

BEOBACHTUNGEN ÜBER DEN VOGELSCHWANZ

VON

WILLIAM MARSHALL

in Weimar.

Wenn auch in der letzten Zeit viele und wichtige Gründe bekannt gemacht sind, welche die nahe Verwandtschaft der Reptilien und Vögel darthun, so scheint es mir doch nicht überflüssig neue diese Verwandtschaft bestätigende Momente beizubringen, zumal es sich in den folgenden Seiten um eine Sache handelt, die vielleicht zugleich etwas dazu beitragen könnte die immerhin noch grosse Kluft, die Archaeopteryx von den jetzt lebenden Vogelformen trennt, zu überbrücken.

Es ist bekanntlich eins der charakteristischsten Kennzeichen des Archaeopteryx, dass sein Schwanz wie der der Reptilien aus einer beträchtlichen Anzahl freier Wirbel besteht, die sich in ihren Proportionen nach hinten successive verkleinern; die Steuerfedern sind, ähnlich wie die Barten an einer Feder, neben diesem "Wirbelkiel" der Art angeordnet, dass je zwei Federn, jederseits eine, auf jeden Wirbel kommen, bei den lebenden Vogelformen ist die Zahl der Schwanzwirbel, auch die mit den Beckenknochen verwachsen eingerechnet, eine sehr viel geringere d. h. wenn man die Anschauungsweise fast aller Forscher theilt und den letzten Knochen der Wirbelsäule wirklich als einen einzigen, sehr vergrösserten und häufig zu einer Platte ausgezogenen Wirbel ansieht. In diesem Falle wird es auch sehr schwer die Gruppierung der Steuerfedern bei den lebenden Vögeln von der Art, wie dieselben beim Archaeopteryx angeordnet sind, abzuleiten; denn nach dieser Annahme treten jene Federn, durch Fett etc.

weit von der Wirbelsäule getrennt und in einem mehr oder weniger flachen Bogen fächerartig angeordnet, nur zu einem einzigen Wirbel in Beziehung. Diese verschiedene Anordnung der Steuerfedern und die, allerdings nur scheinbar, andre Art wie sie sich zur Wirbelsäule verhalten, war einer der Hauptgründe, die HAECKEL¹ veranlassten für die Klasse der Vögel zwei Unterklassen anzunehmen und zu benennen: die der Saururen oder Fiederschwänzigen und die der Ornithuren oder Fächerschwänzigen; die erste Unterklasse wird bis jetzt blos durch den Archaeopteryx gebildet, zur zweiten aber gehört die ganze, grosse Zahl der lebenden und vieler fossilen Vogelformen. Ich glaube, gestützt auf meine Befunde, dass diese Unterschiede nicht so sehr durchgreifend sind, sondern dass viel mehr der Schwanz der lebenden Vögel in allen seinen Theilen nicht wesentlich vom Schwanz des Archaeopteryx und somit der Reptilien unterschieden ist, vielmehr nur auf einige wenige erworbne Modificationen beruht.

DIE WIRBEL.

Die Wirbelsäule der lebenden Vögel zerfällt in ihrem caudalen Theil in drei mehr oder weniger scharf gesonderte Abschnitte, die einerseits durch die verschiedene Entwicklung der Wirbel andererseits durch ihre Verbindung mit andern Scelettheilen bedingt werden. Eine bedeutende Zahl betheilt sich an der Bildung des Beckens als Ganzes², eine den Reptilien und den Saururen gegenüber geringe Zahl bleibt unverwachsen und mehr oder weniger beweglich mit einander verbunden als freie Wirbel des Schwanzes, drittens kommt es am Ende der ganzen Wirbelsäule zur Bildung jenes orginellen Knochens, der als Träger der Steuerfedern für das Vogelscelet so charakteristisch ist, ja für die Systematik oft von Bedeutung werden kann³. Nirgends bei den Reptilien auch da nicht, wo, wie bei den Schildkröten, der Schwanz nur gering entwickelt ist, finden wir eine ähnliche Erscheinung.

¹ HAECKEL, generelle Morphologie, II, Band pg. CXL.

² GEGENBAUR, Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel, jenaische Zeitschr. B. 6 pg. 157.

³ GIEBEL, der letzte Schanzwirbel der Vogelskeletes. Zeitschr. für ges. Ntrwiss. B. 6. pg. 29. ff.

Dieser meist pflugschar — aber auch messerklingen — bis dornförmige Knochen, den ich Endkörper der Wirbelsäule nennen will, wird, wie ich schon sagte, von fast allen Anatomen als ein einziger allerdings bedeutend modificirter Wirbel angesehen. Nur OWEN¹ weicht von dieser allgemeinen Auffassung ab, nach ihm verschmelzen bei den Vögeln die letzten zwei bis drei Endwirbel; in seiner Abhandlung über den *Archaeopteryx* giebt er mehr bestimmt an, die höchste Zahl der hier verwachsenden Wirbel sei drei.² Aber auch bei ihm finden sich diese Ideen nur beiläufig, eine durchgeführte Untersuchung, die namentlich auch die Anordnung der Steuerfedern berücksichtigt, ist mir überhaupt nicht bekannt geworden.

