

Beiträge zur Kenntniss
des
Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger*)
von
Gustav Kehler
in Freiburg i. B.

C. GEGENBAUR (9) gebührt das grosse Verdienst, durch seine im Jahre 1864 publicierten Untersuchungen über das Hand- und Fusswurzelskelet der Vertebraten nicht nur das bis dahin vorhandene wissenschaftliche Material zum ersten Male in übersichtlicher Weise zusammengestellt, sondern auch den Weg zu dessen Verständniss in klarer Weise vorgezeichnet zu haben.

Dazu waren, trotz der bedeutenden Vorarbeiten CUVIER's, OWEN's, DUGÈS', MECKEL's und Anderer zahlreiche neue Untersuchungen nöthig, und vor allem mussten, was von den Vorgängern fast ganz ausser Acht gelassen worden war, auch embryonale Verhältnisse in Berücksichtigung gezogen werden.

Die daraus sich ergebenden Resultate wurden dann in Parallele gestellt mit der Stammesgeschichte und so, von niederen zu höheren Formen aufsteigend, ein Ausgangspunkt geschaffen für eine wissenschaftliche Beurtheilung der Frage, ob die bei höheren Wirbelthieren gegebenen Verhältnisse aus niederen Formen ableitbar wären.

Es galt also, die dem Hand- und Fusswurzelskelet aller Vertebraten zu Grunde liegende einheitliche Idee festzustellen und die zahlreichen, bei den einzelnen Abtheilungen sich ergebenden Modificationen zu beleuchten und in ihrem Zustandekommen zu erklären.

*) Die in den Text eingefügten Zahlen beziehen sich auf die am Schlusse dieses Aufsatzes in übersichtlicher Weise zusammengestellten Litteraturquellen.

Dieses hat GEGENBAUR in bewundernswerther Weise erreicht und auf's Ueberzeugendste nachgewiesen, dass bei einer Beurtheilung der in Frage stehenden Skeletabschnitte der ganzen Wirbelthierreihe von den primitiven Verhältnissen der geschwänzten Amphibien ausgegangen werden müsse.

Entsprechend den zwischen Hand und Fuss von jeher angenommenen homologen Beziehungen gelang es für den Aufbau des Carpus und des Tarsus eine und dieselbe Grundform nachzuweisen.

Hier wie dort stossen an die beiden Vorderarm-, beziehungsweise Unterschenkelknochen je drei Knochen-, beziehungsweise Knorpel-elemente, welche die erste Carpus- (und Tarsus-) Reihe bilden, und als radiale (tibiale), intermedium (intermedium) und ulnare (fibuläre) bezeichnet werden.

In der distalen Carpal-(Tarsal-)Reihe begegnen wir einer den anstossenden Mittelhand-(Mittelfuss-)Knochen im Allgemeinen entsprechenden Zahl von vier, beziehungsweise von fünf Elementen, die GEGENBAUR mit dem Namen der *carpalia* (*tarsalia*) *sensu strictiori* belegte.

Beide Reihen zusammen formieren in vielen Fällen eine Art von Kranzform und das Centrum derselben wird eingenommen von einem Skeletstück, welches GEGENBAUR als *centrale* bezeichnet.

Da und dort finden sich in dem GEGENBAUR'schen Werke noch Andeutungen weiterer Carpal- und Tarsalstücke, die am innern, beziehungsweise äussern Rande gelegen, auch schon von CUVIER gesehen und als „*Os hors de rang*“ bezeichnet worden waren.

GEGENBAUR lässt sich darüber folgendermassen vernehmen: „Da der Knochen den Amphibien abgeht, erst bei den Reptilien und zwar in inconstanter Lagerung auftritt und weder zum Vorderarm noch zu den Knochen des Metacarpus, wie zu denen des Carpus bestimmte Beziehungen besitzt, möchte ich ihn nicht bloss als „ausserhalb der Reihe“ liegend, sondern als ein dem Carpus fremdes Stück ansehen, welches allerdings dem Pisiforme der Säugetiere entspricht. Durch letzteren Umstand wird aber das *os accessorium carpi* der Schildkröten noch lange nicht zu einem typischen Carpusstücke, vielmehr ist umgekehrt daraus zu schliessen, dass eben das Pisiforme der Säugetiere (und natürlich auch des Menschen) kein dem Carpus angehöriger Knochen ist, wozu ihm die traditionelle Anatomie gestempelt. Dass man ihm an der menschlichen Hand als ein der Sehne des *Flexor carpi ulnaris* eingefügtes Sesambein auffassen

kann, ist bekannt und bestätigt nur die aus der Vergleichung gewonnene Anschauung.

Ich habe obige Bemerkungen GEGENBAUR's deshalb in extenso wieder geben zu müssen geglaubt, weil die darin behandelten „ausser der Reihe“ stehenden Hand- und Fusswurzelstücke im Laufe der Zeit und zwar zum grossen Theile von GEGENBAUR selbst, eine wesentlich andere Auffassung erfahren, und weil auch gerade die vorliegende Arbeit den Zweck verfolgt, einige Beiträge zu ihrer nähern Kenntniss zu liefern. Ich werde jedoch erst später darauf eingehen können, nachdem ich zuvor die auf die GEGENBAUR'schen Untersuchungen folgenden Arbeiten der letzten zwanzig Jahre einer kurzen Betrachtung unterzogen haben werde.

