

Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Amphibiengliedmaßen, besonders von Carpus und Tarsus.

Von

Wilhelm Zwick.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel IV und V.

Darstellungen der Hand- und Fußwurzel der Amphibien wurden schon von älteren Forschern, wie CUVIER (14), OWEN (30), DUGÈS (15), MECKEL (29) u. A. gegeben. Dieselben waren jedoch entweder rein beschreibender Natur, oder enthielten höchstens in so fern vergleichende Angaben, als sie die bei den Amphibien vorliegenden Verhältnisse den entsprechenden am menschlichen Skelett an die Seite stellten, die hier gebräuchlichen Benennungen auch auf jene übertragend.

Dass ein solches Verfahren, welches einerseits den verbindenden Anschluss an einfache und ursprüngliche Formen vernachlässigte, andererseits die Kluft nicht achtete, welche Anfangs- und Endglieder der großen Wirbelthierreihe trennt, wenig im Interesse einer vergleichenden Forschung liegen konnte, dürfte nach unserer heutigen Anschauung wohl selbstverständlich sein.

In richtiger Erkenntnis dieser Lücken unternahm es daher GEGENBAUR (19) in seinem im Jahre 1864 erschienenen klassischen Werke »über Carpus und Tarsus«, das Vorhandene in kritischer Weise benutzend und gestützt auf zahlreiche selbständige Untersuchungen, das Hand- und Fußwurzelskelett der Wirbelthiere in methodisch-übersichtlicher Weise von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu bearbeiten. Dabei fasste dieser Forscher — und zwar geschah das von ihm auf diesem Gebiete zum ersten Mal — neben

vergleichend-anatomischen auch embryologische Verhältnisse ins Auge. Er stellte den Aufbau der Hand- und Fußwurzel der Salamanderlarve als typisch und ursprünglich auf und benutzte das hieraus gewonnene Schema als Leitfaden bei der Beurtheilung der entsprechenden Extremitätenabschnitte der einzelnen Wirbelthierklassen.

Danach besteht die Handwurzel oder der Carpus aus einer proximalen oder — weil dem Unterarm direkt folgenden — auch antebrachialen, und einer distalen oder — weil den Metacarpus stützenden — auch metacarpalen Querreihe von Skelettstücken. Ersterer gehören drei Elemente an, von denen die beiden äußeren ihrer Lagebeziehung zum Radius bzw. Ulna wegen als Radiale bzw. Ulnare, und das zwischen beiden eingekeilte Stück als Intermedium bezeichnet wurden. Die Metacarpalreihe setzt sich aus vier Stücken zusammen, die nach GEGENBAUR von der radialen zur ulnaren Seite als Carpale II—V gezählt werden. Diese genannten sieben Stücke bilden einen Kreis und umschließen ein inmitten desselben liegendes und deshalb Centrale benanntes Knorpel-element. Die hier gegebene Schilderung des Handwurzelbaues einer Salamanderlarve lässt sich sinngemäß anwenden auf die Zusammensetzung der Fußwurzel. Wir finden bei dieser in der proximalen Reihe ein Tibiale, Intermedium und Fibulare, in der distalen die Tarsalia I—V, und umgeben von all diesen wiederum ein Centrale.

Der Hinweis auf eine derartige ursprüngliche Übereinstimmung von Hand- und Fußwurzelbau war für das Gedeihen einer einheitlichen und ersprißlichen Fortarbeit auf diesem Gebiete von größtem Nutzen; und wenn auch spätere Untersucher Abweichungen von GEGENBAUR's Schema feststellen konnten, so waren diese doch nur untergeordneter Art, ohne aber dieses selbst in seinem Grundplan zu erschüttern.

Eine Erweiterung des Schemas bezog sich auf das Centrale, das HYRTL (23) bald nach dem Erscheinen von GEGENBAUR's (19) Werk an der Fußwurzel von *Cryptobranchus* und *Menopoma* in der Zweizahl nachweisen konnte. Fernere hierauf gerichtete Untersuchungen ergaben, dass eine Vermehrung des Centrale, sogar zum Theil über die Zweizahl hinaus, noch weiter in der Reihe der geschwänzten Batrachier verbreitet sei. Dies musste zu der Aufgabe führen, die ursprünglich typische Zahl der Centralia und ihre bestimmten Beziehungen zu der Handwurzel festzustellen.

Auf diesen hier nur berührten Erörterungspunkt, sowie auch auf andere sich aufdrängende, werde ich später näher eingehen.

Zunächst möchte ich die Untersuchungsergebnisse aus dem mir verfügbaren Material mittheilen, wobei ich gleich im Voraus beifügen will, dass dieselben nicht auf Vollständigkeit Anspruch machen, und deshalb auch die schwebenden Fragen nicht endgültig lösen können. Dieselben sind vielmehr als Beiträge zur Lösung einer Frage aufzufassen, welche nur durch reichliches Zusammentragen von Einzelbeobachtungen in ihrem ganzen Umfang abgeschlossen werden kann.

Da einzelne Fragen die Untersuchung embryonaler Zustände wünschenswerth erscheinen ließen, so suchte ich denselben an der Hand eines reichen Larvenmaterials von Triton taeniatus und cristatus näher zu treten.

Vergleichende Untersuchungen.

Archegosaurus. Von den ausgestorbenen Formen, die als Vorläufer unserer heutigen geschwänzten Amphibien gelten, sind uns zu wenige so gut erhaltene Hand- und Fußwurzeln als Versteinerungen überkommen, um hieraus durch Vergleich mit den betreffenden Skelettabschnitten der jetzt lebenden Formen nutzbringende Schlussfolgerungen ziehen zu können. Auf einen verhältnismäßig gut erhaltenen Fuß von Archegosaurus wurde ich durch BAUR's (4) Arbeit aufmerksam, in welcher die Beschreibungen und Abbildungen von QUENSTEDT und FRORIEP wiedergegeben sind. Da derselbe Eigenthum der Tübinger paläontologischen Sammlung ist, so wurde es mir durch die dankenswerthe Güte des Vorstandes derselben, Herrn Professor Dr. KOKEN, ermöglicht, eine eingehende Nachprüfung vorzunehmen.

Der Fuß ist, wie bekannt, bei der Spaltung der Gesteinsplatte dadurch so günstig zur Ansicht gebracht worden, dass die Spaltungsebene annähernd mit der Medianfläche des eingeschlossenen Fußes zusammenfiel. Der größere Theil desselben liegt in der zurückgebliebenen, das entsprechende ergänzende Negativ in der abgehobenen Platte; zur Gewinnung eines richtigen Bildes ist die Zusammenstellung aus beiden nothwendig.

Auffällig ist, dass dieser Fuß von Archegosaurus nur vier deutlich erkennbare Zehen aufweist. Man könnte versucht werden, ein tibialwärts von t_1 gelegenes längliches Stück (l , Fig. 1) als Rückbleibsel des Metatarsus einer fünften, bezw. der ersten Zehe anzusehen; andererseits liegt es nahe, dasselbe als Ergänzungsstück des zweiten Metatarsus zu betrachten, da beide bei z zusammenzuhängen scheinen. Eine bestimmte Entscheidung für diese oder jene Auffassung

möchte ich nicht geben. Übrigens ist ja durch MEYER¹ schon festgestellt, dass der Hinterextremität von *Archegosaurus* fünf Zehen angehörten.

Was die Zusammensetzung des Tarsus betrifft, so finde ich, dass hieran im Ganzen neun Stück theilnehmen. Ich stimme mit FRORIEP darin überein, dass die Anhängsel *a* und *b* (Fig. 1 *a*) mit ihren größeren Nachbarstücken in Zusammenhang zu bringen sind; unzweifelhaft ist dies für *b*. Auch die Stücke *x* und *t* (Fig. 1 *a*) sind zusammen als ein einziges zu betrachten. Eine Trennung wurde dadurch vorgetauscht, dass an der Stelle von *x* die Platte eine glatte, und nicht jene, den anderen Stücken zukommende, poröse Beschaffenheit darbietet; im unteren Bereich von *x* lässt sich jedoch deutlich wahrnehmen, wie die poröse Masse auch auf *t* übergreift. Außerdem stellt die scheinbar vorhandene Trennungslinie zwischen *x* und *t* nur einen Riss in der Platte dar; es wird dies dadurch zur Gewissheit, dass in der abgehobenen Hälfte der Gesteinsplatte an Stelle der beiden nur ein einheitliches großes Stück vorhanden ist. Auffallend an der Skizze FRORIEP's ist noch, dass der Zwischenraum zwischen *4* und *IV* (Fig. 1 *a*) so groß ist. Thatsächlich füllt denselben eine Gesteinserhöhung *y* (Fig. 1) aus, welche bei der Spaltung stehen geblieben war; nach deren Abmeißelung lässt sich in ihrem Inneren eine poröse Masse feststellen, die ohne Zweifel mit *t*₃ (Fig. 1) im Zusammenhang stand. Damit ist auch für *mt*₃ ein enger Anschluss an den Tarsus gewonnen.

Die Deutung der einzelnen Stücke kann nach dem Gesagten keine Schwierigkeiten bereiten. Die Elemente *f*, *i* und (*t* + *x*) Fig. 1 bilden die proximale Tarsusreihe und entsprechen dem Fibuläre, Intermedium und Tibiale. In der distalen Reihe finden sich vier Stücke, zu jedem Metatarsale ein zugehöriges Basalstück, davon ist Tarsale *V* am größten. Die noch übrig bleibenden Stücke *c* und *c*₁ sind als Centralia zu deuten.