Ehe ich meine an Embryonen und jungen Thieren gewonnenen Resultate mittheile, scheint es mir nöthig aus dem nicht unansehnlichen Reichthum von Formen, den der Endkörper bei den erwachsenen Individuen der ganzen Vogelreihe aufweist, wenigstens die hervorzuheben welche für gegenwärtige Untersuchung von Wichtigkeit sind. Es treten nemlich am Endkörper auch der erwachsenen Vögel häufig Eigenthümlichkeiten auf, die sich nur erklären lassen, wenn man davon ausgeht, dass es sich hier um einen zusammengesetzten Knochen handelt. Am Endkörper lassen sich verschiedene Theile unterscheiden: erstens ein axaler Theil, der die Verlängerung der eigentlichen Wirbelsäule ist, bestehend aus einer nicht unbedeutlichen Zahl verwachsener Wirbelkörper; ferner eine obere Dornplatte (GIEBEL) hervorgegangen aus einer Verwachsung der oberen Dornfortsätze der den axalen Theil bildenden Wirbelkörper, häufig finden sich weiter seitliche Fortsätze in Gestalt von Flügeln und Leisten, gebildet durch die verwachsenen Querfortsätze; endlich tritt oft eine untere Dornplatte (GIEBEL) auf als Resultat der verwachsenen untern Dornfortsätze oder Haemapophysen, der dem Schwanz zukommenden Homologa von Rippen.

Die Papageyen, Spechte, Macrochiren, Tauben, Hühner, Sumpfvögel und Longipennen zeigen wenig Besonderes, nur werde ich bei Besprechung der Steuerfedern auf gewisse durch diese bedingte Modificationen des Endkörpers bei einigen Mitgliedern dieser Fami-

¹ OWEN, *Anat. Physiol. of Vertebr.* Tom. II. pg. 37.

² Wenigstens auf der Tafel. Übrigens sagt auch Gegenbaur (l. c. pg. 182) von Otis: Das wenig mächtige Plugscharbein bietet noch Spuren mehrfacher Wirbel dar.

lien zurück zu kommen haben. In den noch übrig bleibenden Gruppen der Coccygomorphen, Raubvögel, Passerinen, Lamellirostren, Urinatoren, Steganopoden und Strausse finden sich jedoch einige interessante Verhältnisse des Endkörpers, auf die zum Theil OWEN schon aufmerksam gemacht hat.¹

Die Nashornvögel, diese in jeder Hinsicht interessante Familie der Coccygomorphen, zeigen auch am Endkörper besondere Eigentümlichkeiten; bei ihnen ist der Knochen im Verhältniss zum übrigen Scelet so gross und stark wie bei keiner andern Vogelfamilie. Die obre Dornplatte ist schwach, auch der axale Theil und die Querfortsätze sind nicht bedeutend entwickelt, während die untre Dornplatte zu einer überwiegenden Geltung kommt. Sie ist hier, wie bei den meisten übrigen Coccygomorphen, nicht von den Seiten her sondern von oben nach unten zusammengedrückt, sodass die Unter-respective die Hinterseite des Körpers eine, ungefähr rhombische, Fläche bildet; an den Seiten dieser Fläche finden wir rechts wie links fünf Vorsprünge (so bei *Buceros bicornis*, siehe Fig. 1); die vier vordern jederseits liegen in einem continuirlichen Bogen: der fünfte und letzte bildet aber zusammen mit dem fünften der andern Seite das pfeilspitzenartig abgesetzte Ende der ganzen Wirbelsäule. Dies fünf Vorsprünge an jeder Seite sind die Andeutungen von eben so vielen verschmolznen untern Dornfortsätzen, welche beim nestjungen Vogel auch noch, wie ich später zeigen werde, getrennt vorhanden sind. Bei vielen Sceletten von erwachsenen Bucerosarten, wenn nicht bei allen, ist übrigens der vor dem Endkörper gelegne Schwanzwirbel mit jenem durch Symphyse unbeweglich verbunden, ohne aber je vollständig mit ihm zu verwachsen. Wohl aber verwächst bei allen von mir untersuchten ganz entwickelten Sceletten der zwischen diesem letzten halbfreien und dem vorletzten ganz freien Schwanzwirbel gelegne untre Dornfortsatz mit dem Endkörper vollkommen, wird mit zu dessen untern Dornplatte gezogen. Auf diese Art formt der Endkörper vorn an der Unterseite einen Hacken, der oben ausgehöhlt ist und mit der gleichfalls ausgehöhlten Vorderfläche des letzten, halbfreien Wirbel-

¹ OWEN, *Anatomy of Vertebrates*, Vol. II, pg. 37.

körpers eine gemeinsame Gelenkhöhle bildet, in der die convexe Hinterfläche des vorletzten Wirbelkörpers spielt. Dies so zu Stande gekommene Kugelgelenk ermöglicht es dass diese Vögel wie die Rhamphasten ihren Schwanz auf eine auffallende, höchst barocke Manier auf den Rücken in die Höhe klappen können¹. Der Endkörper ist übrigens einer der pneumatischsten Knochen am Buce-rosscelet.

