder einer Halsrippe mit 11 Brustrippen als „wirksames Moment“ „die Möglichkeit der Bildung von Teilen — welche einem Körperteile für gewöhnlich abgehen, welche jedoch benachbarten Teilen zukommen — unter dem Einflusse der anderen topographischen Verhältnisse“ angenommen werden muß.

Die Variation der Lumbalregion der *Echidna* betrachtend sagt derselbe Autor, „Wirbel, welche sonst keine *Processus laterales* besitzen, können diese unter besonderen äußeren Verhältnissen hervorbringen lassen“.

Wie wir bereits gesehen haben, liegt bei verschiedenen Tierformen der erste Hämabogen der Kaudalregion weiter nach vorn, wenn das Sakrum weiter kranial liegt, und umgekehrt, so daß mit andern Worten, beide Verschiebungen die gleiche Richtung einschlagen, wodurch der segmentale Abstand zwischen der Sakralregion und dem

Hämabogen gleich groß verbleibt. Claus folgert hieraus für *Salamandra*: wandert das Sakrum nach dem Kopfe zu, so müssen wir annehmen, daß bereits verlustig gegangene Hämaphysen von neuem gebildet werden. Während er nicht einsehen kann, wie eine derartige Neubildung zustande käme und daher die Wanderung der Sakralregion dem Schwanzende zu für wahrscheinlicher hält, will es Adolphi (1898) scheinen, daß, solange nicht der Gegenbeweis geliefert ist, mit der Möglichkeit einer derartigen Neubildung gerechnet werden darf.

Noch bestimmter äußert sich Fréts (1909): „Es scheint“, „daß bei *Echidna* die Hämaphysen nicht weiter kranialwärts angelegt werden, als sie sich bei erwachsenen Formen zeigen, und die Hämaphyse, welche bei progressiven Formen auftritt, kann somit

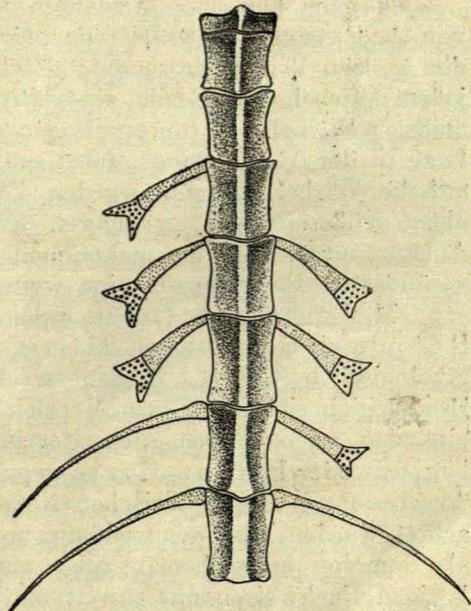


Abb. 9. *Lacerta muralis*. Wirbel 1—8 in ventraler Ansicht. Nach K. Kühne (1915), verändert. Knorpel grob punktiert, Knochen durch feine Punktierung bezeichnet.

nicht als aus einer embryonal vorübergehend vorhandenen Bildung entstanden aufgefaßt werden, sondern es bleibt nur die Deutung übrig, daß der angrenzende Kaudalwirbel die Potenz hat, um unter dem Einfluß anderer topographischer Verhältnisse eine Hämapophyse zur Ausbildung zu bringen.“

Auch nach Kühnes Überzeugung zwingt ^{ung} nur die intensive Korrelation zwischen der wechselnden Sakrumlage und dem Bildungsort des ersten Hämalbogens auf eine innere Notwendigkeit zu schließen, die ersten unteren Bogen in einer genau bestimmten Entfernung vom Sakrum entstehen zu lassen.

Zu ganz ähnlichen Ansichten kommt du Toit, indem er eine von A. Paterson (1893)³⁴⁾ nur für Rippen gemachte Annahme auf den ganzen Wirbel anwendet. Nach seinem Dafürhalten müssen wir jedem Wirbel den Besitz eines Rippenelementes, sowie der Anlage anderer Wirbelteile (untere Bogen usw.) zusprechen. „Je nach der Lage in der Wirbelreihe“, führt er aus, „und nach den Reizen, die auf die Wirbel ausgeübt werden, können diese latenten Anlagen zu einer größeren oder geringeren Entfaltung gelangen. Sobald eine Anlage zur Ausbildung gekommen ist, kann sie entsprechend den veränderten Bedingungen eine weitere Umformung erleiden.“