Menopoma (Fig. 2). Die Handwurzel des mir vorliegenden ausgewachsenen Exemplars enthält, und zwar übereinstimmend rechts wie links acht Carpalia. Hiervon sind das Ulnare und Intermedium dem distalen Ende der Ulna angefügt — im Gegensatz zu GEGENBAUR's Angabe, wonach letzteres zwischen beiden Vorderarmknochen emporragen soll —, während das Radiale die distale Gelenkfläche des Radius vollständig für sich allein in Anspruch nimmt. Von den Carpalstücken der distalen Reihe unterhalten nur die

¹ Vgl. BAUR (4).

beiden mittleren strengere Beziehungen zu den zugehörigen Mittelhandstücken, während Carpale *I* und Carpale *IV* nur mit dem kleineren ulnaren bezw. radialen Antheil ihrer distalen Gelenkfläche dem proximalen Ende des entsprechenden Metacarpale aufliegen. Hervorzuheben ist neben dem distalwärts sehr hervortretenden Auseinanderweichen der beiden Vorderarmstücke deren Verhalten zu den Handwurzelstücken sowie die Anordnung der letzteren selbst. Diese sind, wie sich leicht erkennen lässt, in drei parallelen Längsreihen gestellt. Die eine davon setzt die Richtung des Radius fort und besteht aus Radiale und Carpale *I*; in ihrer Fortsetzung würde sie in den ersten Finger auslaufen. Die beiden anderen Längsreihen stehen in der Verlängerung der Ulna, die radiale derselben enthält das Intermedium des Centrale und Carpale *II*, während die ulnare, die gegen den ulnaren Seitenrand in geringem Maße ausbiegt, das Ulnare Carpale *IV* und Carpale *III* aufnimmt. Beide Handwurzeln enthalten das Centrale nur in der Einzahl, die Fußwurzeln dagegen haben eine Vermehrung dieses Stückes zu verzeichnen. Der rechte Tarsus (Fig. 3) enthält drei Centralia; davon nimmt eines den ursprünglich centralen Standort ein (*c*, Fig. 3), das zweite liegt lateral (*c*₁), das dritte distal von diesem (*c*₂). Im linken Tarsus (Fig. 4) lassen sich nur zwei Centralia zählen, die unter einander liegen. Auch im Tarsus lässt sich die Anordnung in drei Längsreihen deutlich wieder finden.

In der neuesten Auflage des Grundrisses der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (p. 190) führt WIEDERSHEIM (38) einen Fall an, wo ein junges, nur 12 cm messendes Exemplar von *Menopoma* im Carpus wie Tarsus beiderseits nur ein Centrale besaß.

Siredon pisciformis. Von diesem Thiere konnte ich neun Zuchtexemplare untersuchen, von denen einige der Besonderheiten wegen, die sie an Hand bezw. Fuß boten, eine genauere Beschreibung beanspruchen können.

1. *Exemplar*. Die Handwurzeln dieses sehr alten wohlgenährten Exemplars lassen nichts Bemerkenswerthes verzeichnen. Die Zahl der Carpalstücke beträgt beiderseits acht. Das Centrale ist verhältnismäßig klein; mit Ausnahme des Intermedium sind sämtliche Stücke knorpelig.

Die rechte Hinterextremität weist nur vier Zehen, und diesen entsprechend auch nur vier distale Tarsalstücke auf. Dem Metatarsale *III*, dessen distale Epiphyse etwas verdickt erscheint, folgen zwei Anfangs mit den Metacarpalia verwachsene, späterhin gabelig

auslaufende Äste, die je drei Phalangen besitzen. Es mag vielleicht zutreffen, dass zwischen dieser Abnormität und dem Fehlen einer fünften Zehe ein Zusammenhang besteht, sei es nun, dass dieselbe von Anfang an vorhanden war, oder dass erst nach Verlust der fünften Zehe der Regenerationsprocess in dieser Richtung eintrat; dabei deutet allerdings nichts auf eine Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Tarsalstücke zum einheitlichen Tarsale *III* hin.

Eine überaus reiche Vermehrung der Fußwurzelstücke bietet die linke Hinterextremität; es lassen sich im Ganzen 15 einzelne Elemente zählen (Fig. 5). Die distale Reihe weist nur ein accessorisches Stück auf (*ta*), welches wie die übrigen Angehörigen dieser Reihe von runder Form ist und mit dem Metatarsale *I* in Berührung steht, so dass das eigentliche Tarsale *I* die proximale Epiphyse des Metatarsus *I* überhaupt nicht erreicht. In der Antebrachialreihe liegen vier einzelne Stücke, das überzählige erscheint zwischen Intermedium und Ulnare eingekeilt. Die übrige Vermehrung betrifft den mittleren Fußwurzelantheil, in dessen Bereich sich also statt des in der Regel einheitlichen Centrale fünf Elemente zählen lassen. Eine solch reiche Vermehrung der Hand- bzw. Fußwurzelstücke, wie im vorliegenden Falle, war bisher meines Wissens beim Axolotl nicht bekannt. BAUR (4) erwähnt einen ähnlichen Fall, in dem der Carpus eines über 50 Jahre alten Exemplars von *Cryptobranchus maximus* drei und der eine Tarsus fünf accessorische Knorpelstücke enthielt.

Bei einem zweiten noch verhältnismäßig jungen Exemplar erstrecken sich die vorhandenen Abweichungen nur auf die Vorderextremitäten. Dabei kann die linksseitige außer Acht gelassen werden, da es sich hier um einen noch nicht vollendeten Regenerationsprocess handelt, wie sich an der reichen, noch nicht differenzirten Blastemmasse, die den Carpus zusammensetzt, sowie an den drei vorhandenen zarten Fingern erkennen lässt. Die rechte Vorderextremität besitzt fünf Finger, der überzählige ist der ulnaren Handseite angefügt, sein Metacarpus ist mit demjenigen des vierten Fingers verwachsen. Der Finger selbst, der sehr zart ist, besteht aus einem Metacarpus und zwei Phalangen; die Zahl der Carpalia ist dabei nicht vermehrt.

Ebenfalls eine Vermehrung der Fingerzahl finden wir bei einem dritten Exemplar (Fig. 6). Während der vorerwähnte Finger Beziehungen zu Muskeln nicht unterhielt, lassen sich hier nach dieser Richtung keinerlei Unterschiede von den übrigen vier Fingern erkennen; so schickt z. B. der *Musc. palmaris superficialis* platte Sehnen

zu sämtlichen vorhandenen fünf Fingern. Dazu kommt noch, dass auch die Zahl der distalen Carpalstücke um eines vermehrt ist, so dass jedem Metacarpus auch ein Carpale zukommt. Zu entscheiden wäre noch, welcher der fünf Finger als überzählig anzusehen ist. Da accessorische Finger und Zehen, wie die Erfahrung lehrt, an den seitlichen Hand- bzw. Fußrändern auftreten, so könnte man daran denken, dass ein sonst fehlender erster oder fünfter Finger sich den übrigen zugesellt hat. Die charakteristische, langgestreckte und distal etwas zugespitzte Gestalt des Carpale *I* sowie dessen Verhalten zum Metacarpale *I* weichen jedoch in keiner Weise von dem gewöhnlichen ab, wesshalb nicht wohl anzunehmen ist, dass der erste Finger der überzählige sei; somit käme zunächst nur noch der fünfte oder einer der mittleren in Frage. Die Zahl der Phalangen bei *Siredon pisciformis* ist gewöhnlich in radio-ulnarer Reihenfolge 2, 2, 3, 2; in vorliegendem Falle von Pentadactylie: 2, 2, 2, 3, 2. Danach wäre also viel wahrscheinlicher, dass der zweite oder dritte Finger neu hinzukam. Damit wäre zugleich die Vermuthung, dass es sich hier um Rückschlag handeln könne, hinfällig. Zu erwähnen ist noch, dass an dieser linken Vorderextremität zwei Centralia in querer Anordnung sich vorfinden (*c* und *ce*₁). Die rechte Vorderextremität bietet keine Besonderheiten; Verknöcherungspunkte zeigen Intermedium, Centrale und Ulnare.

Ein viertes Exemplar besitzt an einer Hand nur drei Finger, die von der medialen zur lateralen Seite ein, zwei, drei Phalangen zählen lassen. Die vorhandenen Handwurzelstücke *r*, *i*, *u*, Centrale und drei Carpalia sind sämtlich knorpelig. Die übrigen Extremitäten dieses Thieres zeigen normale Beschaffenheit, das Centrale findet sich durchweg nur in der Einzahl.

Außer diesen näher beschriebenen habe ich noch sechs weitere Exemplare von *Siredon piscif.* untersucht, welche an den Handwurzeln stets acht Stück zählen lassen; von diesen sind entweder sämtliche knorpelig oder einzelne zeigen Verknöcherungspunkte. Die Reihenfolge in der Verknöcherung ist beim Axolotl deutlich wahrzunehmen, und zwar ergibt sich stets, dass dieselbe nur die Glieder des mittleren und ulnaren Strahles trifft, niemals auch diejenigen des radialen. Am häufigsten zeigten einen Verknöcherungspunkt das Intermedium, dann das Ulnare und Centrale, zuweilen auch die Carpalia, ausgenommen dasjenige des ersten Fingers.

An den Hinterextremitäten dieser sechs Exemplare konnte ich nur einmal eine Verdoppelung des Centrale beobachten. Die Ver-

hältnisse in der Verknöcherung entsprechen ganz den für die Vorderextremitäten angeführten.

Wie bei *Menopoma*, lässt sich auch beim Axolotl eine Anordnung der Carpus- und Tarsuselemente in drei Längsreihen leicht erkennen.