Aehnliche Spuren eines ursprünglich nicht verwachsenen Zustands der die untre Dornplatte bildenden Fortsätze kommen auch bei vielen Tagraubvögeln vor, nur sind es hier nicht sowohl Vorsprünge als vielmehr Lücken und Löcher, die jedoch nie sehr zahlreich sind; auch ist ihr Vorhandensein und der Grad ihrer Entwicklung bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen die vielleicht auf Rechnung des Geschlechts oder wahrscheinlicher des Alters zu setzen sind. Bei *Buteo* finde ich ziemlich constant ein die Dornplatte quer durchsetzendes Loch, bei *Gypaëtus barbatus* aber deren drei, zwei vordre über einander liegende und ein hinteres. Bei *Aquila* und besonders bei *Gypogeranus secretarius* sind die Verhältnisse complicirter. Diese Vögel haben sechs freie Schwanzwirbel und zwischen den fünf hintersten vier Haemapophysen, die erste ist klein, gegabelt, die dritte und vierte endlich bilden, indem die Enden der Gablung mit einander verwachsen geschlossene Canäle. Aenliche Verhältnisse zeigt der Endkörper. Die untre Dornplatte ist von den Seiten her durch ein grosses rundes Loch quer durchbrochen; in der Hinterfläche findet sich ein noch grössres Loch (Fig. 4 & 5) Es handelt sich hier also um eine nur partielle Verwachsung der ersten untern Dornfortsätze des Endkörpers, diese Verwachsung zeigt sich, erstens: in Knochenbrücken die den vordern Fortsatz mit dem zweiten verbinden; zweitens: in dem dünnen knöchernen Verbindungsstück das die beiden gabligen Enden des ersten Dornfortsatzes unter einander vereinigt. Eine ähnliche kleine Öffnung fand ich bei *Milvus govinda* in der Hinterfläche des Endkörpers. Dergleichen Lücken zeigen auch einige Stegauopoden,

¹ HORSFIELD and MOORE, A catalogue of the birds in the mus. of the E. I. Company. Vol. II, pg. 602.

constant wie scheint nur *Fregatta* (eins) aber ich habe es auch einmal an einem erwachsenen Scelet von *Sula piscatrix* gesehn.

In der obern Dornplatte fand ich bei *Psophia* ein Loch, ebenso unter den rabenartigen Vögeln bei *Barita*, *Coronica* und *Coracias*, bisweilen ist hier jedoch diese Öffnung verschwunden und findet sich statt dessen nur eine dünne Stelle im Knochen. Bei einigen Vögeln treten nun am Endkörper noch einige andre Documente einer Verwachsung aus mehrern Knochen auf. Namentlich sind es wieder, wie bei *Buceros*, Vorsprünge sowohl im Rand der obern, als auch besonders der untern Dornplatte; beim Raben sind es an letzterer vier und wenn man die vordre Ecke, also den ersten untern Dornfortsatz mit rechnet fünf, die drei letzten treten auch an der obern Dornplatte deutlich zu Tage. Bei *Podiceps* sind diese Vorsprünge oft sehr deutliche Knötchen, drei im Rande der untern und zwei der obern Dornplatte. Aehnlich verhalten sich Enten und auch am Endkörper des Strausses kann man aus solchen Höckerchen erkennen dass er sich eigentlich aus 4 Wirbeln zusammensetzt.

Die Querfortsätze sind meist nur vom ersten Wirbel des Endkörpers deutlich erkennbar, so beim Pfau, bei *Gypogeranus*, *Gypaëtus* und andern Raubvögeln; bei den Spechten und den meisten *Coccygomorphen* verschmelzen die Querfortsätze der beiden ersten Wirbel zu einer Platte, unverschmolzen treten sie häufig bei Raben auf.

Bisweilen findet sich am Endkörper eine interessante individuelle Varietät; er ist dann viel kleiner während die Zahl der freien Schwanzwirbel sich um einen vermehrt hat, d. h. also die Vermehrung dieser freien Wirbel ist auf Kosten des Endkörpers vor sich gegangen indem ausnahmsweise dessen vorderster Wirbel nicht mit den übrigen verwuchs. Diese Erscheinung sah ich an einem Scelet von *Centropus eurycercus*, das vollkommen ausgewachsen war und sich von einem andern in Nichts weiter unterschied, und in einem ebenfalls ausgewachsenen Scelet von einer *Myceteria*, in dem letzten Falle zeigte ein andres Scelet derselben Art (*americana*) mit grösserem Endkörper in der untern Dornplatte ein Loch.

Die Untersuchungen des Endkörpers im foetalen und nestjungen Zustand nahm ich vor an *Buceros*, *Eurylaimus*, der Dohle, der Hausente, dem Cormoran und dem Strauss. Leider war es mir trotz

der grössten Mühe nicht möglich passende Alterstadien vom Pfau, Spechten und Raubvögeln zu erhalten; es ist sehr schwierig, ja geradezu unmöglich in voraus zu sagen, welches Stadium bei diesem oder jenem Vogel das zur Untersuchung geeignete sei; so verknöchert z. B. bei Dohlen der ganze Endkörper sehr frühzeitig, während er beim Cormoran noch einige Tage, nachdem der Vogel das Ei verlassen hat, ganz knorplig bleibt; sehr geeignet zur Untersuchung dieser Verhältnisse sind dem Auskriechen nahe Entenfoetus.