I. Amphibien.

Was zunächst das Os centrale betrifft, welches GEGENBAUR damals noch für ein einheitliches Skeletelement erklärte, so wurde dessen ursprüngliche Doppelnatur zuerst von J. HYRTL (13) bei *Cryptobranchus japonicus* und bei *Menopoma* dargethan und dieser Befund fand dann von Seiten G. BORN's (7) und R. WIEDERSHEIM's (15 u. 16) Bestätigung. Während nun aber der erstgenannte Autor die doppelte Anlage des betreffenden Knochens (Knorpels) als eine constante auffassen zu müssen glaubte, wiesen WIEDERSHEIM und BORN auf dessen unbeständiges Vorkommen hin und BORN fügte noch die Bemerkung bei, dass hier in einem einzigen Individuum der Vorgang illustriert werde, der in der Phylogeneese des ganzen Stammes vorgegangen sei, nämlich die Verschmelzung zweier centralia zu einem.

Da WIEDERSHEIM seine Untersuchungen an einem ausgewachsenen, 75 cm langen **Riesensalamander** angestellt hat, so musste es von Interesse sein, seine Resultate an jugendlichen Stadien des genannten Thieres nachzuprüfen. Ich hatte zu dem Ende Gelegenheit, ein, von E. BÄLZ, Professor an der Universität Tokio, stammendes, wohl-erhaltenes Exemplar von 25 cm Kopf-Schwanzlänge zu untersuchen und bin dabei zu folgenden Resultaten gelangt. Carpus und Tarsus sind rein knorpelig und beide unterscheiden sich von der auf Grund der GEGENBAUR'schen Untersuchungen früher aufgestellten Urform in nichts Wesentlichem, denn hier wie dort handelt es sich, rechts wie links um ein einziges, grosses centrale (Fig. 1, 2, c.). Wie die Hand sämmtlicher Urodelen, so besitzt auch die des *Cryptobranchus* nur vier Finger, während der Fuss mit fünf Zehen aus-

gestattet ist. Was aber sehr bemerkenswert ist und später noch eine genauere Berücksichtigung finden wird, das ist ein kleines, am inneren (radialen) Hand- und inneren (tibialen) Fussrand gelegenes Knorpelstückchen (Fig. 1, 2, †, †).

Der Befund eines jederseits nur einfachen centrale giebt somit einen weiteren Beweis dafür ab, dass die Doppelnatur desselben bei *Cryptobranchus* bereits im Schwinden begriffen ist.

Um so merkwürdiger erscheint deshalb die von R. WIEDERSHEIM (15) festgestellte Thatsache, dass sich bei einer Reihe asiatischer (ostsibirischer) Salamandrinen ein doppeltes centrale nicht allein im Tarsus, sondern auch im Carpus dauernd erhalten hat.

Ich hatte Gelegenheit, die von WIEDERSHEIM gemachten Befunde an jüngern Altersstadien derselben Salamandrinen nachzuprüfen und lasse deren Schilderung hiemit folgen.

Im Gegensatz zu den von WIEDERSHEIM untersuchten Exemplaren von *Ranodon sibiricus* waren im vorliegenden Falle sämtliche Carpal- und Tarsalelemente noch vollkommen knorpelig. Im Carpus liegen acht Stücke, während WIEDERSHEIM deren neun abbildet. Wie aus Fig. 3 zu ersehen ist, beruht die Minderzahl im vorliegenden Falle auf einer theilweisen Verwachsung des radiale und carpale¹ (r, 1). Diese beiden Elemente liegen — und dies gilt, wie aus den übrigen Figuren zu ersehen ist, auch für das Hand- und Fuss skelet aller übrigen Urodelen — in der direkten Axenverlängerung des Radius einer- und des I. Metacarpus andererseits; alle vier zusammen bilden somit im GEGENBAUR'schen Sinne einen einzigen, ununterbrochenen „Strahl“.

Während nun dieser Strahl aus einer einfachen Kette hintereinander liegender Elemente besteht, theilt sich die Ulnaraxe bei allen Urodelen — und dies tritt besonders typisch auch bei den Spelerpesarten hervor — in einen Doppelstrahl, wovon der eine, radialwärts, liegende, durch das intermedium, centrale, centralè¹, carpale² und den II. Metacarpus, der zweite ulnarwärts liegende durch das unäre, carpale⁴, carpale³ und den III. Metacarpus dargestellt wird.

Am fibularen Rand des Tarsus beschrieb WIEDERSHEIM zwei, bis dahin neue Elemente, wovon das eine im Bereich der proximalen, das zweite in dem der distalen Tarsalreihe angeordnet war. Das letztgenannte habe auch ich wieder aufgefunden, während ich des ersteren trotz aller darauf verwandten Mühe nicht ansichtig werden konnte. Es scheint somit, dass es sich auch hier um in-

constante Verhältnisse handelt, welche darauf hinweisen, dass das betreffende Stück bei *Ranodon sibiricus* bereits auf den Austerbeéat gesetzt erscheint.

Von etwa auf der innern Hand- und Fusswurzelreihe auftretenden, „ausser der Reihe“ liegenden Knorpelstücke (vergl. *Cryptobranchius*) vermochte ich bei dem in Frage stehenden Urodelen nichts nachzuweisen, und damit stimmen auch die WIEDERSHEIM'schen Untersuchungen vollkommen überein.