Triton. 1. *Carpus*. Von der Gattung Triton konnte ich unsere sämtlichen vier Arten, *Triton taeniatus*, *cristatus*, *helveticus* und *alpestris* in großer Anzahl untersuchen; stets zeigten sie den übereinstimmenden Aufbau der Handwurzel aus sieben Stücken. GOETTE (21) hat in Taf. V, Fig. 29 einen Carpus von *Triton cristatus* abgebildet, in dem nur fünf Theile angegeben sind ($[r + c_1]$, $c + u$, C , c_2 , c_3 , c_4); eine derartige Zusammensetzung der Handwurzel von *Triton cristatus* konnte ich eben so wenig finden wie die Verschmelzung von Radiale und Carpale I, welche nach GEGENBAUR (19) für *Triton taeniatus* zutreffen soll. Bemerkenswerth ist für sämtliche Tritonen, dass das Carpale I mit seiner distalen Gelenkfläche das zugehörige Metacarpale I nur in ganz geringer Ausdehnung berührt; GOETTE (21) und GEGENBAUR (19) bezeichnen dieses Verhältnis als ein sekundäres; auf Grund meiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stimme ich STRASSER (33) bei, wonach schon von Anfang an das Carpale II Beziehungen zum Metacarpale I unterhält und dadurch das Carpale I verdrängt.

Die Zahl der Phalangen ist für sämtliche Tritonen in radio-ulnarer Reihenfolge 2, 2, 3, 2; ich hebe dies besonders hervor, da BAUR (4) für den ersten Finger von *Triton taeniatus* und *palmatus* nur eine Phalange verzeichnet.

Tarsus. Den verschiedenen vorhandenen Beschreibungen vermag ich nichts Neues hinzuzufügen; für den Tarsus von *Triton palmatus* fand ich im Gegensatz zu WIEDERSHEIM (36) stets acht Theile wie bei den übrigen.

Salamandra. Die Untersuchung erstreckte sich auf viele Exemplare von *Salamandra atra* und *maculosa*; nie waren jedoch Abweichungen in Hand- und Fußwurzel von den vielfachen Abbildungen und Beschreibungen anderer Untersucher festzustellen.

Beifügen möchte ich noch, dass sich für Triton wie für Salamandra die Längsreihenordnung im Carpus und Tarsus verfolgen lässt; dieselbe ist für den Carpus in so fern abgeändert, als der ulnare und mittlere Strahl nicht mehr ganz getrennt neben einander verlaufen, vielmehr in dem hier verschmolzenen Ulna-intermedium konvergiren. Die Verknöcherung ist stets am weitesten vorgeschritten, bezw. allein vorhanden in den beiden ulnaren Strahlen, während der

radiale am längsten knorpelig bleibt; entsprechend liegen diese Verhältnisse für die Hinterextremität.

Zusammenfassung.

1) Über das *Os centrale*. Nach dem Auffinden eines doppelten *Centrale* lag es nahe, die Annahme einer ursprünglichen Einheitlichkeit dieses Stückes, wie sie das Schema GEGENBAUR's (19) wiedergibt, fallen zu lassen und dafür dessen ursprüngliche Doppelnatur als wahrscheinlich anzunehmen, wobei allerdings auf Grund anderer Befunde die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden durfte, dass vielleicht noch mehr als zwei *Centralia* dem Hand- bzw. Fußwurzelabschnitt älterer Formen ursprünglich einverleibt sein konnten. Von den Forschern, welche diesen Fragen zuerst nahe traten, sprachen sich WIEDERSHEIM (37) und dessen Schüler KEHRER (26) auf Grund zahlreicher Untersuchungen an niederen Urodelenformen in diesem Sinne aus; seine Mittheilung über die Vermehrung des *Os centrale* im *Carpus* und *Tarsus* des *Axolotl* schließt WIEDERSHEIM (37) folgendermaßen: »Diese Vielheit der *Centralia* im *Carpus* und *Tarsus* weist dem *Axolotl* eine in der Stammesgeschichte der geschwänzten Amphibien sehr weit zurückliegende Stellung an und nähert ihn einerseits den ostasiatischen Salamandriden, andererseits den *Derotremen* (*Menopoma*, *Cryptobranchus*). Das ungemein häufige Vorkommen eines mehrfachen *Centrale* deutet übrigens darauf hin, dass die Zeit vielleicht noch gar nicht weit hinter uns liegt, in der jeder *Axolotl* ein doppeltes oder dreifaches *Os centrale* besessen hat.« Auch GEGENBAUR (20) änderte später sein Schema zu Gunsten eines doppelten *Centrale* ab. BAUR (4) lässt die Frage nach der ursprünglichen Zahl der *Centralia* vorläufig noch unentschieden. EMERY (17) dagegen vertritt neuerdings bestimmt die Ansicht, dass das *Centrale* bei den ursprünglichen Formen der Urodelengruppe zwei- oder vielfach vorhanden war.

Bei der Beurtheilung eines mehrfachen *Centrale* stehen nun folgende drei Möglichkeiten offen:

1) Die Vermehrung des *Centrale* bedeutet einen Rückschlag auf ursprüngliche Formen.

2) Das zwei- oder mehrfache *Centrale* ist eine phylogenetische Neuerwerbung, die nunmehr in der Reihe der Amphibien typisch zu werden beginnt.

3) Das Vorkommen eines mehrfachen *Centrale* beruht auf einem sekundären Vorgang des Zerfalls.

Für die erste Erklärung wird hauptsächlich geltend gemacht, dass in der Phylogenese des Carpus die Tendenz zur Reduktion der Zahl und zur Verschmelzung der Stücke unter einander hervortrete und sich nur in wenigen Fällen eine Vermehrung der Zahl durch Neubildung oder Differenzirung beweisen lasse. Dies im Allgemeinen zugegeben, kommt doch, wie die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen über den Axolotl übereinstimmend mit den meinigen ergeben, nicht selten eine Vermehrung sogar zuweilen über die Zwei- und Dreizahl hinaus vor, und zwar dies bei älteren und alten Thieren, während, wie BAUR (4) mittheilt, bei jungen Thieren nie mehr als ein Centrale sich im Carpus und Tarsus nachweisen ließ. Eine Bestätigung hierfür würde auch der von mir mitgetheilte Fall bei *Menopoma* im Zusammenhalt mit dem von WIEDERSHEIM (38) angeführten erbringen. Auch ist die Annahme, dass ursprünglich Formen vorhanden waren, welche mehrere Centralia besaßen, bis jetzt noch in keiner Weise einwandfrei durch paläontologische Befunde gestützt. Bei der Besprechung der Fußwurzel von *Archegosaurus* stellt BAUR (4), meiner Ansicht nach mit Recht, in Frage, ob der Tübinger Fuß normal sei. Zugleich weist er darauf hin, dass das Vorkommen eines mehrfachen Centrale in dieser Fußwurzel ganz wohl auf einen sekundären Zerfall zurückgeführt werden könne.

Der zweite Erklärungsversuch würde es in sich schließen, dass Zustände, die sich bei den niederen Urodelenformen einzubürgern begannen, bei den höheren eine bleibende, bestimmtere Gestalt gewonnen haben. Man müsste demnach erwarten können, dass z. B. die Salamandrinen oder Tritonen stets oder häufig ein zweites Centrale besitzen. Dies trifft aber keineswegs zu, ja es ist sogar meines Wissens bei diesen Gruppen ein vermehrtes Centrale noch niemals zur Beobachtung gekommen. Eine Zusammenstellung der höheren und niederen Formen lässt vielmehr die Thatsache zum Ausdruck kommen, dass eine Vermehrung des Centrale da vorkommt, wo der Carpus ganz oder zum größten Theil aus knorpeligen Elementen sich aufbaut, und wo der Gebrauch der Gliedmaßen sich weniger im Auftreten auf festem Boden äußert, während andererseits für diejenigen Formen, welche dem Landleben mehr angepasst sind, solche Erscheinungen nicht zu finden sind. Im Anschluss hieran könnte man auf den Gedanken kommen, dass die niederstehenden Urodelenabtheilungen in einem allgemeinen Rückbildungsprocess begriffen seien, dass sie von höheren Landformen ausgingen, und dass nun mit der Anpassung an das Wasserleben die in Rede stehenden

Umwandlungen an Hand- und Fußwurzel sich vollzogen haben. Es müssten sich unter dieser Voraussetzung analoge Vorgänge, z. B. bei den Wassersäugethieren, finden lassen; es ergibt sich aber aus den Untersuchungen KÜKENTHAL's (26a), dass diese wohl eine reiche Vermehrung der Fingerglieder, aber nicht auch derjenigen der Handwurzel aufweisen.

Viel näher liegend, besonders auch weil durch That-sachen gestützt, scheint mir die Annahme, dass die Vermehrung des Centrale auf einem sekundären Zerfall beruht. WIEDERSHEIM (38), dessen ursprüngliche Stellungnahme zu dieser Frage ich oben wiedergegeben habe, ist bei weiteren Untersuchungen am Axolotl zu anderer Ansicht gelangt. In der neuesten Auflage seines Werkes über vergleichende Anatomie spricht er sich folgendermaßen aus: »Die Thatsache, dass die Häufigkeit eines doppelten Centrale mit dem Alter des Thieres stetig zunimmt, während wir demselben bei jungen Thieren nur ausnahmsweise begegnen, alles Dies kann die oben als typisch hingestellte ursprüngliche Doppelnatur dieses Stückes als zweifelhaft und eine Art sekundärer Abspaltung in mehrere Stücke als plausibler erscheinen lassen.« Dieser Ausspruch findet seine Bestätigung in den von mir mitgetheilten Fällen.

Hinzuweisen wäre noch auf die große Unbeständigkeit in der Zahl der vorkommenden Centralia. Spricht aber diese schon dafür, dass es sich dabei nicht um Fälle handeln kann, die in früherer Zeit bleibend waren, so trägt die Veränderlichkeit in der Lage — sie liegen theils quer neben einander, theils hinter einander, theils in schräger Richtung — nur dazu bei, diese Ansicht zu bestätigen.