M. Fürbringer (1879), welchem wir den weiteren Ausbau der Rosenberg-Solgerschen Theorie, besonders auf dem neurologisch-myologischen Gebiet, verdanken, hat, um unsere Einsicht in die Homologiebeziehungen beim Vergleich verschiedener Individuen untereinander zu vertiefen, den Begriff der imitatorischen Homologie³⁵⁾ oder Parhomologie geprägt. „Während nach den früheren Anschauungen die motorischen Nerven als vollständige Homologa erachtet wurden, und demnach die von ihnen versorgten Muskeln auch als homolog angesehen werden mußten, konnte es sich nach den jetzigen Nachweisen nur soweit um Homologien handeln, als aus den gleichen (gleichgezählten) Intervertebrallöchern stammende Nervenfasern die gleichen Muskeln innervierten. In allen übrigen Fällen, wo infolge der verschiedengradigen metamerischen Umbildung die Nerven bald von proximaleren, bald von distaleren Intervertebrallöchern ausgingen, war eine direkte, komplette Homologie der von ihnen innervierten Muskeln auszuschließen; die Vergleichung konnte hier nur reden von inkompletten Homologien der Muskeln“, . . . „die aber wegen der mehr oder minder vollständigen morphologischen Nachahmung zu den mehr proximalen oder mehr distalen Bildungen

34) A. M. Paterson, The human Sacrum. Scientific trans. of the R. Dublin Soc. Vol. V, 1893 (zitiert nach du Toit, 1913).

35) Fürbringer gebraucht eigentlich den Ausdruck imitatorische Homodynamie; es scheint mir jedoch, daß, da es sich bei der Anwendung dieses Begriffes stets um den Vergleich verschiedener Tierindividuen handelt, also um die Feststellung spezieller Homologien, der dem Bereich der allgemeinen Homologie entnommene Terminus Homodynamie hier nicht am Platze ist und nach dem Vorgange Ruges und anderer Autoren, durch das Wort Homologie ersetzt werden muß.

in einem engeren Verhältnisse der Homodynamie stehen, das ich als imitatorische Homodynamie oder Parhomologie bezeichnete.“

Die Resultate seiner diesbezüglichen Untersuchungen am *Plexus brachialis* führen Fürbringer zur Erkenntnis, daß die Verschmelzung der Extremitäten meistens eine metamerische Umbildung der Plexus bedingt, die, je nachdem wohin die Verschiebung sich richtet, zur Verkümmerng kaudaler und zur Neubildung kranialer Nervenfasern oder umgekehrt führt, wobei es in den entwickelten Fällen zum gänzlichen Ausschneiden der bisherigen und zur Ausbildung neuer Plexuswurzeln kommen kann. Sehr häufig kommt es dabei zu einer mehr oder weniger großen Übereinstimmung der neuen Plexusformen mit den ursprünglicheren, nur mit dem Unterschied, daß beide ungleichen Körpersegmenten angehören. Fürbringer weist noch besonders darauf hin, daß diese Ähnlichkeit so weit gehen kann, daß oft der Anschein entsteht, als ob es sich nicht um eine metamerische Umbildung, sondern um eine Konstanz der Plexus mit gleichzeitiger Ein- oder Ausschaltung vor ihnen gelegener Segmente handele.

In seinen Untersuchungen über die Verschiebungen in den Endgebieten des *Plexus lumbalis* legt G. Ruge (1893)³⁶⁾ in der bei ihm gewohnten, markanten Ausdrucksweise seine Ansicht dar über die Natur der die Verschiebung der Hinterextremitäten ermöglichenden und begleitenden morphogenetischen Vorgänge. „Bleibt die vom Rumpfe auf die Gliedmaße festgesetzte und fortdauernde Bewegung für das Integument eben durch stattfindende Verschiebungen ohne weiteres verständlich, so begegnet man bei den am Muskelsystem auftretenden Wandlungen Schwierigkeiten, da äußerlich gleich geformte und unter Umständen gleich funktionierende Muskeln wegen ihres Zusammenhanges mit ganz verschiedenen Spinalnerven nicht homologe, ihrem Wesen nach nur anders geartete Gebilde sein können. Diese Erscheinung wird bei der Annahme verständlich, daß die in den einzelnen Myomeren liegenden Keimstätten die Fähigkeit in sich tragen, bei gewissen formativen Reizzuständen nachzubilden, was ihre Nachbarn einst geformt haben, um dann auch an ihre Stelle zu treten. Dieser Vorgang von Neubildung vollzieht sich so allmählich, wie die Gliedmaßen nur langsam in mehr oral gelegene Distrikte sich hineinschieben.“ „Die Fähigkeit der Myomere zu jener formativen Imitation wird durch die Wahrnehmung etwas anschaulicher gemacht, daß Gliedmaßenmuskeln höherer Tiere meistens diplomere oder gar polymere Zusammensetzung haben, daß, indem also mindestens zwei Myomere an ihrem Aufbaue sich beteiligt haben, das eine derselben über das andere das Übergewicht hat gewinnen und dasselbe schließlich ganz hat verdrängen können. Auf diese Weise verstehen wir leicht, wie das eine Segment durch das andere übernommen werden kann. Des-