Aus einer Vergleichung der WIEDERSHEIM'schen und meiner Bilder ergibt sich, dass das distale Ende von Radius und Ulna im Laufe der späteren Entwicklung eine starke Formänderung erfährt, und dass es sich speciell beim Radius um eine Verbreiterung und um das Auswachsen eines mächtigen Kammes handelt, der wohl als Muskelleiste zu deuten ist. (Vergl. WIEDERSHEIM (15) Tafel XXIX, Fig. 2.)

Was die Verhältnisse im Carpus und Tarsus von *Isodactylum Schrenckii* betrifft (Fig. 5 u. 6), so ist die Verknöcherung in dem von der Ulna und der Fibula ausgehenden Doppelstrahl schon bedeutend vorgeschritten, während der einfache radiale (tibiale) Strahl noch rein hyalin knorpelig ist. Dies beweist wieder die von GEGENBAUR vor Jahren schon betonte Praevalenz des ulnaren Strahles gegenüber dem radialen. Offenbar handelt es sich beim Zustandekommen eines ulnarwärts (fibularwärts) Platz greifenden Ossificationsprocesses um mechanische Einflüsse, wobei äussere Bedingungen höchst wahrscheinlich eine grosse Rolle zu spielen berufen sind. Ich will damit sagen, dass bei der Art und Weise der Fortbewegung, d. h. also bei der Abhebelung des Körpers von der Unterlage, die Druck- und Stützverhältnisse sich auf der ulnaren (fibularen) Seite ungleich früher bemerkbar machen werden, als auf der entgegengesetzten.

Wie der Name schon sagt, zeichnet sich *Isodactylum* — und dahin gehört bekanntlich noch eine ganze Reihe anderer Urodelen — durch den Besitz einer gleichen Finger- und Zehenzahl aus, insofern an der Hand wie am Fuss je nur vier Strahlen zu bemerken sind.

WIEDERSHEIM hat auf Grund seiner Studien den Satz aussprechen zu können geglaubt, dass es bei allen dahin gehörenden Urodelenformen nicht sowohl die erste (GEGENBAUR), sondern die fünfte Zehe sei, welche im Lauf der Stammesentwicklung verloren gegangen sein müsse.

Ein Blick auf die Fig. 6 dieses Aufsatzes bestätigt dies nicht nur, sondern beweist auch, dass bei *Isodactylum Schrenckii*

am innern (tibialen) Tarsalrand noch zwei weitere Elemente auftreten (Fig. 6 †, †), welche später noch genauere Berücksichtigung finden sollen.

Für jetzt sei nur soviel darüber bemerkt, dass sie den Metatarsus I, der sonst überall mit dem zugehörigen tarsale¹ (Fig. 6, 2, 1) in Gelenkverbindung zu stehen pflegt, davon abdrängen, wodurch dann tarsale² zum Träger des I. und II. Metatarsus wird. Metatarsus III stellt, wie überall, in Berührung mit dem tarsale³ und dasselbe gilt für Metatarsus IV bezüglich seiner Verbindung mit dem tarsale⁴.

Bemerkenswerth ist, dass der im tarsale⁴ liegende Össificationspunkt distalwärts eine nierenförmige Einbuchtung zeigt, was auf einen secundären Zerfall des betreffenden Tarsalelementes in zwei Abschnitte hinweist.

Fibularwärts davon liegt im Winkel zwischen ihm und dem anstossenden fibulare ein Knorpel, der auf der Fig. 6 mit * bezeichnet ist; er entspricht offenbar dem verloren gegangenen fünften (beziehungsweise sechsten) Finger.

Bezüglich des constanten Vorkommens dieses doppelten centrale im Carpus und Tarsus der oben betrachteten ortsibirischen Molche habe ich den WIEDERSHEIM'schen Untersuchungen nichts beizufügen. Wohl aber möchte ich hier an dieser Stelle noch einmal daran erinnern, dass es WIEDERSHEIM (17) vor einer Reihe von Jahren schon gelungen ist, auch bei *Siredon pisciformis* ein, wenn auch nicht constantes, so doch häufig vorkommendes doppeltes centrale im Carpus wie im Tarsus nachzuweisen. Dass dies in seltenen Fällen auch bei andern Urodelen zur Beobachtung kommt, hat derselbe Autor (18) an *Salamandrina perspicillata* und an Tritonen, wo hie und da sogar ein dreifaches centrale auftritt, dargethan. So fand er, dass die unter normalen Verhältnissen in der Siebenzahl vorhandenen carpalia des Brillensalamanders in einem Falle beiderseitig auf zehn erhöht waren.

Eigene darauf gerichtete Untersuchungen an *Menobranchus lateralis* (junges Exemplar, 20 cm. Länge), *Siren lacertina*, *Proteus*, *Amphiuma*, *Spelerpes fuscus*, *Salamandrina maculata* und *atra*, sowie endlich bei *Amblystoma punctatum*, führten insofern zu einem negativen Resultate, als stets beiderseits nur ein einfaches centrale nachzuweisen war. Von dem letztgenannten Molche sei aber noch erwähnt, dass ich hier am fibularen Rande des Tarsus ein zwischen tarsale⁵ und das daran stossende fibulare eingeklemmtes, „ausser der Reihe“ liegendes Knorpel-element

zu entdecken vermochte. Hievon findet sich bei allen den übrigen genannten (dahin gehört auch der Axolotl) keine Spur, und ebenso wenig handelt es sich am tibialen, beziehungsweise radialen Rande um ähnliche Gebilde.