Von *Buceros* untersuchte ich das macerirte Scelet eines nahezu flüggen Individuum's von *plicatus*. Der Endkörper wird hier aus 15 einzelnen Knochenstücken gebildet, wenigstens liessen diese an dem Scelet sich unterscheiden, doch glaube ich dass es noch einige mehr sind. Fünf davon sind Wirbelkörper, deren vorderster am meisten und besonders in die Breite entwickelt ist auch trägt er allein einen deutlichen obern Dornfortsatz. Der zweite, dritte und vierte Wirbel sind sich sehr ähnlich gestaltet, nur verjüngen sie sich, besonders was die Breite betrifft, allmählig nach hinten; der fünfte und letzte Wirbel endlich ist ein seitlich stark zusammengedrückter Kegel. Alle vier lassen keine obern Dornfortsätze erkennen, diese finden ihren Ausdruck blos darin dass diese Wirbel von den Seiten nach oben keilförmig zulaufen. Die untre Dornplatte wird aus sechs discreten Stücken geformt, fünf davon liegen in einer Reihe, das sechste ist der hier, wie erwähnt, noch zwischen den beiden nicht mit zum Endkörper verschmelzenden Schwanzwirbeln gelegene, untere Dornfortsatz. Von den eigentlichen zum Endkörper gehörenden Dornfortsätzen ist der erste ein kleines rundes Knöchelchen, der zweite bis vierte sind bedeutend grösser in der Mitte biscuitartig eingeschnürt, auf diese Art entstehn in der unter Dornplatte Lücken zwischen dem zweiten und dritten, und zwischen diesem und vierten untern Dornfortsatze, die mit einer Membran überspannt sind. Diese Biscuitform scheint mir dafür zu sprechen, das wenigstens der zweite bis vierte Dornfortsatz von zwei Kernen aus verknöchern, wofür auch die gegabelte Form der untern Dornfortsätze am Schwanz mancher Vögel und auch Säuge-thiere z. B. des Nilpferds sprechen kann. Der letzte untre Dornfortsatz ist bei *Buceros* ein sehr in die Länge ausgezogenes bis an das Ende durchgehendes Dreieck. Die vier übrigen Stücke die den

Endkörper bilden helfen sind die Querfortsätze des zweiten und dritten Wirbels, die aus selbständigen Knochenkernen sich entwickeln, was höchst wahrscheinlich auch für die Querfortsätze des ersten Wirbels der Fall ist, obwohl dieselben an dem von mir untersuchten Scelet mit dem Wirbelkörper schon vollkommen verwachsen sind. Die Querfortsätze des zweiten Wirbels liegen an dessen Seitentheilen nahe dem Vorderrand und sind stecknadelknopfgrosse, runde Knöchelchen, die des dritten Wirbels sind viel kleiner und liegen jederseits in einer Membrane, die über eine zwischen zweiten und drittem Wirbel befindlichen Lücke ausgespannt ist. Ich habe übrigens diese Erscheinung bei keinem Vogel weiter auffinden können, es kommt auch hier sehr viel auf die Stufe der Entwicklung an und ein günstiger Zufall hat bei Präparation des in Rede stehenden Scelets gerade diese Stufe getroffen.

Ein Foetus von *Eurylaimus* zeigte dass der Endkörper hier aus 10 Stücken bestand, aus sechs Wirbelkörpern und aus vier untern Dornfortsätzen, dies Verhalten wurde jedoch erst nach einem Längsschnitt deutlich, da am Endkörper noch die Knorpelmasse vorherrschend war, in der die einzelnen Knochen als, allerdings und besonders was die Wirbelkörper betraf recht weit fortgeschrittne, Kerne lagen. Während bei *Buceros* und *Eurylaimus* neben den Wirbelkörpern besonders die untern Dornfortsätze stark und deutlich ausgeprägt, die obern aber noch gar nicht oder doch nur sehr gering entwickelt waren, trat bei *Anas boschas* das umgekehrte Verhältniss auf. Hier bestand der foetale Endkörper aus sechs Wirbelkörpern, die sämmtliche mit ansehnlichen obern Dornfortsätzen ausgestattet waren. Die beiden vordersten dieser Wirbelkörper hatten die Gestalt freier Wirbel, d. h. es waren hohe Scheiben wie Brettspielsteine, die drei folgenden waren linsenartig abgerundet, der letzte endlich kegelförmig. An den beiden ersten Wirbeln waren die obern Dornfortsätze schon mit den Körpern verwachsen an den übrigen noch nicht, am letzten sogar durch Knorpelmasse noch sehr deutlich geschieden; sie nahmen übrigens nicht in demselben Verhältniss wie die Körper nach hinten zu ab, sondern viel geringer, sodass am letzten Wirbel der Dornfortsatz dem Körper an Grösse fast gleich war. Beim Strauss setzt sich, wie mich die Untersuchung eines Foetus, — den ich der Güte meines Freundes, Herrn

Professor SELNEKA'S verdankte —, lehrte, der Endkörper aus vier Wirbeln zusammen, was man auch am Scelet des erwachsenen Vogels deutlich erkennen kann, da in dem hintern oder untern Rand des Endkörpers drei Höcker auftreten, an den Stellen, wo je zwei Wirbel mit einander verwachsen sind; der erste dieser Wirbel besitzt deutliche Querfortsätze. Wenig lohnend war die Untersuchung des nestjungen Cormorans; ich fand hier im Endkörper nur drei kleine Knochenkerne, aber gewiss wird bei einer günstigeren Altersstufe auch hier ihre Zahl eine grössere sein, zumal hinter diesen drei Kernen noch ein beträchtlich langer, kegelförmiger Knorpelfortsatz lag. Es ist bemerkenswerth dass die Verknöcherung der Schwanzwirbel an Endkörper von vorn nach hinten vor sich geht, die Verwachsung dieser Wirbel aber von hinten nach vorn, — eine ontogenetische Recapitulation der Phylogenese der Endkörpers.