Unter Beachtung von all Dem werde ich in der Annahme bestärkt, dass es sich hier nicht um Verhältnisse handeln kann, die bei früheren Formen typisch waren, oder es bei den jetzt lebenden werden wollen, sondern dass das Vorkommen eines mehrfachen Centrale einem Zerfall während des individuellen Lebens zuzuschreiben ist. Über die Ursache desselben vermag ich zwar nichts Bestimmtes zu sagen, jedoch wäre in Erwägung zu ziehen, ob nicht abgeänderte Ernährungsbedingungen, der Mangel an Bewegung hierbei wirksam sind, da die von WIEDERSHEIM und mir mitgetheilten Fälle von Vermehrung des Centrale beim Axolotl sich stets auf in der Gefangenschaft gezüchtete Exemplare beziehen, während BAUR's (4) Material, bei dem nie mehr als ein Centrale zu finden war, aus im Freien gefangenen Thieren bestand. Hierüber könnten nur auf

breiter Grundlage reichen Materials und zahlreicher Versuche angestellte Untersuchungen bestimmte Ergebnisse erzielen.

2) Über die ursprüngliche Zahl der Finger an der Hand der Urodelen. GEGENBAUR (19) nahm bei seinen Untersuchungen über den Carpus und Tarsus an, dass die Hand der Urodelen ursprünglich fünf Finger besaß, und dass der erste Finger bei den heutigen Formen als ausgefallen anzusehen sei. Zur Stütze der letzteren Ansicht weist dieser Forscher auf die Anuren hin, bei denen der erste Finger nur noch als Rudiment erscheine. Eine solche Schlussfolgerung muss aber bedenklich erscheinen, da meiner Ansicht nach — und ich werde dieselbe bei Gelegenheit der Besprechung des Anurencarpus noch näher begründen — durchaus noch nicht feststeht, dass die bei den Anuren als Präpollex bezeichnete Bildung auch in der That das Rudiment eines Fingers darstellt. Ja selbst wenn dies der Fall wäre, so muss doch andererseits daran erinnert werden, dass die Anuren systematisch eine höhere Stellung als die Urodelen einnehmen. Es kann aber gewiss nicht im Sinn des biogenetischen Grundsatzes liegen, dass Zustände, die sich bei jenen finden, unbedingt auch bei diesen ursprünglich vorhanden gewesen sein müssen. Erscheint es dessenungeachtet nicht auffällig, dass die Anuren so viel von dem Ursprünglichen erhalten haben, während die Urodelen, die doch der angenommenen pentadactylen Urform viel näher stehen müssen, entweder gar nichts oder nur selten Reste dieses fünften Fingers bewahrt haben? Mehr Berechtigung hätte die Annahme, dass die Anuren im Laufe der Weiterentwicklung sich den Präpollex angeeignet haben.

Wie wenig sich überdies die Anuren und Urodelen in Beziehung auf ihre Extremitäten gleichen, lässt sich schon aus der entwicklungsgeschichtlichen Thatsache entnehmen, dass bei jenen sich die beiden äußeren, bei diesen die beiden inneren Finger zuerst anlegen.

In Anbetracht des einen von mir angeführten Falles, wo neben einem vollständig ausgebildeten fünften Finger noch das zugehörige Carpale vorhanden war, könnte man an einen Rückschlag denken; wie ich oben ausgeführt, verbieten jedoch andere Gründe eine solche Annahme. Die verschiedensten Variationen in der Zahl der Finger und Zehen, wie ich sie beschrieben und wie ich sie auch von anderen Untersuchern angegeben finde, legen es vielmehr nahe, all diese Fälle zu den Abnormitäten zu rechnen. Dieselben sind zwar in so fern interessant und von Werth, als sie uns zeigen, wie inkonstant die Verhältnisse bei jenen Formen sind, und wie vorsichtig

man bei der Beurtheilung sein müsse. Einen morphologischen Werth können dieselben aber sicherlich nicht beanspruchen. Daraus geht auch hervor, dass wir die Vorgänge, die sich beim Regenerationsprocess abspielen, nicht ohne Weiteres der normalen Entwicklung an die Seite stellen dürfen, wie dies von GOETTE (21) geschehen.

Zwar hat KEHRER (26) bei *Cryptobranchus japonicus*, *Ranodon sibiricus* und *Isodactylum Schrenckii* sowohl am radialen Carpal- als am tibialen Tarsalrand kleine überzählige Knorpel gefunden, und ist auf Grund dieser Funde zu dem Ergebnis gekommen: »So hätten wir also bei der Beurtheilung des Hand- und Fußskeletts der Wirbelthiere künftighin nicht mehr von einer pentadactylen, sondern von einer heptadactylen Urform auszugehen, und von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet werden auch fürderhin die überzähligen Finger und Zehen, sofern sie am äußeren oder inneren Fuß- oder Handrand auftreten, nicht mehr ohne Weiteres als solche, sondern als atavistische Bildungen angesehen werden dürfen.«

Eine solche Folgerung muss aber als übereilt erscheinen, zumal diese Funde sehr vereinzelt sind. HYRTL (23) fand bei *Cryptobranchus* auch ein derartiges Knorpelstück, betrachtete es aber als »Sesambein der Peroneussehne«. WIEDERSHEIM, der ebenfalls ein überzähliges Knorpelstück bei *Ranodon sibiricus* nachwies, fügte bei, dass dasselbe in Bindegewebe eingebettet und von diesem schwer abzulösen gewesen sei; eine Deutung dieses Stückes im Sinne HYRTL's (23) dürfte demnach auch nicht zu fern liegen.

Jedenfalls geht KEHRER (26) zu weit, wenn er Hauthöcker, die sich nach seinen Angaben bei einzelnen ostsibirischen Formen im Bereich des Fußabschnittes finden, als Reste eines Prähallux ansieht. Solche Hautwarzen finden sich auch beim Axolotl und den Tritonen, namentlich bei *Triton helveticus*, stehen jedoch in durchaus keinem Zusammenhang mit dem Skelett, und der Beweis, dass dies jemals der Fall war, dürfte wohl schwer zu erbringen sein.

Es geht somit aus obigen Ausführungen hervor, dass nicht eine einzige wohlbegründete Thatsache für die Annahme einer die Vier- bezw. Fünffzahl ursprünglich überschreitende Anzahl von Fingern bezw. Zehen spricht.

Viel wahrscheinlicher, weil besonders durch die Ontogenese gestützt, erscheint mir die Annahme, dass die Vorgänger unserer Urodelen weniger als vier Finger besaßen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass sich zuerst nur die beiden ersten Finger anlegen, und dann in größeren zeitlichen Abständen auch

die übrigen folgen. Da der Zustand der Zweifingrigkeit in der Larvenperiode ein ziemlich langer und sich stets wiederholender ist, so dürfte man auf Grund des biogenetischen Grundgesetzes berechtigt sein zu sagen, dass dieser Zustand in der Stammesgeschichte einmal eine längere Dauer hatte.

3) Über die Strahlenanordnung im Carpus und Tarsus. Schon frühere Forscher, wie GEGENBAUR (19), GOETTE (21), WIEDERSHEIM (36) u. A. hatten auf die Längsstrahlenanordnung in Hand- und Fußwurzel aufmerksam gemacht. GOETTE wies sogar entwicklungsgeschichtlich einen ununterbrochenen Zusammenhang der einzelnen Glieder dieser Reihen nach, den ich, wie ich später ausführen werde, nicht bestätigen kann. Hier möchte ich noch einmal an die vorherrschende Ausbildung der beiden ulnaren Strahlen erinnern, welche zu den beiden mittleren Fingern in Beziehung stehen. Wenn wir nun einerseits sehen, dass der Verknöcherungsprocess nur die beiden mittleren Strahlen trifft, und andererseits die überwiegende Länge der beiden mittleren Finger in Betracht ziehen, so dürften wir mit der Annahme nicht fehl gehen, dass diese beiden Faktoren durch ein ursächliches Moment verknüpft sind, das nur in der Funktion liegen kann. Eine Beobachtung des Gebrauchs der Gliedmaßen bestätigt dies, und zeigt, dass beim Abstoßen des Körpers von der Unterlage nur die beiden mittleren Finger in Anspruch genommen sind, während die beiden äußeren nur zur Verbreiterung der Stützfläche des ruhenden Fußes dienen. Eine Bestätigung für diese meine Anschauung finde ich bei KEHRER (26), der anlässlich der Besprechung des Carpus und Tarsus von *Isodactylum Schrenkii* in richtiger Erkenntnis folgendermaßen urtheilt: »Offenbar handelt es sich beim Zustandekommen eines ulnarwärts (fibularwärts) platzgreifenden Ossifikationsprocesses 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.«

Zur Entwicklungsgeschichte des Gliedmaßenskeletts der Tritonen.

Die von GOETTE (21) und STRASSER (38) über die Entwicklung der Tritonextremitäten gegebenen Schilderungen weichen in vielen Punkten von einander ab, ja enthalten sogar in wesentlichen Fragen

geradezu entgegengesetzte Ansichten; vor Allem gilt letzteres auch für die Entwicklung von Hand- und Fußwurzel.