Was schliesslich die von GÖTTE (10) veröffentlichten Untersuchungen über das Hand- und Fuss skelet der Urodelen betrifft, so finden sich hierin bezüglich des os centrale und der „ausser der Reihe“ liegenden Hand- und Fusswurzelgelenke keine wesentlichen Ergänzungen der übrigen Autoren. Dasselbe gilt auch für die Arbeiten von C. K. HOFFMANN (12).

II. Reptilien.

Von dieser Abtheilung habe ich eine Reihe von Sauriern untersucht, nämlich *Acanthodactylus Cansorei*, *Calotes versicolor*, *Ptyodactylus Hasselquisti*, *Euneces pavimentatus*, *Diplodactylus Riebeckii* und *Pristurus insignis*.

Bei allen diesen ergaben sich den bekannten Verhältnissen von *Lacerta* gegenüber entweder gar keine, oder doch nur so unbedeutende Abweichungen, dass dieselben nur insoweit vielleicht Erwähnung verdienen, als es mir bei einigen derselben, wie z. B. bei *Acanthodactylus Cansorei* und *Calotes versicolor* gelungen ist, ein allerdings minimales os intermedium nachzuweisen. Ueberall fand sich aber am ulnaren Rande ein kleines „ausserhalb der Reihe“ stehendes Stück, und das möchte ich besonders für die *Ascalaboten*, von welchen ich auch noch andere Species untersucht habe, betonen, weil hierüber meines Wissens in der Litteratur bis jetzt nur einmal [WIEDERSHEIM (19)] die Rede war.

Von besonderem Interesse war mir die Untersuchung von *Hatteria punctata*, wovon mir zwei wohlerhaltene, junge Exemplare von 30—34 cm. Kopf-Schwanzlänge zur Untersuchung vorlagen. Ich hatte so Gelegenheit, die früheren Befunde von A. GÜNTHER (11), F. BAYER (6) und G. BAUR (2) nachzuprüfen, und bin im Stande, in einzelnen Punkten verbessernd und ergänzend einzugreifen.

Der Carpus setzt sich im Ganzen aus elf Stücken zusammen, wobei ich ein auf der ulnaren Seite liegendes Element mitzähle. Dasselbe entspricht jenen Gebilden, die ich bis daher als „ausser der Reihe“ liegende bezeichnet habe, ein Ausdruck, der nirgends weniger am Platze wäre, als hier, da dieses Stück nicht nur mit der Ulna, sondern auch mit dem Metacarpus V in direkter Gelenkverbindung steht (Fig. 7, *). Ausser diesem Stück artikulieren noch

zwei weitere stattliche Knochen mit dem distalen Ende der Ulna, welches dadurch wie von einem knöchernen Halbring umschlossen ist (Fig. 7, u, i), diese sind ein ulnare und ein intermedium.

Die betreffende Schilderung BAYER's, BAUR's und GÜNTHER's ist in diesem Punkte vollkommen zutreffend, dagegen muss ich GÜNTHER widersprechen, wenn er den Radius mit zwei Knochen in Gelenkverbindung treten lässt, er artikuliert vielmehr stets nur mit dem im vorliegenden Falle knorpelig gebliebenen, scheibenförmigen radiale (Fig. 7, r). In der zweiten Reihe liegen fünf fleine, mit den entsprechenden Metacarpen gelenkig verbundene carpalia (s. Fig. 7, 1—5); das erste und das fünfte wurden im vorliegenden Falle allein noch knorpelig getroffen. Letzteres war übrigens allseitig frei und nicht mit dem zugehörigen fünften Metacarpus verschmolzen, wie dies BAYER beschreibt. Zwischen beide Carpalreihen eingesprengt liegen zwei Knochen von sehr verschiedener Grösse. Der eine davon, der weitaus kleinere (Fig. 7, c) stösst an das intermedium, das ulnare und das carpale⁴; nach der radialen Seite zu folgt der zweite, weitaus grössere Knochen. Dieser stellt eine breite, mit seiner Längsaxe quer zum Carpus liegende Platte dar (Fig. 7, c¹) und wird vom radiale, carpale¹⁻³ und dem vorher schon genannten, mit c bezeichneten Stück ringartig umschlossen. Dass diese beiden Stücke c u. c¹ einem doppelten centrale im Sinne der Urodelen entsprechen, hat BAYER vollkommen richtig erkannt und daraus auch bezüglich der phylogenetischen Stellung dieses hochinteressanten Carpus die richtigen Schlüsse gezogen. Wie so Vieles in der Organisation dieses erst durch A. GÜNTHER näher bekannt gewordenen uralten Sauriers an die anatomischen Verhältnisse untergegangener Reptiliengeschlechter einer-, sowie an die Verhältnisse der Urodelen andererseits erinnert, so gilt dies auch ganz besonders für den Carpus. Dahin gehört nicht allein die Doppelnatur der centralia, sondern auch das für Saurier ungewöhnlich gross entwickelte intermedium, sowie das Articulationsverhältniss des sogenannten os pisiforme. Unerklärlich ist mir in den Abbildungen BAYER's der am ulnaren Carpal- und fibularen Tarsalrand liegende tiefe Einschnitt geblieben, da ich hievon bei den vorliegenden Präparaten keine Spur zu entdecken vermochte. Ich kam mir das Zustandekommen desselben nicht anders erklären, als dass BAYER die Mittelhand, beziehungsweise den Mittelfuss bei der Abbildung stark auf die Seite gebogen hat. Die Beschreibung BAUR's stimmt mit derjenigen BAYER's, die jenem aber offenbar unbekannt