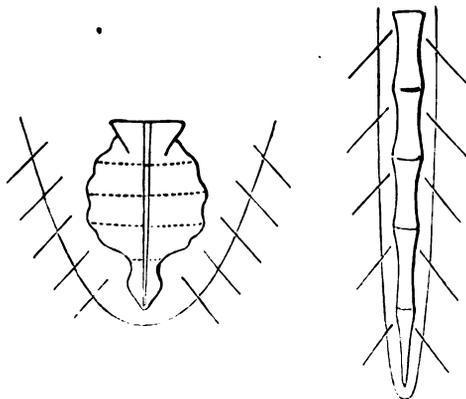
Man wird nun, gestützt auf die trefflichen Untersuchungen GEGENBAUR'S über das Becken der Vögel und auf die Resultate, die ich betreffs des Endkörpers der Vogelwirbelsäule gewonnen habe, finden dass die Zahl der Schwanzwirbel der Ornithuren den Saururen gegenüber so ungemein reducirt nicht ist. CUVIER zählt bei der Ente 8 Schwanzwirbel, während sich in Wahrheit folgende Zahl ergibt: 7 liegen in Becken, 5 sind freie Schwanzwirbel und 6 bilden den Endkörper, daher sind in Summa 18 Schwanzwirbel vorhanden; bei Buceros liegen 3 im Becken, 6 sind frei und 5 bilden den Endkörper — Summa 14, etc.

DIE STEUERFEDERN.

Nachdem im Obigen nachgewiesen wurde dass der Schwanz der Vögel in seinem knöchernen Theil mit dem des Archaeopteryx im Wesentlichen vollkommen übereinstimmt, tritt in zweiter Linie die Frage an uns heran, wie sich denn die Verhältnisse der Steuerfedern, ihre Zahl und ihre Gruppierung von der Art des Auftretens dieser Federn beim Archaeopteryx herleiten lassen. Der Archaeopteryx besass bei 22 Schwanzwirbeln 40 Steuerfedern, jeder der 20 letzten Wirbel hatte jederseits eine; bei den meisten Vogelgruppen der Jetztzeit finden sich 10 oder 12 Steuerfedern im Ganzen; fast ausnahmslos treten sie in geraden Zahlen auf und vertheilen sich

gleichmässig auf beide Seiten. Beim Archaeopteryx sind sie längs des schlanken Schwanzes, wie oben erwähnt wurde, fieder- oder federbarten-artig angeordnet, während sie bei den lebenden Vogel- formen am Ende der Wirbelsäule in einem flachen Bogen in Gestalt eines Fächers stehn.

Dies sind gewiss bemerkenswerthe Unterschiede, aber wenn wir im Auge behalten dass der Endkörper der Wirbelsäule bei den meisten Vögeln aus 5—6 verschmolzenen Wirbeln besteht, so gar unerklärlich doch nicht. Denken wir uns z. B. der Endkörper von Buceros, welches Genus jederseits fünf Steuerfedern hat, bestände in seiner jetzigen Gestalt ohne dass aber die Wirbel verschmolzen wären, diese Wirbel wären ferner nicht knöchern sondern dehnbar, elastisch wie etwa Kautschuk; nur zöge man an diesem dehnbaren



Endkörper, sofort würde er (siehe das beigefügte Schema in Holz- schnitt) seine Proportionen ändern, die einzelnen Wirbel würden sich strecken, mit ihnen zugleich die sie umgebende Muskel- und Fettmasse, die in der Haut befestigten Steuerfedern würden aber gewissermassen ihre Lage behalten, nur würden die Zwischen- räume zwischen ihnen grösser werden und sie selbst würden zur Wirbelsäule senkrechter zu stehn kommen: es würde sich also die fächerartige Anordnung verlieren, das ganze Ende des Schwanzes würde mit den fünf letzten Wirbeln des Archaeopteryx- Schwanzes übereinstimmen, hier wie dort hätten wir eine Reihe schlanker Wirbel, die, wie ein Federkiel die Barten, so an jeder Seite die Steuerfedern trügen.

Oder stellen wir uns umgekehrt vor bei *Archaeopteryx* wären die Beckenknochen verlängert, die sieben ersten Schwanzwirbel mit ihnen verwachsen, die fünf letzten aber zu einem einzigen Knochen zusammengedrückt und verschmolzen. In diesem Falle würden natürlich die Steuerfedern der sieben ersten Wirbel wegfallen und die zehn Steuerfedern der fünf letzten Wirbel würden, indem sie dem zusammendrücken derselben folgten, in einem flachen Bogen eine fächerartige Anordnung nehmen. Es bleibt jetzt nur noch die Frage zu erörtern, wie die Steuerfedern welche zu den freien zwischen Becken und Endkörper gelegnen Wirbeln gehörten, verschwanden. In einer fliegenden Thierordnung werden die bessern Flieger selbstverständlich auch die bessern Chancen im Kampft ums Dasein und bessere Gelegenheit ihre Eigenthümlichkeiten zu vererben gehabt haben. Der Flug des *Archaeopteryx* wird verglichen mit dem Fluge der meisten lebenden Vögel ein schwerfälliger gewesen sein, seine Flügel waren kurz, abgerundet und der lange schwere Schwanz war kaum ein Steuer sonder wohl nur indem das Thier die Federn desselben ausbreitete, eine Art Fallschirm; meist wird es in einer geraden Linie ohne grosse Schwenkungen geflogen haben und bei einigemmassen windigem Wetter wird der ganze Flug sehr problematisch geworden sein. Der erste Fortschritt zum bessern Fliegen war nun, dass, indem der lange Eidechschenschwanz sich nach und nach zum wirklichen Vogelschwanz modifizierte, zugleich auch *alle* Steuerfedern kleiner wurden; auf einer viel spätern Stufe wurden dann erst die zum Endkörper gehörigen Steuerfedern wieder grösser während zugleich die zu den zwischen Becken und Endkörper gelegnen Wirbel gehörigen Federn als überflüssig ja hinderlich verschwanden; so entstand endlich jenes vortreffliche Ruder ohne dass der Flug zwar schnell sein kann aber unsicher und ohne die Möglichkeit rascher Wendungen bleibt. Es ist interessant dass es wirklich noch Vogelfamilien giebt, die auf dem oben angegebenen zweiten Standpunkt der Entwicklung stehn, wo also das knöcherne Gerüst des Schwanzes zwar verkleinert ist, die Steuerfedern aber, welche in grössrer Zahl auftreten als das Doppelte der die Endkörper bildenden Wirbel beträgt, relativ kurz sind, dergleichen Familien sind die *Lamellirostren*, die *Urinatoren* und *Steganopoden* wenigstens in vielen Arten,