Nach GOETTE (21) würde sich der Entwicklungsgang für die Vorderextremität kurz folgendermaßen gestalten:

Als erste Anlage zeigt sich der Humerus, der bei weiterem Auswachsen der Gliedmaße ununterbrochen in zwei getrennt neben einander verlaufende Äste, einen ulnaren und einen radialen, sich fortsetzt, welche kontinuierlich in den ersten bezw. zweiten Finger übergehen sollen. Durch gegenseitige Annäherung bis zur Berührung an einer umschriebenen Stelle und nachträglich hier stattfindende Verschmelzung bildet sich ein Centrum (Carp. *rm III* GOETTE = Basale commune STRASSER = Carpale *III* GEGENBAUR). Dieses Centrum bewirkt die Trennung zwischen den beiden Fingern einerseits, Handwurzel und Vorderarm andererseits. Die Abgrenzung der beiden letzteren von einander soll sich in der Weise vollziehen, dass die Skelettäste proximal von dem Carp. *rm III* auf kurze Strecke, aber ohne zu verschmelzen, nahe an einander rücken um in ihrem weiteren Verlauf nach oben bis zum Ausgangspunkt der Gabelung für immer durch eine große Lücke getrennt zu bleiben. Die Berührungsstrecke entspricht der Gegend des Carpus, die zwischen diesen und den Oberarm eingeschalteten beiden Säulen stellen die Anlage von Radius und Ulna dar. Demnach würde sich also die Handwurzel zunächst aus einem radialen und ulnaren Strahl zusammensetzen. Durch Wucherung und Abspaltung soll aus dem proximalen Ende des letzteren ein Seitenstrahl hervorsprossen, der neben diesem entlang verläuft, sich nach oben mit der Ulna, nach unten mit dem Carp. *rm III* verbindet und in den vorletzten Finger auswächst. Der vordere ulnare Strahl wird dadurch zum mittleren und die Handwurzel würde also jetzt aus einem radialen, mittleren und ulnaren Strahl bestehen. Als nächster Vorgang stellt sich in den Skelettästen eine Sonderung in Einzelstücke durch Quertheilung ein, die zunächst zur Abtrennung des Radius und der Ulna von der Handwurzel führt. Fast gleichzeitig damit vollzieht sich die Gliederung der Finger in die einzelnen Abschnitte. In zweiter Linie zerfallen dann auch die Handwurzeläste, und zwar spalten sich vom radialen Ast das Radiale, Carpale *II* und ein Theil des Carpale *III* ab; aus dem medianen Strahl gliedert sich die eine Hälfte des Ulna-intermedium, das Centrale und die andere Hälfte des Carpale *III* ab, aus dem ulnaren der ulnare Antheil des Ulna-intermedium und das Carpale *IV*. Zuletzt entsteht, gleichsam aus dem Carpale *IV* herauswachsend, das Carpale *V* nebst dem letzten Finger.

Dieser Auffassung des Entwicklungsganges gegenüber bestreitet STRASSER (33) namentlich den ursprünglichen Zusammenhang der gesammten Skeletanlage und betont eine selbständige Anlage des Humerus ohne jeglichen Zusammenhang mit der Scapula und auch dessen vom Vorderarm gesonderte knorpelige Bildung. Radius und Ulna sollen distalwärts in die zunächst noch eine einheitliche Masse axialen Blastems darstellende Handwurzel übergehen, deren distaler Abschnitt unmittelbar die beiden Finger ausschickt. An der Basis derselben wird dann ein von Anfang an einheitliches Basale commune deutlich, das sowohl im prochondralen Stadium wie auch bei eintretender Verknorpelung mit den Fingern in Zusammenhang bleibt. In der Folgezeit soll sich in dem noch keinerlei Differenzirung aufweisenden Blastem des übrigen Carpus eine Umwandlung dergestalt geltend machen, dass es nunmehr zur Bildung zweier nur undeutlich von einander gesonderter Zellsäulen kommt, welche zwischen

das Basale commune und das distale Ende von Radius und Ulna sich einschoben; ulnarwärts von diesen bildet sich beim Auswachsen des dritten Fingers eine weitere Säule, so dass sich eine radiale, mittlere und ulnare unterscheiden lassen. Der Verknorpelungsvorgang vollzieht sich in den beiden Vorderarmsäulen je für sich und zunächst noch unabhängig von demjenigen in der Handwurzel; erst nachträglich kommt auch eine zarte Knorpelnetzverbindung mit dieser zu Stande. Im Carpus selbst schreitet die Verwandlung in Knorpelgewebe vom Basale commune proximalwärts auf die mittlere Säule fort, wobei dieselbe im Bereich zweier sich später sondernder Centren besonders intensiv vor sich gehen soll; in gleicher Weise vollzieht sich die Verknorpelung an der radialen Säule und greift zuletzt auch auf die ulnare über. Hervorzuheben wäre, dass nach STRASSER's Auffassung ein knorpeliger Zusammenhang sämtlicher Theile im Carpus angenommen werden muss. Abgeschlossen wird die Entwicklung durch eine Gliederung in Einzelabschnitte, die im Wesentlichen so vor sich geht, wie sie die obige Darlegung der Anschauung GOETTE's wiedergiebt.

Aus der kurz gefassten Wiedergabe der über vorliegendes Thema bestehenden Litteratur ist also ersichtlich, dass betreffs der Entwicklung der Tritonextremitäten durchaus noch keine einheitliche Auffassung erzielt ist. Zugleich geht aber daraus hervor, dass wir gleich von vorn herein ganz wohl berechtigt sind, mit zwei Möglichkeiten der gegenseitigen Verbindung von Gliedmaßenabschnitten zu rechnen. Die eine Vorstellung geht davon aus, dass eine von Anfang an einheitliche Skelettanlage bis zu einem gewissen Stadium sich auch einheitlich weiter entwickelt und erst durch nachträgliche Sonderung in gleichartige Abschnitte sich abgliedert. Die zweite Art, wie die Gelenke entstehen können, — denn um deren Bildung handelt es sich — wäre die, dass in einem noch nicht zu bestimmtem Gewebe herausgebildeten Blastem sich schon in früher Zeit besondere Skelettanlagen differenzieren, die einander entgegenwachsen und sich so erst nachträglich einander angliedern. GOETTE's Ansicht vertritt folgerichtig den ersten Typus der Gelenkbildung, diejenige von STRASSER nimmt gleichsam einen vermittelnden Standpunkt ein, indem sie für einzelne Abschnitte die Abgliederung, für andere die Angliederung als zutreffend bezeichnet. EMERY (17) bestätigt die Befunde STRASSER's.

Diese Meinungsverschiedenheiten mussten zu einer neuen Untersuchung auffordern.

Dass die beiden Forscher abweichende Schilderungen des Entwicklungsganges gaben, findet seine theilweise Erklärung in der Verschiedenheit der von ihnen angewandten Untersuchungsmethoden.

GOETTE (21) ließ die frisch abgeschnittenen Extremitäten kurze Zeit in reinem Wasser liegen und brachte sie dann in toto mit Zusatz von solchem unter das Deckglas, worauf sich die Epidermis ablöste; späterhin wurde dann

noch ein Färbemittel zugesetzt. Ich ahmte dieses Verfahren nach, ohne jedoch selbst im günstigsten Falle Bilder zu erhalten, die auch nur annähernd in Beziehung auf Klarheit und Deutlichkeit Serienschnitten vergleichbar gewesen wären und die den oft erforderlichen Einblick in Einzelheiten gestatteteten. In der Folgezeit bediente ich mich daher ausschließlich folgender Methode: Die Larven wurden in erwärmter Sublimatlösung abgetötet, darin behufs Fixierung etwa 15 Minuten belassen und sodann nach dem Vorgehen STRASSER'S, der dabei sehr günstige Bilder erhielt, mit Hämatoxylin nach BÖHMER oder mit PAUL MAYER'schem Hämalaun im Stück gefärbt. Einige Präparate färbte ich auch mit Boraxkarmin, jedoch boten die Hämatoxylinpräparate stets die günstigsten Bilder. Die gewonnenen Resultate beziehen sich daher immer auf Schnitte, die mit letzterem Färbemittel behandelt waren. Dabei will ich aber anfügen, dass ich die von STRASSER (33) angegebene Hämatoxylinreaktion auf Knorpel nicht immer in solchen Fällen erhielt, in denen man sie nach Maßgabe der Entwicklung der Gliedmaßen hätte sicher erwarten können; außerdem kam es vor, dass gewisse Schnitte einer und derselben Reihe die Reaktion erkennen ließen, während sie bei zwischenliegenden nicht eingetreten war; es ist daher bei Folgerungen aus derselben eine gewisse Vorsicht geboten, zu der ja auch STRASSER selbst mahnt; in anderen Fällen, und es war dies die größere Anzahl, war dieselbe überraschend schön gelungen. Die Extremitäten wurden nach entsprechender Vorbehandlung in Paraffin eingebettet und der Fläche nach in Serienschnitte zerlegt, deren Dicke 5—10 μ betrug.

Eigene Untersuchungen. Als erste Spur einer Gliedmaßenanlage zeigt sich eine wulstige Zellwucherung innerhalb der von GOETTE sogenannten äußeren Segmentschicht. Dieselbe macht sich bald in Form eines Höckers schon makroskopisch hinter dem Kiemenapparat bemerkbar. Durch Längsstreckung gewinnt der Gliedmaßenspross eine zapfenförmige Gestalt, und auf diesem Stadium sind in seinem Innern schon gewisse Umbildungen vor sich gegangen. Während die ursprünglichste Anlage sich aus Zellen mit wenig Protoplasma und runden oder in Folge gegenseitigen Druckes polyedrisch erscheinenden Kernen zusammensetzt und als ein gleichmäßiges Ganzes erscheint, lässt sich nunmehr im Inneren dieses Zapfens schon eine axiale dichtere Partie, in der die Zellen eine zur Wachstumsrichtung quere Abplattung zeigen, von einer peripheren zellärmeren unterscheiden. An das untere Ende dieser Achse, welche den Humerus in seiner ersten Entwicklung darstellt, schließt sich ohne besonders deutliche Abgrenzung von diesem eine Zellmasse an, von einer Beschaffenheit, wie sie die allersten Anfänge der Gliedmaßen darbot. Distalwärts verbreitert sich dieselbe, an manchen Stellen bietet sie in Folge des Vorhandenseins von Lücken ein zerklüftetes Aussehen, lässt aber im Übrigen noch durchaus keine Anordnung in bestimmter Weise erkennen.