geblieben ist, im wesentlichen überein, dagegen kann ich ihm nicht beipflichten, wenn er c^1 mit Metacarpus I in Gelenkverbindung treten lässt; es wird vielmehr, wie oben schon angedeutet, durch das *carpale*¹ davon ausgeschlossen. Ob BAUR junge oder alte Exemplare zur Untersuchung vorgelegen haben, ist aus seiner Schilderung nicht zu entnehmen, jedenfalls aber gehören die BAYER'schen Thiere jüngeren Altersstufen an, als die meinigen, da der gesammte Carpus mit Ausnahme des *intermedium*, *ulnare* und *carpale*⁴ noch als ganz knorpelig geschildert wird.

Die Zahl und Anordnung der Fingerglieder ist von BAYER ganz richtig angegeben, und das gilt auch, was ich im voraus schon bemerken will, für den Fuss, so dass ich von einer Beschreibung füglich absehen kann.

Was nun den Tarsus anbelangt, so besteht er nach der Schilderung GÜNTHER's, BAYER's und BAUR's in der ersten Reihe aus zwei starken Knochen, dem sogenannten *Calcaneus* und *Astragalus*; beide waren bei den BAYER'schen Präparaten durch eine enge Naht von einander getrennt. Bei dem mir vorliegenden Präparat war die Verschmelzung bereits eine vollkommene, so dass es sich also nur, wie dies bei den Sauriern die allgemeine Regel bildet, um ein einziges *grosse*, proximales Tarsalstück handelt (Fig. 8, i, e, t, f).

Spuren einer früheren Trennung liessen sich noch deutlich erkennen, und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass es sich dabei um die Verschmelzung eines *intermediums*, *centrale*, *fibulare* und *tibiale* handelt. Die beiden letztgenannten waren überdies noch durch starke Knorpelapophysen am fibularen und tibialen Tarsalrand angedeutet. In der zweiten Tarsalreihe liegen vier wohlgetrennte einzelne Stücke und keineswegs nur zwei, wie GÜNTHER und BAYER angeben, oder drei, wie BAUR behauptet. Nur eines davon und zugleich das grösste und stärkste Stück ist ossificiert (Fig. 8, 4 † 5), und dieses kann, da es mit Metatarsus IV und V in Gelenkverbindung steht, nur dem *os cuboides* des Säugethiertarsus entsprechen, ist also phylogenetisch aus einer Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Stücke hervorgegangen (vergl. den Tarsus der Urodelen).

Metatarsus III und II stehen je mit einem, im vorliegenden Falle knorpelig gebliebenen *tarsale*^{3 u. 2} in Verbindung, und dies gilt auch für Metatarsus I, allein dieses Stück, welches von allen drei oben genannten Autoren übersehen worden zu sein scheint, besitzt eine ganz eigenthümliche Configuration, wie sie mir sonst nirgends im Tarsus der von mir untersuchten Wirbelthiere begegnet ist.

Es handelt sich nämlich um eine halbringförmige Knorpelspange, welche mit ihrer einen Hälfte plantar-, mit ihrer andern aber dorsalwärts zu liegen kommt. Dieser Halbring umgreift somit, und zwar zu einer ausserordentlich schlanken Spange ausgezogen, den tibialen Tarsalrand, was zur Folge hat, dass die kegelförmige Basis des Metatarsus I proximalwärts wie von einem Knorpelgürtel umschlossen erscheint (Fig. 8, 1).

Tarsale ^{1, 2 u. 3} sind durch ausserordentlich starke, fächerartig angeordnete Bandmassen an der distalen Fläche des in der ersten Tarsalreihe liegenden Knochencomplexes angeheftet, wie dies auch bei andern Sauriern (z. B. Iguana) beobachtet wird. Ob in dem eben genannten Knochencomplex der ersten Tarsalreihe ein oder vielleicht auch noch ein zweites centrale mitenthalten ist, liess sich an den vorliegenden Präparaten nicht feststellen.

Was nun die Chelonier betrifft, so hat hier Hand- und Fusswurzelskelet von Seiten GEGENBAUR's, HOFFMANN's und WIEDERSHEIM's eine so genaue Beschreibung erfahren, dass ich nichts wesentliches hinzuzufügen habe. Gleichwohl aber will ich nicht unterlassen, noch einmal darauf aufmerksam zu machen, dass sich in dem, im Allgemeinen an die Urodelen sich anschliessenden Carpus der verschiedensten Chelonier*) sowohl am ulnaren, als radialen Rand „ausser der Reihe“ liegende Gebilde nachweisen lassen (Fig. 9 u. 10, †, *). Ich werde später noch darauf zurückkommen.

III. Säugetiere.

Was die Säugetiere betrifft, so habe ich hier nur den Carpus eines mit Placenta versehenen Affenembryos von 12 cm. Kopf-Steisslänge untersucht, dessen nähere Bestimmung aber zweifelhaft geblieben ist. Er war im Kataloge als Orangembryo (?) bezeichnet.