die Kürze ihrer Steuerfedern ist also nicht aus einer Rückbildung derselben andern Vögeln gegenüber hervorgegangen sondern sind sie umgekehrt ein früherer Zustand. Die Zahl der Steuerfedern ist bei den erwähnten Familien oft eine sehr bedeutende so haben die Enten bis 20, Gänse 18, Eudytes 18, Pelicane sogar 24; diese Zahlen sind bei den verschiedenen oft nah verwandten Arten bedeutenden Schwankungen unterworfen, ja bei manchen Arten besonders der Lamellirostren finden sich häufig individuelle Varietäten bis zu dem Grade dass die Steuerfedern in ungerader Zahl auftreten; wenn dies letzte der Fall ist so zeigt sich die einzelne Pendantlose Feder immer an der einen Seiten oben, z. B. einerseits 8 an den andern Seite 9 (Tauchenten), nie aber tritt eine mittlere unpaare auf. Es ist übrigens für diese Erscheinung constatirt dass wirklich die Steuerfedern in ungerader Zahl gewachsen sind ohne dass etwa an der einen Seite eine ausgefallen wäre. ¹

Dies ganze Verhalten, die Schwankung in der Zahl der Steuerfedern bei nahe verwandten sogar bei denselben Arten, macht ganz den Eindruck als ob diese Vögel in der Bildung des Schwanzes noch nicht zum Abschluss gekommen seien, als ob dieser Körpertheil vielmehr noch in lebhafter Anpassung begriffen sei. Ich halte übrigens die in Rede stehenden Vögel und ganz besonders die Steganopoden für diejenigen lebenden Formen die den Reptilien am nächsten stehn; jedenfalls sind sie, abgesehen von vielen andern Eigenthümlichkeiten, Bau der Eischeale, etc. relativ sehr alt da Reste von ihnen bereits in der Kreide vorkommen, also zu den ältest bekannten Ornitholithen gehören.

Es ist von vorn herein zu erwarten, dass an einem so variablen Theil der Vogelkörpers wie der Schwanz und besonders dessen Federtheil ist, auch Rückschläge auftreten und es giebt deren an den Steuerfedern vor zweierlei Art, durch zweierlei Ursachen bedingt. Einmal hat der Mensch durch künstliche Zuchtwahl bei Tauben Rassen erzieht, deren Steuerfedern sich bis auf 20 vermehrt haben, dann sind zweitens durch jene allmächtige Verändererin der höhern Thiere, durch die geschlechtliche Zuchtwahl, gerade die Steuerfedern häufigen und bedeutenden Modificationen unterwor-

¹ Vergleiche hierzu besonders NITZSCH in seiner Pterylographic.

fen worden. Neben grösserm Farbenglanz und besondrer Form einzelner Steuerfedern tritt häufig auch zur Erreichung eines prächtign Anblicks eine grössre Zahl als bei nah verwandten Familien auf, so unter den Hühnervögeln bei *Pterocles*, *Tetrao*, *Gallus* und besonders bei *Cerionis*. Oder es finden sich, gleichfalls als ein Resultat geschlechtlicher Zuchtwahl, bei gewissen Arten eine andren verwandten Arten gegenüber beträchtliche Menge Steuerfedern zur Erzielung einer, wie DARWIN es nennt Instrumentalmusik, dies ist der Fall in der Familie der Schnepfen, namentlich ist bei *Scolopax stenoptera* die Zahl auf 26 gestiegen und zeigen besonders die äussren 8 Federn jederseits noch eine eigenthümliche Form.

Wie durch die Modification des knöchernen Schwanzes die Zahl und Anordnung der Steuerfedern bei den Vögeln verändert ist, so haben die Steuerfedern ihrerseits wieder bei einigen Vögeln auf den Endkörper eingewirkt. So bildet er bei manchen Hühnervögeln, die besonders lange Schwanzfedern haben, eine Trageplatte, dieselbe ist bei *Polyplectron* schmal und wird vom vordren Theile der obern Dornplatte gebildet, stärker und oben löffelartig ausgehöhlt ist sie bei *ARGUS*, am kolossalsten ist diese Trageplatte beim Pfau, in der vordern Hälfte wird sie von der obern Dornplatte und den Querfortsätzen, in der hintern aber vom axalen Theile selbst und vielleicht sogar von Partien der untern Dornplatte gebildet. Um dies genau constatiren zu können, muss man, wozu ich nicht in der Gelegenheit war, junge Thiere untersuchen. Man könnte diese Erscheinung einen tertiären sexuellen Charakter nennen, da sie durch einen secundären verursacht wird. Bei Spechten ist bekanntlich der Endkörper gleichfalls durch die Steuerfedern modificirt, durch die in Folge des häufigen Anstemmens derselben auf ihn ausgeübten Drucke erscheint er zu einer grossen Platte verbreitert und überhaupt beträchtlich entwickelt.