36) G. Ruge, Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des *Plexus lumbalis* der Primaten. Zeugnisse für die metamere Verkürzungen des Rumpfes bei Säugtieren. Morph. Jahrb. Bd. 20, 1893.

wegen aber, weil ein früher ganz unbeteiligtes Myomer bei jenen umgestaltenden Bewegungen im Körper an der Bildung eines bestimmten Muskelindividuums tatsächlich Anteil zu nehmen vermag, muß eben die Annahme einer den myomeren Keimstätten innewohnenden imitatorischen Bildungsenergie zu Recht bestehen bleiben.“

Resümiert man zum Schluß alle hier zur Sprache gekommenen Ansichten, so ergibt sich, daß die Anhänger der Umformungstheorie den segmentalen Teilen des axialen Skelettes, der Körpermuskulatur und des Nervensystems die Fähigkeit zusprechen, unter den Einflüssen bestimmter morphogenetischer Reize die Form der benachbarten, homologen Gebilde nachzuahmen. Diese Annahme hat nun durch den von uns gelieferten Beweis der Richtigkeit der Rosenberg-Solgerschen Theorie einen festeren Boden erhalten, und so dürfen wir den in ihr enthaltenen und von ihren Anhängern oft geäußerten Gedanken über die Existenz gewisser latenter Potenzen in den erwähnten metameren Teilen zu vertiefen suchen.

b) Die Isopotenz der Wirbel.

Kehren wir zuerst zu unserem Untersuchungsobjekt, *Triton taeniatus*, zurück. Den Umwandlungen in den Sakralwirbel sind bei dieser Molchart drei Wirbel (XIV—XVI) unterworfen, oder wenn wir nur die im Baltikum vorkommende Rasse berücksichtigen, sind es derer zwei: der XIV. und der XV. Unter den 208 Fällen der symmetrischen Sakrumbildung (181 Adolphis + 27 meine) war bei 60 Exemplaren Wirbel XV der alleinige Sakralwirbel, bei 148 Tieren war es Wirbel XIV. Wie verhalten sich nun diese Wirbel und ihre Adnexe bei der Übernahme der Sakralfunktion in bezug auf die Ausbildung der für das Sakrum typischen Form und Größe? Auf Grund eigener sorgfältiger Beobachtungen und unter Berücksichtigung der individuellen Variation kann meine Antwort auf diese Frage nur lauten: Ungeachtet der auffallend verschiedenen Häufigkeit der Inanspruchnahme (60:148) offenbaren die beiden Wirbel und ihre Adnexe unter entsprechenden Umständen qualitativ und quantitativ genau die gleichen morphogenetischen Fähigkeiten³⁷⁾. Ein vom Wirbel XIV gebildetes Sakrum entspricht völlig einem solchen aus dem XV. Wirbel, obwohl dieser ca. $2\frac{1}{2}$ mal seltener als Beckenträger dient als jener. — Ganz gleiche Resultate ergeben sich aus dem Vergleich der lumbal ausgebildeten Wirbel XIII und XIV miteinander, sowie der als erster *Caudalis* funktionierenden Wirbel XVI und XV.

Nicht weniger lehrreich als bei unserem Untersuchungsobjekt liegen die Verhältnisse bei verschiedenen von Kühne untersuchten Eidechsen.

37) Von den Verschiedenheiten des Neigungswinkels der Sakralrippen sehe ich hier ab, da sie sich, wie wir gesehen haben, rein mechanisch erklären lassen.

Im allgemeinen besitzen alle Vertreter der Gattung *Lacerta* denselben Typus der Wirbelsäule, welcher durch hohe Differenzierung aller Regionen charakteristisch ist. Dieser Umstand macht die Eidechsen zu einem ganz besonders gut geeigneten Objekt für die uns interessierenden Variationsstudien.