Der Bau des noch ganz knorpeligen Carpus stimmt im Allgemeinen mit dem des Menschen überein, allein das centrale, welches sich in dorso-volarer Richtung um den Kopf des carpale ³ (os capitatum) herumbiegt (Fig. 11, c), ist viel stärker entwickelt, als dies je in einer Foetalperiode des Menschen beobachtet wird.

Das „ausser der Reihe“ am ulnaren Rand liegende Stück (Fig. 11, *) ist gut entwickelt. Es artikuliert mit der volarwärts abgeschrägten distalen Apophyse der Ulna, beziehungsweise mit

*) G. BAUR's Behauptung, dass unter allen bis jetzt bekannten Schildkröten nur bei *Chelonia* der Rest eines „tibialen Fingers“ sich fände, beruht, wie mich meine Untersuchungen lehrten, auf einem Irrtum.

ihrem Processus styloideus und steht andererseits mit dem ulnare in Gelenkverbindung. Alles dies lässt sich viel besser übersehen, wenn man den Carpus im Profil, von der ulnaren Seite her betrachtet (Fig. 12. U, *, u). Man wird dabei sofort gewahr, dass das mit * bezeichnete Stück, fast wie ein Meniscus, keilartig zwischen Ulna und ulnare eingeschlossen ist.

Am radialen Carpalrande finden sich zwei „ausser der Reihe“ liegende, kleine Knorpelchen, ein proximales und ein distales (Fig. 11, †, ††). Beide sind eingebettet in einen Bindegewebsstrang, der sie zugleich auch an den radialen Carpalrand befestigt.

Das proximale Stückchen (†) liegt einwärts vom radiale, das distale einwärts vom carpale¹; jenes gehört also in den Bereich der ersten, dieses in denjenigen der zweiten Handwurzelreihe.

Dieser Befund veranlasst mich, zum Schlusse noch auf alle diejenigen Stücke des Carpus und Tarsus der von mir untersuchten Wirbelthiere im Allgemeinen, die ich bisher stets nur mit dem von CUVIER entlehnten Namen „Os hors de rang“, d. h. als ausser der Reihe liegend, bezeichnet habe, näher einzugehen.

Es ist dies um so mehr angezeigt, als neuerdings von BARDELEBEN (1) und BAUR (2) die Behauptung aufgestellt worden ist, dass sowohl die Hand als der Fuss der Säugethiere auf ihrer Innenseite, d. h. also am radialen, beziehungsweise tibialen Rand ursprünglich einen weiteren „Strahl“, einen „Praepollex“ und einen „Praehallux“ besessen habe.

Jene Behauptung stützt sich auf die Untersuchungsergebnisse an einer sehr grossen, fast auf alle Hauptgruppen der Säugethiere sich erstreckenden Zahl von Thieren, und auch ich vermochte, wie ich oben gezeigt habe, an einem Affenembryo für jene Befunde einen weitem Beitrag zu liefern.

Es musste nun aber von grösstem Interesse sein, zu untersuchen, ob sich auch bei unterhalb der Säugethiere stehenden Vertebraten, wie vor Allem bei Amphibien und Reptilien Spuren eines „Praepollex“ und „Praehallux“ würden nachweisen lassen, oder ob dieselben etwa secundäre, erst in der Reihe der Mammalia gemachte Erwerbungen darstellen.

Dies festzustellen war das Hauptziel des vorliegenden Aufsatzes, und aus diesem Grunde hielt ich es auch für angezeigt, die von Andern schon untersuchten, niedern Urodelen noch einmal einer Controlle zu unterwerfen. Es lag ja nahe, anzunehmen, dass den früher genannten Autoren besonders an der radialen und tibialen

Seite von Hand und Fuss jene kleinen Knorpelspuren entgangen waren.

Dies wäre auch um so mehr zu entschuldigen, da gerade in dieser Gegend, nach dem damaligen Stand der Wissenschaft, Niemand etwas derartiges vermuthen konnte.

Hierauf musste also ein ganz besonderes Augenmerk gerichtet werden, und ich will nun meine eigenen Befunde in dieser Beziehung noch einmal kurz zusammenfassen.

IV. Rückblick und Reflexionen.

Wir begegnen bei *Cryptobranchus japonicus* sowohl am radialen Carpal-, als am tibialen Tarsalrand einem kleinen Knorpelchen. Während nun aber das betreffende Gebilde der Handwurzel einwärts von *carpale*¹ zu liegen und sogar noch mit dem radiale in Berührung kommt, sehen wir es am Tarsus nach vorne vom *tarsale*¹ gerückt, so dass es vielleicht hier dem Metatarsus eines „Praehallux“ gleich zu erachten ist (Fig. 1, 2, †, †).

Spuren dieses verloren gegangenen „Praepollex“ und „Praehallux“ haben sich sogar auch noch äusserlich am Fusse, in Form eines gelblichen, horrigen Hauthöckers (Fig. 13 u. 14 Tub.) erhalten. Dasselbe gilt auch für die Ulnarseite des Fusses von *Ranodon* (Fig. 15 Tub.). Von besonderem Interesse ist in dieser Beziehung der Tarsus von *Isodaetylium Schrenckii*, wo sich der Praehallux sogar in Form zweier am tibialen Rande gelegener Stückchen bemerklich macht, so dass er hier nicht schon so lange verloren gegangen zu sein scheint, wie bei *Cryptobranchus* (Fig. 6, †, †).