MUSCULATUR.

Bei den von mir untersuchten Fötus und jungen Thieren traf ich am Schwanze mehrere merkwürdige Verhältnisse der Musculatur an, die ich bis jetzt nirgends erwähnt gefunden habe. Ausser den bekannten Muskeln die massiger entwickelt zur Schwanzbewegung im

Grossen dienen stiess ich hier auf eine ganze Anzahl merkwürdiger kleiner Muskelbündelchen: zunächst auf der Oberseite des Schwanzes traten sehr allgemein zwischen den obern Dornfortsätzen starke Bündel als interspinales auf, überall fand ich sie einfach nur beim Straussfötus, dessen obre Dornfortsätze wie beim Erwachsenen gabelig gespalten sind, waren zwei vorhanden. Eurylaimus hat im Jugendzustand bei stark entwickelten Querfortsätzen der freien Schwanzwirbel auch nicht unbeträchtliche Muskelbündelchen als intertransversarii, dieselben fand ich, wenn auch schwächer beim Cormoran wieder, vermisste sie jedoch beim Strauss. Bei Eurylaimus gingen ferner von der Unterseite der Querfortsätze Muskelbündelchen nach hinten an die Haemapophysen, da diese aber gewiss die Homologa von Rippen sind, so glaube ich auch jene Bündelchen als Homologa der levatores costarum auffassen zu müssen. Auch beim Strauss fand ich diese Bündelchen wieder, da hier aber die rudimentären Schwanzrippen bis zum Verschwinden rückgebildet sind so setzen sie sich einfach an die Unterseite jedes folgenden Wirbels ziemlich in die Mitte.

Zwischen den einzelnen untern Dornfortsätzen sind bei Vogelfötus häufig schwache Muskelbündelchen ausgespannt, die ich für nichts anderes als Homologa der intercostales halte; beim Strauss wo wie eben erwähnt die Haemapophysen am Schwanz fehlen, begegnete ich doch diesen Muskelchen, welche die Wirbel, auf der Unterseite des Schwanzes von Körper zu Körper gehend, verbanden. Alle diese zwischen einzelnen Wirbelpartien auftretenden Muskelchen — die als Aufwärtskrümmer (interspinales) Abwärtskrümmer (intercostales) und Seitwärtskrümmer (intertransversarii und levatores costarum) erscheinen — finden wir bei den erwachsenen Vögeln ausnahmslos als Bänder wieder; ein solches Band, das von oberem Dornfortsatze zu oberem Dornfortsatze geht, ist der Rest jener Interspinal-Muskeln des jungen Vogels, wie wir auch nirgends zwischen den Querfortsätzen vergebens nach intertransversaren Bändern suchen, etc. In dieser Hinsicht war mir das erwähnte Scelet des jungen plicatus ganz besonders lehrreich, hier waren alle jene oben erwähnten Muskelbündelchen bereits als Bänder vorhanden, aber in der Masse dieser Bänder konnte ich bei microscopischer Untersuchung stellenweis muskulöse Elemente noch deutlich unterscheiden.

An dem Endkörper zeigen sie übrigens diese von den freien Schwanzwirbeln beschriebenen Verhältnisse nur an den ersten drei Wirbeln und hier werden diese Muskelchen nicht nur zu Bändern, sondern diese Bänder verknöchern ihrerseits wieder; besonders deutlich ist dies an manchen Raubvögeln zu sehn, jene unterhalb der im Endkörper auftretenden Löcher gelegenen Knochenbrücken (siehe Fig. 2) sind nichts als derartige verknöcherte Bänder, die ihrerseits wieder einst muscoli intercostales waren.

RESUMÉ UND SCHLUSS.

Die Resultate zu den ich in obiger Untersuchung gekommen bin lassen sich folgendermassen kurz resumiren:

1) Der knöcherne Schwanz der Vögel besteht aus einer bedeutendern Anzahl Wirbel als bisher ziemlich allgemein angenommen wurde, einige verwachsen mit Beckenknochen (GEGENBAUR), andre bleiben frei und drittens endlich verschmelzen am Ende fünf oder sechs zum Endkörper, wofür ausser den Fötus und jungen Thieren auch einige Vögelarten im erwachsenen Zustande durch Lücken und Vorsprünge in und am Endkörper den Beweis liefern.

2) An der Bildung dieses Endkörpers theilnehmen sich auch noch einige andre, ursprünglich discrete Knochenstücke, so untre Dorn- und Querfortsätze.

3) Das Verhalten der Steuerfedern ist erst durch die Veränderung der Wirbelsäule bedingt, ihre Zahl hängt häufig ab von der Zahl der zum Endkörper verschmolzenen Wirbel, und durch diese Verschmelzung wurde ihre ursprüngliche (Archaeopteryx) fiederartige Anordnung eine fächerartige.

4) Wenn, wie bei Lamellirostren, Steganopoden und andern, zahlreiche kleine Steuerfedern auftreten, so ist dies nicht als eine Rückbildung der Steuerfedern gegenwärtig noch lebender, ächter Vogelformen sonder ausgestorbener den Reptilien nahestehender Formen aufzufassen, aus welcher Rückbildung sich erst wieder die langen Steuerfedern lebender Vögel durch Anpassung entwickelten.