Die segmentale Lage des Sakrums kann bei *Lacerta* in breiten Grenzen variieren. Für *L. vivipara* (Abb. 7) gibt Kühne als das am weitesten kranial gelegene Sakrum ein solches aus dem XXVII. und XXVIII. Wirbel an, die hinterste Variationsgrenze ist aber markiert durch Wirbel XXX und XXXI. Ähnliche Daten für *L. muralis* (Abb. 8) lauten: kranial — XXVII, XXVIII, kaudal XXXI, XXXII. Aus meiner Zusammenstellung der Kühneschen Angaben über die Häufigkeit einer jeden in den erwähnten Grenzen variierenden Sakrumlage ergibt sich, daß bei *L. vivipara* der Wirbel XXVII (Abb. 7 A) nur in ca. $\frac{3}{4}\%$ aller Fälle die sakrale Funktion auszuüben hilft, während der Wirbel XXIX (Abb. 7 D, E, F) in $37\frac{1}{2}\%$ und Wirbel XXX (Abb. 7 F, G, H) in 25% aller Fälle der Sakralregion angehören. Und doch vermag der XXVII. Wirbel mit unverminderter Energie dasselbe formativ zu leisten, wie seine unvergleichlich häufiger in Anspruch genommenen Rivalen, was sich leicht auf Grund der hier angeführten Kühneschen Abbildungen illustrieren läßt.

Für *Lacerta muralis* ergibt sich das gleiche Bild beim Vergleich des XXVII. Wirbels ($\frac{3}{4}\%$) mit dem XXIX. (34%). Vgl. Abb. 8 A mit 8 C, G.

Auch andere Wirbelsäuleabschnitte lieferten mir dasselbe Resultat, nämlich die Erkenntnis, daß sie ^{ck} hier Potenzen zum Hervorbringen der Charaktere benachbarter Regionen enthalten, die von der Häufigkeit des Auftretens unabhängig sind.

Die große Umformungsfähigkeit eines und desselben Wirbels läßt sich leicht an Hand beider mehrmals zitierter Abbildungsserien (Abb. 7, Wirbel XXIX und XXX und Abb. 8, Wirbel XXIX) verfolgen. Hier sieht man, wie ein kaudaler Wirbel sich allmählich in den 2. *Sacralis* verwandelt, um später zum 1. *Sacralis* und endlich zum *Lumbalis* mit freien Rippen zu werden.

Wenn wir nun all das hier Aufgeführte in Betracht ziehen, so ist folgendes hervorzuheben. Die typische Form des Sakralwirbels³⁸⁾ und seiner Adnexe ist ein Ergebnis der allmählichen, im Laufe unzähliger Generationen auf ihn einwirkenden Umbildungsprozesse. Die sich spontan offenbarende Fähigkeit der angrenzenden Wirbel, nicht nur die Sakralfunktion zu übernehmen, sondern trotz der Seltenheit solcher Betätigung auch ihre Form bis in die kleinsten Details in eine solche des alten („nachgeahmten“) Sakralwirbels zu verwandeln, zwingt uns zur Annahme, daß die von einem bestimmten Wirbel ererbten formbildenden Potenzen gleichzeitig auch in andern Wirbeln

38) Wenn ich hier der Einfachheit halber nur von der Sakralregion rede, so gelten dennoch meine Ausführungen im gleichen Maße für sämtliche Wirbelsäulenabschnitte.

derselben Säule enthalten sind. Oder mit andern Worten, gerade darum, weil hier nicht einfach eine ganz generelle Potenz (wie es etwa die Fähigkeit wäre, eine für die betreffende Ordnung, Familie oder Gattung allgemein charakteristische Sakralwirbelform anzunehmen) auf benachbarte Wirbel vererbt wird, sondern diese „Nachahmungen“ gewöhnlich streng arttypisch ausfallen, so nehme ich an, daß alle phylogenetischen Formumwandlungen eines Wirbels stets von den gleichen Umwandlungen des latenten Potenzschatzes aller andern Wirbel der betreffenden Tierart begleitet werden. Dies bedeutet aber nichts weniger, als daß alle Wirbel einer Wirbelsäule untereinander gleichvermögend (= isopotent im Sinne W. Roux³⁹⁾) sind.

B. Entwicklungsmechanische Potenzen allgemein homologer Körperteile.

Der von uns oben genau analysierte Fall der Isopotenz, nämlich die Isopotenz sämtlicher Wirbel (nebst ihren Bögen, Fortsätzen und Rippen) einer Wirbelsäule steht in der Natur nicht vereinzelt da. Vielmehr glaube ich, daß sich darin, vielleicht nur deutlicher als sonst, ein Prinzip ausspricht, welchem eine allgemeine Gültigkeit zukommt für allgemein homologen Körperteile des Metazoenorganismus.