Auf dem beschriebenen Stadium bleibt jedoch die Gliedmaße

nicht lange stehen. Ein zunächst noch seichter Einschnitt an ihrem distalen Ende lässt zwei Zacken sich herausbilden, welche als Vorläufer der beiden ersten Finger anzusehen sind. Serienschnitte, welche der Länge nach durch eine so weit entwickelte Gliedmaße — die Länge der Larve beträgt etwa 8 mm — geführt sind, lassen Folgendes erkennen (Fig. 7):

Die Humerusanlage (*H*) tritt schon bei schwacher Vergrößerung durch ihr helleres Aussehen, das sie vor den übrigen auf dieser Stufe erkennbaren Anlagen auszeichnet, hervor. Diese Aufhellung ist in der Diaphyse am weitesten vorgeschritten und nimmt an Intensität gegen die beiden Epiphysen ab. Im Bereich der ersteren hat sich das Knorpelgewebe am weitesten entwickelt, ohne dass jedoch schon vollkommen ausgebildete Knorpelzellen vorhanden wären. Wir finden vielmehr bei Untersuchung mit starken Systemen große runde oder ovale Kerne, die von einem mehr oder weniger breiten hellen Hof ungefärbten Protoplasmas umlagert sind, an das sich nach außen die dichtere Alveolsubstanz anschließt, welche die einzelnen Zellen von einander trennt¹. Zwischen den in verhältnismäßig noch geringer Zahl vorhandenen primären Alveolen finden sich zahlreiche dunkle prochondrale Elemente eingekeilt. Gegen die beiden Epiphysen, und zwar schneller gegen die distale als gegen die proximale, gewinnt der Oberarm ein mehr und mehr dunkles Aussehen. Die Kerne nehmen an Menge zu, werden dunkler und kleiner, je näher sie der Peripherie liegen, sind auch stark im Querschnitt abgeplattet und eng zusammengespreßt. Der Übergang von der mittleren zu den beiden peripheren Zonen ist jedoch ein ganz allmählicher, und wir vermögen den Vorgang zu verfolgen, wie sich jene auf Kosten dieser entwickelt. Man erkennt das Bestreben der peripheren unter Druck befindlichen Elemente, »mehr Luft zu bekommen«, was sich besonders in der allmählich sich ändernden Form und Größe der Kerne und dem Verhalten des peripheren Protoplasmas ausdrückt. Die Kerne suchen sich von ihren Genossen frei zu machen, behalten zwar zunächst noch eine etwas plattgedrückte Form bei, haben jedoch schon an einer oder beiden Schmal-

¹ Im Lauf der Gewebsentwicklung treten zwischen den einzelnen Kernen Schaltstücke von dichter Substanz auf, die nach STRASSER durch Umwandlung der peripheren Protoplasmaschichten entstehen soll. Diese Substanz hängt überall zusammen, ordnet sich »in Flächenwinkeln, Drei- und Vierkantern um die Protoplasmabezirke der einzelnen Zellen und bildet durch das ganze Gewebe ein zelltrennendes Alveolenwerk« (STRASSER). In den Alveolen selbst liegen die mit einem Hof hellen Protoplasmas umgebenen Kerne.

seiten dichteres Protoplasma angesammelt, das in einen scharf zugespitzten Fortsatz ausläuft. Während die Kerne eine mehr eirunde Gestalt erlangen, sammelt sich um dieselben ein Hof hellen Protoplasmas, die dichteren protoplasmatischen Fortsätze verschwinden allmählich, dabei verbreitert sich der helle Ring und die Kerne betten sich so in große runde oder polyedrische Alveolen ein.

Gleichzeitig mit dieser Umgestaltung der zusammengepressten dunklen Elemente zu Alveolen macht sich eine Längsstreckung der Säule bemerkbar, die besonders in der sich ändernden Gestalt der perichondralen Randzellenkerne ihren Ausdruck findet (*Rz*, Fig. 8). Dieselben zeigen in der Gegend, wo die großen Alveolen im Innern der Anlage am zahlreichsten vertreten sind, die Neigung, sich mit ihrer Längsachse in der Wachstumsrichtung zu strecken. Es macht sich dies hauptsächlich in der Umgrenzung der Diaphyse geltend, in geringerem Maße in der Grenzzellenschicht der proximalen Epiphyse, während sie im Bereich der distalen Epiphyse ihre runde Form noch beibehalten haben und sich sehr eng, perlschnurartig an einander reihen. In der Gegend, wo sich das Humerusende gegen die oberen Enden von Ulna und Radius andrängt, ist es nicht so leicht wie in den oberen Theilen, die äußere Begrenzung mit Sicherheit festzustellen, und an dickeren Schnitten mag es sogar unmöglich werden, sie von der dichten Ansammlung der chondrogenen Zellen einerseits und den nunmehr von außen an das untere Ende des Humerus herantretenden embryonalen Muskelzellen, die auf dieser Entwicklungsstufe durchaus noch nichts Charakteristisches an sich tragen, sicher zu trennen. Die Abgrenzung gegen die oberen Enden der Vorderarmsäulen ist besonders deshalb auch schwierig, da noch keinerlei Andeutung der späteren Gelenkspalte sich zeigt. Verhältnismäßig leicht fällt dies gegenüber dem gegen die Streckseite des Humerus emporstrebenden oberen Ende der Ulna, da dieses in seiner geweblichen Entwicklung noch ganz auf der Stufe des axialen Blastems steht und sich dadurch von dem histologisch schon weiter vorgeschrittenen Humerusende deutlich abhebt; das obere Radiusende dagegen ist ungefähr gleich weit entwickelt wie das distale Humerusende. Nur eine genaue Beobachtung an dünnen Schnitten gestattet es, am Oberarm die mehr längsgestreckten Randzellen des Mittelstückes in ihrem Übergang zu jenen runden an der unteren Epiphyse besonders auch da zu verfolgen, wo die Kernreihe in scharfer Abbiegung das untere Ende des Humerus umgreift und begrenzt (vgl. Fig. 7 *Rz*). Es zeigt sich dabei, dass es sich hier nur

um eine dichte gegenseitige Anlagerung der hier zusammenstoßenden Skelettenden handelt; ja man ist sogar im Stande, an besonders dünnen Schnitten noch eine Zwischenzelllage zu erkennen, deren Zugehörigkeit weder zu dem einen noch zu dem anderen Skelettstück aus dem indifferenten Verhalten ihrer Kerne hervorgeht.

Gestützt auf obige Ausführungen ist es mir nicht möglich, einer Ansicht beizustimmen, wonach die Humerusanlage ununterbrochen in die beiden Skelettäste übergehen soll. Es ist dies eine Täuschung, der ich bei der Anwendung der Präparirmethode GOERTE'S (21) auch unterlag. Schnitte dagegen — namentlich solche von möglichster Feinheit, etwa 5μ dick — lassen unter Anordnung starker Systeme leicht ein Bild erkennen, wie es Fig. 7 wiedergiebt. Ich kann daher STRASSER (33) vollkommen beipflichten, wenn er sagt: »Der Humerus stellt also gegenüber der Scapula nicht nur vermöge der abweichenden Anordnung der Zellen, sondern auch mit Bezug auf die gewebliche Entwicklung schon sehr frühe und vor der Verknorpelung ein besonderes Centrum dar.« Ich möchte nur noch beifügen, dass auch die distale Grenze des Humerus gegen die beiden Vorderarmsäulen schon im prochondralen Stadium zu erkennen ist. Es wird diese Thatsache nicht widerlegt durch den Einwand, dass die sich anlegenden Vorderarmsäulen zu dieser Zeit aus einem Gewebe bestehen, welches auch dem Humerus beim Beginn seines Auftretens zukam. Dies beweist ja nur die Gleichartigkeit der Bildungen; für die Bestimmung dagegen, ob eine Anlage als isolirt von einer anderen zu betrachten ist, kann nur ein zeitlicher Unterschied in der Entwicklung oder eine sicher erkennbare Formungsgrenzung maßgebend sein.

Vereinigen wir die einzelnen Serienschnitte, um hieraus ein körperliches Bild vom Oberarm zu erhalten, so finden wir, dass derselbe im Verlauf wie auch bezüglich seiner Form noch in keiner vollen Übereinstimmung mit den fertigen Verhältnissen steht. Er nimmt noch nicht jene Winkelstellung zum Vorderarm ein, verfolgt vielmehr noch die Richtung des übrigen Extremitätenstummels; seine Achse würde in ihrer Verlängerung zwischen die beiden ersten Finger eindringen. An seinem unteren Ende sind die beiden Condyli noch nicht ausgeprägt, es fehlt daher auch die Fossa intercondyloidea. Der Gelenkkopf ist angelegt, wenn auch nicht in jener dem ausgebildeten zukommenden Gestalt; die beiden Muskelhöcker an seinem oberen Halse fehlen.

Die Muskulatur ist in der Umgebung des Humerus in voller

Entwicklung, sie befindet sich jedoch viel näher dem embryonalen als dem fertigen Zustand. Am weitesten gediehen ist sie in der Nähe des oberen Humerusendes; hier besitzen die Zellen die Form von lang ausgezogenen Spindeln, an denen der langgestreckte Kern besonders vorspringt; in den in der Nähe des unteren Humerusendes gelegenen Muskelzellen haben die Kerne noch eine runde oder ovale Gestalt.