5) In einigen Fällen kann sich die Zahl der Steuerfedern ohne directe sondern durch latente Vererbung, durch Rückschläge, vermehren, sei es in Folge künstlicher Zuchtwahl (Tauben) oder geschlechtlicher (einige Hühner, Menura, mehrere Schnepfen).

6) Am Schwanze der Fötus und junger Vögel treten Muskelbündelchen auf, die im spätern Alter zu Bändern werden, respective verknöchern, aber gewissen Muskeln der Rumpfes homolog sind.

Mit obiger Arbeit ist die Untersuchung über den Vogelschwanz und namentlich über sein Verhalten zum Schwanze der Reptilien und des Archaeopteryx selbstredend noch lange nicht abgeschlossen. Es gehört hierzu ein reicheres Material an jungen Thieren als mir zu Gebote stand, besonders aber muss noch die Musculatur dieses Theiles bei Reptilien verglichen werden. Der Uebergang in andre Verhältnisse — in denen ich voraussichtlich nicht sobald die nöthige Zeit haben werde, diese Untersuchungen wieder aufzunehmen und wo nur seltne günstige Umstände mir das nöthige Material in die Hände spielen können, — veranlasste mich gegenwärtige Arbeit in einer Gestalt zu publiciren, die von der gehörigen Vollendung, wie ich mir selber wohl bewusst bin, noch sehr weit entfernt ist.

Weimar im März 1872.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

- Fig. 1. *Buceros bicornis*, Endkörper, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, die fünf Vorsprünge am Seitenrande, des Ausdruck ebenso vieler Wirbel.
2. *Gypogeranus secretarius*, Endkörper, *a*, erster *b*, zweiter untrer Dornfortsatz, durch eine Knochenbrücke verbunden, sodass in der untern Dornplatte eine seitliche Lücke *c*, zu Stande kommt.
3. Endkörper desselben Vogels von hinten; *a*, untrer zwischen letztem und vorletztem freien Schwanzwirbel gelegne Dornfortsatz, *b*, Knochenbrücke zwischen dem ersten und zweiten untern Dornfortsatz des Endkörpers, von der entsprechenden Knochenbrücke der andern Seite durch eine ansehnliche Lücke *c*, getrennt, *d* und *e*, Spuren eines dritten und vierten untern Dornfortsatzes.
4. *Buteo vulgaris*, Endkörper, *a*, Lücke in der untern Dornplatte, *b*, erster *c*, zweiter untrer Dornfortsatz.

5. *Gypaëtus barbatus*, Endkörper, *a*, erster, *b*, zweiter, *c*, dritter untrer Dornfortsatz, *d* und *e*, Lücken zwischen denselben, in Folge mangelhafter Verwachsung der untern Dornfortsätze zur Dornplatte.
6. *Corvus corone* Endkörper, *a*, Querfortsatz des ersten und *b*, des zweiten zum Endkörper verschmolzenen Wirbels, *c*, erster *d*, zweiter, *e*, dritter, *f*, vierter, *g*, fünfter untrer Dornfortsatz, *h*, dünne Stelle (bisweilen Lücke) in der obern Dornplatte, hervorgegangen aus unvollkommner Verwachsung oberer Dornfortsätze.
7. *Podiceps minor*, Endkörper, *a*, *b*, *c*, die drei ersten untern Dornfortsätze, *d*, *e*, die beiden letzten obern.
8. *Sula piscatrix*, Endkörper, *a*, Lücke zwischen ersten und zweiten unterm Dornfortsatze.
9. *Struthio camelus*, Ende des Schwanzes der erwachsenen Vogels, *A*, Endkörper, hervorgegangen aus 4 verschmolzenen Wirbeln, dessen erster einen Querfortsatz zeigt, *a*, *a'*, Bänder von Querfortsatz zu folgendem Wirbel (homolog der *musculi levatores costarum*) *b*, *b'*, Bänder von Dornfortsatz zu Dornfortsatz (*interspinales*) *c*, *c'*, von Wirbel zu Wirbel (von rudimentärer Rippe zu Rippe, *intercostales*).
10. *Centropus euryceros*, *A*, Endkörper des einen Exemplars wie es normal ist für die Gattung *Centropus*, *B*, Varietät, indem der erste Wirbel des Endkörpers frei geblieben ist.
- 11^a. Endkörper der nestjungen *Buceros plicatus*, *A*, Reihe der Wirbelkörper *B*, der untern Dornfortsätze; der zwischen vorletztem und letztem freien Wirbelkörper gelegne untre Dornfortsatz verschmilzt mit dem Endkörper *a*, *a'*, *a''*, Querfortsätze.
- 11^b. Derselbe von hinten, Reihe (1—5) der untern Dornfortsätze *a* und *a'* rautenförmige Lücken zwischen untern Dornfortsätzen.
12. *Eurylaimus spec.* Schwanzende der Fötus, die 6 letzten Wirbel bilden den Endkörper *A*.
13. *Anas boschas*, Ende der Wirbelsäule, *A*, Reihe der Wirbel die zum Endkörper verschmelzen, *a*, Körper, *b*, obere Dornfortsätze.
14. *Eurylaimus spec.* Schwanz der Nestjungen von unter, *a*, *a*, Muskelbündelchen zwischen Querfortsätzen, *b*, *b* von Querfortsätzen zu *Haemapophysen*, diese Homologa der *m. m. intertransversarii* und *levatores costarum* werden zeitig zu Bändern.