Dies sind die mir allein bekannt gewordenen Spuren eines Praehallux, bezw. Praepollex bei geschwänzten Amphibien, und sie werden hier zum ersten Male beschrieben.

Was die Anuren betrifft, so zeigen sie nach den Untersuchungen von G. BORX (8) in der Erhaltung eines Praehallux viel deutlichere Spuren, als die Urodelen. Denn es kommt bei einer ganzen Reihe derselben (*Bufo variabilis* und *calamita*, *Rana esculenta* und *temporaria*, *Hyla arborea*, *Bombinator igneus*, *Pelobates fuscus* und *Phryne vulgaris*) nicht etwa nur zur Anlage eines einzigen Elementes im Praepollex, sondern letzterer besteht bei all den genannten mindestens aus drei, ja sogar häufig aus vier, und sogar aus fünf Stücken; d. h. es handelt sich dabei nicht allein um die betreffenden Tarsalstücke, sondern auch um den

zugehörigen Metatarsus und die Phalangen. Es weist dieses Verhalten darauf hin, dass wir die Anuren von einer ungleich älteren Gruppe der Urodelen abzuleiten haben, als sie durch die heutigen Vertreter des Molchgeschlechtes repräsentiert wird. Leider sind hievon von palaeontologischer Seite bis jetzt keine Spuren nachgewiesen, denn die ältesten Formen der geschwänzten Amphibien aus der Kohle und der Dyas sind im Bau ihres Hand- und Fuss skeletes nach dem fünfstrahligen Typus entwickelt. So bleibt nichts anderes übrig, als auf die Enaliosaurier zurückzugreifen und eine Ausgangsform zu substituieren, die mit dem vielstrahligen Flossenskelet von *Ichtyosaurus* in Uebereinstimmung gestanden haben muss.

Was die Reptilien anbelangt, so sind bis jetzt (vergl. Fig. 9 u. 10 †, †) Spuren eines „Praepollex“ hier nur bei Cheloniern, jedoch in ziemlicher Verbreitung nach den verschiedenen Gruppen nachgewiesen, eine Thatsache, die ebenfalls auf das hohe Alter dieses Reptiliengeschlechtes hinweist, und die von GEGENBAUR schon vor mehr als zwanzig Jahren betonte Uebereinstimmung des Handskeletes der Schildkröten mit dem der geschwänzten Amphibien als vollkommen berechtigt erscheinen lässt.

Dass auch die Säugetiere sowohl am Hand- wie am Fuss skelet deutliche Spuren jener Gebilde bewahrt haben, ja dass dieselben hier, sei es nur in embryonaler Zeit, oder das ganze Leben hindurch (abgesehen von den Anuren), sogar deutlicher ausgeprägt sind, als bei niedern Wirbelthierformen, muss unsere Verwunderung erregen.

Zur Erklärung dieses Verhaltens muss man annehmen, dass das Gliedmassenskelet der Mammalia, wie dies BARDELEBEN mit Recht hervorhebt, an noch niederere Formen angeschlossen werden muss, als an das der heutigen Urodelen. Diese Forderung müsste als eine um so berechtigtere anerkannt werden, wenn es sich auf Grund von neuen Untersuchungen, herausstellen sollte, dass der von BARDELEBEN kürzlich beschriebene Zerfall der Carpal- und Tarsalelemente beim menschlichen Embryo in fünfzehn bis siebenzehn Stücke als ein ursprünglicher zu betrachten ist; mit andern Worten, wenn wir in der Ontogenese auch hierin eine Wiederholung der Stammesgeschichte erblicken dürfen.

Bei einer Beurtheilung eines derartigen Zerfalles ist aber, wie die WIEDERSHEIM'schen Untersuchungen über den Axolotl gezeigt haben, die grösste Vorsicht geboten, da man immer im Auge behalten muss, dass secundäre Vorgänge hierbei eine grosse Rolle zu spielen im Stande sind.

Was schliesslich noch die durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch verbreiteten Spuren eines, am ulnaren Hand- und tibialen Fussrande sich findenden Strahles betrifft, so sind dieselben schon längst in diesem Sinne gedeutet, und auch die vorliegenden Untersuchungen stützen, wie ich annehmen zu dürfen glaube, diese Auslegungen in nicht unbedeutendem Grade.

So hätten wir also bei der Beurtheilung des Hand- und Fuss-skeletes der Wirbeltiere künftighin nicht mehr von einer *pentadactylen*, sondern von einer **heptadactylen Urform** auszugehen, und von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, werden auch fürderhin die „überzähligen“ Finger und Zehen, sofern sie am äussern oder innern Fuss- oder Handrand auftreten, nicht mehr ohne Weiteres als solche, sondern als atavistische Bildungen angesehen werden dürfen.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. WIEDERSHEIM für die freundliche Ueberlassung des im vorstehenden Aufsätze zur Verwendung gekommenen, zum Theil sehr werthvollen Thiermaterials, sowie für die gütige Unterstützung, die er mir bei Abfassung meiner Arbeit zu Theil werden liess, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Litteraturverzeichnis.