Zu einer Zeit, wo der Humerus in seiner Form, die zwar von der fertigen noch ziemlich abweicht, schon deutlich bestimmbar ist, sind die Vorläufer der beiden Vorderarmknochen nur annähernd als zwei durch eine kleine Lücke getrennte, gebogene und etwa gleich lange Säulen erkennbar. In der ulnaren derselben (*U*) bieten die Zellen noch ganz das Aussehen des axialen Blastems, im Radius (*R*) dagegen, der auch schon aufgehellert erscheint, sind sie schon in der Querrichtung abgeplattet, daneben sind zahlreiche dunkle, pro-chondrale Elemente bemerkbar. Die Abplattung der Zellen nimmt gegen das untere Ende der radialen Säule ab, die Zellkerne haben hier noch ihre rundliche Form beibehalten und ermöglichen daher noch keine sichere Erkennung der Grenze zwischen distalem Radiusende und Handwurzel. Die distale Grenze der Ulna lässt sich Dank dem Vorhandensein einer Gefäßlücke (*Gl*) an ihrem unteren Ende, welche den Querdurchschnitt der späterhin zwischen Ulnare und Intermedium von der Volar- zur Dorsalfäche übertretenden Arteria perforans carpi darstellt, zwar annähernd vermuthen, aber noch keineswegs bestimmt feststellen; es besteht vielmehr hier noch ein kontinuierlicher Zusammenhang von axialem Blastem.

In der Handwurzel sind auf diesem Stadium noch keinerlei Differenzirungen vor sich gegangen. Den Raum zwischen Vorderarm und Handwurzel sieht man vielmehr auf Schnitten von einem ungeordneten Zellhaufen angefüllt, der sich ulnarwärts in einen Wulst verbreitert, aus dem sich mit der Zeit die beiden äußeren Finger mit ihren Carpalstücken entwickeln. In der Nähe der Basis der beiden Finger zeigt das Carpusgewebe an einer Stelle in so fern etwas Auffälliges, als hier die Zellen etwas lockerer gelagert sind, was dieser Stelle ein helleres Aussehen verleiht. Dies ist der erste Anfang der Entwicklung eines Carpale (*Bc*, Fig. 7). Distalwärts schließen sich an das Gewebe des Carpus, jedoch, wie ich gleich bemerken will, schon auf diesem Stadium von ihm getrennt, die beiden ersten Finger an; dieselben sind zu dieser Zeit etwa eben so weit entwickelt wie der Radius. Die Zellen zeigen jene abge-

plattete spindelförmige Gestalt, mit ihrer Längsachse sind sie quer zur Wachstumsrichtung gestellt, zwischen diesen finden sich zahlreiche dunkle prochondrale Elemente, die, wie sich durch Doppelfärbung mittels Hämatoxylin-Eosin erkennen lässt, theils von Kernmasse, theils von dunklem komprimirtem Protoplasma gebildet fand. Die Umgrenzung der Finger wird durch Zellen hergestellt, deren Kerne durchweg noch runde Gestalt aufweisen; dieselben sind dicht neben einander gestellt und lassen sich in ihrer Gesammtheit als zusammengehörige Kernreihe an den beiden Enden wie auch an den Fingerseiten deutlich verfolgen.

Larven von 8,5—9,5 mm (Fig. 8).

Die vorliegende Entwicklungsstufe der Gliedmaße gehört zu Larven (*Triton taeniatus*) von 8,5—9,5 mm Kopfschwanzlänge. Makroskopisch betrachtet fällt an den Extremitäten dieser Stufe im Vergleich zu der vorigen besonders eine Längenzunahme auf; auch tritt der ulnare Randwulst bestimmter hervor; der Oberarm hält mit dem Unterarm und der Hand auch noch dieselbe Richtung ein. Die Lage der Gliedmaßen ist noch unverändert: sie sind in sagittaler Richtung mit der späteren Beugefläche an die seitliche Rumpfwand angelehnt, während die Streckfläche nach außen schaut; der ulnare Rand ist nach oben, der radiale nach unten gerichtet.

Serienschnitte bieten Folgendes: Die Aufhellung des Humerus ist bedeutend vorgeschritten; das obere Ende hat die Entwicklungshöhe des Mittelstückes erreicht; in beiden finden sich schön ausgebildete Alveolen mit großen, blass gefärbten, runden Kernen; im unteren Drittheil des Humerus macht sich auch ein Bestreben der embryonalen Knorpelzellen geltend, sich auszudehnen und ihre gegenseitigen Abstände zu vergrößern. Die Kerne sind in diesem Bereich noch dunkler gefärbt, von eirunder Gestalt und an einem ihrer Pole oder an beiden ist dichtere protoplasmatische Substanz angesammelt, die in einen spitzen Fortsatz ausläuft. So zeigt sich auch in diesem wie im vorigen Stadium, dass der Knorpelbildungsprocess in der Mitte des Oberarms einsetzte und sich von da gegen die beiden Epiphysen ausbreitete, schneller gegen die proximale als gegen die distale. Am äußersten distalen Ende besteht noch eine Zone von zwei oder drei Zellreihen, deren Kerne noch dichtgedrängt stehen, und klein, rund oder eirund sind; zwischen diesen findet sich nur spärliches Protoplasma eingestreut. Diese Zone erscheint bei schwacher Vergrößerung als schmaler, dunkler Grenzstreifen zwischen

den hier an einander stoßenden helleren Nachbaranlagen und liefert damit den Beweis, dass diese nicht unmittelbar in einander fließen. Ein weiteres Merkmal bietet uns dafür sicheren Anhalt, auf das auch STRASSER aufmerksam machte; den Oberarm wie auch die beiden Vorderarmsäulen durchsetzt nunmehr ein rosa-violetter Schimmer, von dem sich in jener dunklen Zwischenzone nichts bemerken lässt. Wie starke Vergrößerung ergibt, knüpft sich diese Färbung an die spitzen Ausläufer der zusammengepressten Elemente, wie auch an die Alveolenwände; je nach der Dichte des Substrats ist der Farbenton dunkler oder heller. Da diese röthliche Färbung stets auch der Knorpelgrundsubstanz des fertigen Knorpels eigen ist, so ist es berechtigt, dieselbe als Erkennungsmittel der ersten Knorpelbildung zu benutzen, wie dies von Seiten STRASSER's (33) geschehen, und damit einen genetischen Zusammenhang zwischen genannten Gewebstheilen herzustellen. Die seitliche Umgrenzung des Oberarms ist sehr scharf, da die perichondralen Zellen mit ihren Kernen stark in die Länge gezogen sind und sich der Säule dicht anschmiegen. Bezüglich der Form lässt sich dem früher Gesagten nicht viel Neues hinzufügen: Die Säule ist länger und schlanker geworden, der obere Gelenkkopf hat seine Rundung vervollkommenet und an der distalen Epiphyse scheint es nun auch zur Ausbildung der Condylen kommen zu wollen, was sich in der Verschiedenheit ihres Durchmessers in den einzelnen Schnitten äußert. Außerdem zeigt auch der radiale Rand des Humerus in der Nähe der unteren Epiphyse eine geringe Einziehung. In Zusammenhang mit dieser dürfte es wohl zu bringen sein, dass auf den der Dorsalfäche näher gelegenen Schnitten zwischen den benachbarten Enden von Humerus und Radius Lücken sich bemerkbar machen, die oft nur durch eine schmale Brücke, hergestellt durch eine stark abgeplattete Zelle, getrennt sind. An einem besonders dünn gerathenen Schnitt konnte ich sogar die beiden Enden durch einen zusammenhängenden Spalt in ihrer ganzen Breitenausdehnung geschieden sehen. In dieser Spalte liegen einzelne mehr oder weniger platte, spindelförmige Zellen, die nicht etwa von einer der Epiphysen losgerissen sind, sondern einer den Gelenkspalt durchsetzenden Bindegewebsmembran anzugehören scheinen. Von derartigen Spaltlücken ist im ulnaren Antheil des Ellbogengelenks selbst unter Anwendung schärfster Systeme nichts nachzuweisen; die Enden legen sich vielmehr hier noch dicht an einander, ohne aber zu verschmelzen.

Das den Humerus umgebende Muskelgewebe ist schon weiter entwickelt; man kann nunmehr, namentlich in seinem oberen Bereich, Muskelfibrillen als an ihren Enden sich verzweigende Fäden erkennen, an denen ich Querstreifung noch nicht bemerken konnte, und die noch nicht zu Bündeln vereinigt sind. Neben den Fasern finden sich noch zahlreiche spindelförmige Zellen.

Radius und Ulna treten in ihren Umrissen bestimmter hervor, sie sind ziemlich länger geworden, beide an Länge etwa gleich. Sie stellen gebogene Säulen dar, die einander ihre konkaven Ränder zukehren und dadurch eine große Lücke zwischen sich lassen; die lateralen Ränder sind entsprechend konvex. Die damit verbundene Längenverschiedenheit der Ränder ist auf Unterschiede im Wachstum zurückzuführen. Dasselbe geht am konvexen Rand schneller vor sich als am konkaven. Es drückt sich dies auch darin aus, dass die Grenzzellen in Folge eines hier kräftiger wirkenden Zuges längsgestreckt sind, während sie an den Innenrändern wie auch an den Epiphysen eine runde oder ovale Form beibehalten haben. Wie ich schon oben anführte, lässt sich die Grenze gegen den Oberarm schon bei schwacher Vergrößerung sicher bestimmen, nicht eben so leicht gegen die Handwurzel. Bei Betrachtung einzelner Schnitte dieser Serie mit schwachen Systemen bieten sich Bilder, für die man die Schilderungen und Figuren GOERTE's theilweise als zutreffend erachten möchte; man kann zu der Annahme kommen, als ob Radius und Ulna sich ununterbrochen durch den Carpus hindurch fortsetzten. Dabei scheint auf den einen Schnitten der radiale Ast in den ersten Finger überzugehen, auf anderen endigt er vor dessen Basis. Die ulnare Säule dagegen giebt den Eindruck, als ob sie sich oberhalb der Gefäßlücke in zwei Gabeläste theile, von denen der radialwärts gelegene in S-förmiger Biegung gegen den radialen Carpalast abbiegt und eine Strecke weit an diesen angeschmiegt verläuft; vor der Basis der beiden Finger erfährt er eine knotenförmige Anschwellung, um dann ununterbrochen in den zweiten Finger zu endigen. Der ulnar von der Gefäßlücke verlaufende dagegen setzt sich, wie es scheint, nach mehrfachen geringeren Biegungen in die Anlage des dritten Fingers fort. Zuhilfenahme der starken Vergrößerung giebt uns den sicheren Aufschluss, dass ein Zusammenhang in angedeuteter Weise nicht besteht. Die Säulenstrecke, so weit wir sie als Radius bzw. Ulna bezeichnen müssen, tritt gegenüber der Handwurzel durch das hellere Aussehen hervor; in ihnen finden sich jene oft beschriebenen, in der Quere abgeplat-

teten Elemente eng auf einander geschichtet, die man in der Handwurzel vergebens sucht; eben so vermisst man jene charakteristische rosa-violette Färbung im proximalen Abschnitt der Handwurzel, endlich vermag man die äußerste Grenzzellenreihe an den abgerundeten Vorderarmenden so genau zu verfolgen, dass wir über die distale Grenze des Vorderarms eben so wenig im Zweifel sein können wie über die proximale.