Die allgemeine Homologie besteht, „wenn ein Organ auf eine Kategorie von Organen bezogen wird, oder wenn ein damit verglichenes Einzelorgan nur als Repräsentant einer solchen Kategorie zu gelten hat. Die Kategorien werden dann immer aus mehrfach im Körper vorhandenen Organen oder Teilen bestehen, die für den Tierstamm oder für die engere Abteilung typische Einrichtungen sind“ (Gegenbaur). Nach der Art der Organkategorie, die bei der Vergleichung in Frage kommt, können hauptsächlich zwei Unterabteilungen⁴⁰⁾ der allgemeinen Homologie unterschieden werden. Homotypie (Bronn) besteht an solchen Organen oder Körperteilen, die sich als Gegenstücke zueinander verhalten. Homodynamie (Haeckel) besteht zwischen Organen oder Körperteilen, welche sich als Gliederungen der Hauptachse (Längsachse) des Tieres zueinander verhalten. „Homodynamie Organe“, sagt Haeckel, „sind: bei den Wirbeltieren die einzelnen Abschnitte des Rumpfes, deren jeder einem Urwirbel, und am ausgebildeten Tiere einem Wirbel nebst zugehörigen Organen (einem Rippenpaar, einem Ganglienpaar des Sympathicus, einem Paar austretender Interkostalnerven und Gefäße etc.) entspricht; bei den

39) W. Roux, Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. W. Engelmann, 1912.

40) Es muß hier ausdrücklich betont werden, daß ich unter den allgemein homologen Teilen nur diese zwei Kategorien verstehe. Die dritte Unterabteilung der allgemeinen Homologie, die Homonymie bezieht sich (nach Haeckel) auf das Verhalten der Abschnitte irgend einer Nebenachse des Körpers zueinander (z. B. die Glieder einer Extremität der Anthropoden), und hat für das von uns behandelte Problem kaum irgend eine Bedeutung.

Gliedertieren ebenso die hintereinander liegenden Segmente . . . , die bei den Gliederfüßern schon mit differenziert (heteronom), bei den Würmern dagegen noch sehr gleichartig (homonom) sind.“

Meine Auffassung über die Potenzen allgemein homologer Körperteile läßt sich in Form von drei Thesen zusammenfassen. Den ersten zwei gebe ich eine gedrängte Übersicht des Tatsachenmaterials bei, auf welches sich diese Auffassung stützt.

1. *These.* Homotype Körperteile sind isopotent. Beobachtungsgrundlagen: 1. Manche Fälle der rechtsseitigen Entwicklung des Aortenbogens bei den Säugetieren; 2. Das Vorkommen angeborener Linkser unter den typischerweise rechtshändigen Menschenrassen; 3. Die Fähigkeit der dexiochiren dekapoden Krebse, sich in die aristerochiren (bezw. umgekehrt), meist nach äußeren Eingriffen, umzuwandeln; 4. Die Möglichkeit des doppelseitigen Auftretens eines Hektokotylusarmes bei Cephalopoden (bei einer *Eledone* wurde auch der linke Arm des dritten Paares hektokotylisiert vorgefunden).

2. *These.* Homodyname Körperteile sind isopotent. Beobachtungsgrundlagen: 1. Die Regionenwanderungen in der Wirbelsäule der Vertebraten, oder die Fähigkeit der Grenzwirbel (und ihre Adnexe) sich in die Wirbelkategorie der benachbarten Region umzuwandeln; 2. Die Wanderungen und Umformungen der Extremitätenplexus; 3. Die Erscheinung der Parhomologie der Extremitätenmuskulatur; 4. Zahlreiche homöotische Heteromorphosen der Arthropodengliedmaßen, als Naturfunde und als Resultate der experimentellen Regeneration; 5. Zusatzheteromorphose bei einem *Carcinus maenas* mit einem rechten Schreitbein (II. oder III. Brustextremität) an der linken Seite des sonst immer extremitätenlosen IV. Abdominalsegmentes (dieser Fall bildet auch eine gewichtige Stütze für die 1. These); 6. Das gelegentliche Vorkommen überschüssiger Flossen zwischen den vorderen und hinteren Flossen bei Knochenfischen.

3. *These.* Allgemein homologe Körperteile (also homotype und homodyname Teile zusammengenommen) sind isopotent. Diese These ergibt sich als Folgerung aus den beiden vorhergehenden⁴¹⁾.

Die im vorhergehenden vorgetragene Auffassung hoffe ich demnächst in einer in selbständiger Form erscheinenden Abhandlung ausführlicher begründen zu können.

41) Vgl. die vorläufige Mitteilung: Die Isopotenz allgemein homologer Körperteile des Metazoenorganismus. Acta Universitatis Latviensis, Bd. IX, 1924.