1. K. BARDELEBEN: Ueber neue Bestandtheile der Hand- und Fusswurzel der Säugetiere, sowie die normale Anlage von Rudimenten „überzähliger“ Finger und Zehen beim Menschen. Jena'sche Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XIX. N. F. XII. (Vergl. auch die frühern, in ders. Zeitschrift publicirten und auf das gleiche Thema sich erstreckenden Arbeiten des Verfassers.)
2. G. BAUR: Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. Zool. Anz. Nr. 208. 1885.
3. Derselbe: Das Trapezium der Cameliden. Morphol. Jahrbuch. Bd. XI. 1885
4. Derselbe: Ueber das centrale carpi der Säugethiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. X. 1885.
5. Derselbe: Zur Morphologie des Tarsus der Säugethiere. Ebendasselbst.
6. F. BAYER: Ueber die Extremitäten einer jungen Hatteria. Sitz.-Ber. d. K. Acad. der Wissensch. (Wien.) Bd. XC. I. Abtheil. Oktob.-Heft 1884.
7. G. BORN: Berichte der Naturforscher-Versammlung zu Graz 1875.
8. Derselbe: Die sechste Zehe der Anuren. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI. 1876.
9. C. GEGENBAUR: Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbeltiere. I. Heft. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.
10. A. GOETTE: Ueber Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskeletes der Molche. Leipzig 1879.
11. A. GÜNTHER: Contribution to the anatomy of Hatteria. Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol. 157, 1868.
12. C. K. HOFFMANN: Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Niederländ. Archiv für Zoologie. Bd. IV. (Vergl. auch dessen Werk über Amphibien und Reptilien in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.)
13. J. HYRTL: Cryptobranchus jap., Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.
14. H. LÉBOUCQ: Rech. sur la morphol. du carpe chez les mammifères. Arch. de Biol. Tome V. 1884.
15. R. WIEDERSHEIM: Die ältesten Formen des Carpus u. Tarsus der heutigen Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
16. Derselbe: Nachträgl. Bemerkungen dazu. Ebendasselbst.
17. Derselbe: Ueber die Vermehrung des Os centrale im Carpus u. Tarsus des Axolotls. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.
18. Derselbe: Salamandrina perspicillata u. Geotriton fuscus. Annali del Museo civico di storia naturale. Genova 1875.
19. Derselbe: Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1882—1883.

Tafel-Erklärung.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

<p>F Fibula, R Radius, T Tibia, U Ulna, c centrale (c, c¹ erstes, zweites centrale), f fibulare, i intermedium, r radiale, t tibiale,</p>	<p>u ulnare, 1—5 erstes bis fünftes Carpale beziehungsweise Tarsale, I—VII erster bis siebenter Metacarpus beziehungsweise Metatarsus, ** Spuren eines ulnaren- (fibularen-), †† Spuren eines radialen- (tibialen-) Fingers („Praepollex“ beziehungsweise „Prachallux“).</p>
--	--

- Fig. 1. *Cryptobranchus japonicus*, Rechter Carpus (dorsale Ansicht).
Fig. 2. *Cryptobranchus japonicus*, Rechter Tarsus (dorsale Ansicht).
Fig. 3. *Ranodon sibiricus*, Rechter Carpus (dorsale Ansicht).
Carpale¹ ist theilweise mit dem radiale verschmolzen.
Fig. 4. *Ranodon sibiricus*, Linker Tarsus (volare Ansicht).
Fig. 5. *Isodactylum Schrenckii*, Rechte Hand (volare Ansicht).
Die schraffirten Partien im Carpus bedeuten die Ossificationspunkte.
Fig. 6. *Isodactylum Schrenckii*, Rechter Tarsus (dorsale Ansicht).
Das vierte und fünfte carpale sind zu einer Masse verschmolzen.
Fig. 7. *Hatteria punctata*, Rechte Hand (dorsale Ansicht).
Fig. 8. *Hatteria punctata*, Rechter Tarsus (dorsale Ansicht).
t, i, f, c (centrale!?) zu einer Masse verschmolzen.
Fig. 9. *Emys europaea*, Rechter Carpus (dorsale Ansicht).
Fig. 10. *Testudo clausa*, Rechter Carpus (dorsale Ansicht).
Fig. 11. Embryo eines anthropoiden (?) Affen, species? Rechter Carpus (dorsale Ansicht).
Viertes und fünftes Carpale sind zu einem Os uncinatum verschmolzen.
Lgt. Ligament zwischen Ulna und Radius. † Proximales-, †† distales Stück eines „Praepollex“.-
Fig. 12. Handskelet desselben Embryos, im Profil von der ulnaren Seite aus gesehen.
Die hellen, nichtschraffirten Teile sind knorpelig. ph¹—ph³: erste bis dritte Phalange.
Fig. 13. *Cryptobranchus japonicus*, Linke Land (volare Ansicht).
Ra radialer-, Ul ulnarer Rand. Tub. Hauthöcker.
Fig. 14. *Cryptobranchus japonicus*, Linker Fuss (volare Ansicht).
Fi fibularer-, Ti tibialer Rand. Tub. Hauthöcker.
Fig. 15. *Ranodon sibiricus*, Rechter Fuss (volare Ansicht).
Fi fibularer-, Ti tibialer Rand. Tub. Hauthöcker.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Kehler Gustav

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntniss des Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger 73-86](#)