Zu dieser Auffassung wird man sicher geführt, wenn man ganze Schnittserien durchmustert und dabei besonders auch sich an die Schnitte hält, welche der Medianebene näher liegen; weniger überzeugend sind die der Dorsal- oder Ventralfläche benachbarten.

In der Handwurzel haben sich nunmehr, wie wir bei Anwendung scharfer Systeme erkennen können, auch bedeutende Veränderungen im Sinne einer fortschreitenden Sonderung der Anlagen vollzogen: Das auf der vorigen Stufe durch Auflockerung und gleichzeitige Aufhellung seiner Elemente in der Nähe der Basis der beiden ersten Finger in seiner ersten Anlage sichtbar gewordene Centrum (*B.c.*, Fig. 8 und 9) hat sich bedeutend vergrößert. Die Zellen, die anfänglich ordnungslos neben einander lagen, gruppieren sich gleichsam einer vom Mittelpunkt des sich anlegenden Centrums aus wirkenden Anziehungskraft folgend, zwiebelschalenartig in concentrischen Ringen um einander. Diese Umordnung schreitet vom Mittelpunkt gegen die Peripherie allmählich und gleichmäßig weiter. Die äußerste Bogenlinie des Basale commune oder Carpale *III* berührt fast unmittelbar die proximalen Endstücke der beiden Fingerbasen. Hervorheben muss ich, dass dieses Centrum sich schon von Anfang an einheitlich und gesondert von den Fingern anlegt, wie eine große Anzahl von mir hierauf untersuchter Schnitte übereinstimmend ergab. Durch Vertretung dieser Ansicht gerathe ich in Widerspruch sowohl mit STRASSER's (33) wie GOETTE's (21) Angaben. Obwohl ich letzterem Forscher, der das Basale commune als Verschmelzungsprodukt der Endstücke zweier Carpaläste auffasst und diese Zusammensetzung noch zu einer Zeit beobachten will, wo bei Triton taeniatus schon drei Finger ausgebildet sind (vgl. GOETTE's Fig. 9), hierin ganz entschieden entgegengetreten muss, so nähern sich seine weiteren Ausführungen über die Sonderung dieses Stückes viel eher meinen Beobachtungen als diejenigen STRASSER's (33). GOETTE (21) sagt nämlich Folgendes: »Dieses Vorderende zeigt sehr frühe die schon beschriebene Umbildung in embryonales Knorpelgewebe, welches bisher ohne merkliche Unterbrechung mit dem gleichen Gewebe

der Finger zusammenfließt, um sich erst später wieder von demselben zu sondern; gewöhnlich bleibt es aber von Anfang an von demselben durch eine dunklere, weiche Zwischenschicht, d. h. die noch unveränderte indifferente Zellmasse der ursprünglichen Anlage geschieden. Diese bald dickere bald schmalere Zwischenschicht bezeichnet das Gelenk der beiden ersten Mittelhandstücke mit dem sogenannten *Carpale III aut.* oder dem *Carpale *rm III** nach der von mir vorge schlagenen Bezeichnung. Abgesehen von dieser histiologischen Sonderung der Mittelhand und Handwurzel ist die Grenze zwischen beiden auch durch eine Einschnürung der Bildungsmasse an jener Gelenkstelle angedeutet, welche auch dort nicht zu verkennen ist, wo die Knorpelbildung ohne Unterbrechung von der Handwurzel in die Mittelhand übergeht. Endlich ist die Anlage des *Carpale *rm III** gewöhnlich etwas schmaler als der quere Durchmesser beider Skelettäste, was auf eine wirkliche Zusammenziehung der Bildungsmasse während der Verschmelzung schließen lässt. Ähnlich wie gegen die Mittelhand ist jenes Stück auch in proximaler Richtung gegen die übrige Handwurzel durch eine leichte Einschnürung und meist auch durch die deutlich abgesetzte Knorpelbildung geschieden, so dass *Carpale *rm III** frühzeitig als ein besonderes, rundes Knorpelstück hervortritt.« Ich glaubte diese Stelle, die sich auf die Bildung des *Carpale III* bezieht, deshalb ausführlich wiedergeben zu müssen, weil daraus hervorgeht, dass die Annahme einer Gewebskontinuität eine hypothetische ist, und nicht den Thatsachen entspricht. Denn obwohl GOETTE (21) die Diskontinuität der Anlage als den »gewöhnlichen« Befund bezeichnet, glaubt er dennoch dem bisweilen vorkommenden gegentheiligen Fall größeres Recht für eine allgemeine Schlussfolgerung einräumen zu müssen. Wäre es den Thatsachen nicht viel entsprechender, die selteneren Fälle als Ausnahmen zu behandeln, die wahrscheinlich der Ungunst des Objectes zuzuschreiben sind? Ich möchte besonders darauf hinweisen, dass sich obige Beschreibung GOETTE's auf Untersuchungen an *Triton cristatus* beziehen. Präparate dieser Art mögen allerdings mehr geeignet sein, manchmal Zweifel über Zusammenhang bzw. Trennung von Skelettanlagen zu veranlassen, jedoch konnte ich immer noch Merkmale finden, die mir hierüber sichere Auskunft verschaffen. Viel zuverlässiger sind die von *Triton taeniatus* angefertigten Schnittserien. Diese lassen erkennen, dass an den vermeintlichen Übergängen des Basale commune in die Finger die Kerne verschiedene aber ganz bestimmte Verlaufsrichtungen einhalten. — Es ist hier noch

nachträglich anzuführen, dass während der Anordnung der Zellen um einen Mittelpunkt deren Kerne eine geringe Gestaltsveränderung annehmen, in so fern sie eine leichte konkave Einbiegung an der dem Mittelpunkt der Anlage zugekehrten Breitseite, eine entsprechende Konvexität an der gegen die Peripherie gelegenen aufweisen. Achtet man auf diese Merkmale genau, so lässt sich an Nachbaranlagen, die mit ihren peripheren Grenzen hart an einander stoßen, die Zugehörigkeit der einzelnen Kerne nicht allzu schwer bestimmen. Selbstverständlich sind zu diesem Zwecke neben starken Systemen auch dünne Schnitte erforderlich. Erleichtert wird die Grenzbestimmung, wenn eine die Anlagen trennende Zwischenschicht, wenn auch nur von geringer Ausdehnung, vorhanden ist, da die Zellkerne in ihrem Bereich eine indifferente, mehr gerade Verlaufsrichtung erkennen lassen. Diese verschiedene Kernrichtung beim Übergang des Carpus in die beiden Finger haben GOETTE und STRASSER offenbar übersehen, obwohl sie gerade hier sehr in die Augen fällt. Die äußerste Grenzzellenreihe des Basale commune verläuft in einer Bogenlinie, deren Konvexität gegen die Fingerbasis gerichtet ist. Andererseits lässt sich gut verfolgen, wie die seitliche Grenzzellenreihe der Finger mit ihren durchweg kleinen, runden Kernen am proximalen Ende in eine gegen den Carpus sich vorwölbende Bogenlinie übergeht; der Krümmungsradius der letzteren ist viel geringer als der für den äußeren Begrenzungskreis des Basale commune. Dadurch, dass hier zwei Bogenlinien nahe an einander rücken, ohne dass es jedoch zu einer vollständigen Berührung kommt, bleibt zwischen beiden ein bikonvexer Spalt übrig, der sich zu beiden Seiten buchtartig erweitert. An diesen seitlichen Buchten (*a* und *b* in Fig. 8) hat sich ein dicht gedrängter Haufen von Zellen mit kleinen runden Kernen angesammelt, von denen man einzelne gegen den Spalt vordringen sehen kann, ohne dass sie ihn in seiner ganzen Breite durchsetzen; es finden sich vielmehr an der Stelle des geringsten Querdurchmessers des Meniscus Zellen, die durch ihre äußerst schmale plattgedrückte Gestalt auffallen und als solche eine Scheidung des Basale commune von den Fingern bewirken.

Eben so wie distalwärts gegen die Finger lässt sich die Grenze des Basale commune auch gegen den übrigen Carpus bestimmen. An dünnen Schnitten findet man nämlich bei Benutzung starker Vergrößerung, dass die Zellmasse, welche den Carpus in seiner Gesamtheit zusammensetzt, nicht mehr wie im vorhergehenden Stadium einen ungeordneten Haufen bildet, noch dass sie sich in Zellsäulen

angeordnet hat, wie dies GOETTE und STRASSER behaupten, sondern es ist vielmehr zu einer Sonderung in einzelne Bezirke oder Centren gekommen; der Bildungsvorgang ist dabei derselbe, wie ich ihn oben für das Basale commune beschrieben habe. Wie aus Fig. 8 hervorgeht, lassen sich auf dieser Entwicklungsstufe außer dem Basale commune fünf weitere Centren bestimmt erkennen. Proximalwärts von der Anlage des Basale commune hat sich ein Centrum gebildet, das dem Centrale (*c*) entspricht; es besitzt nicht ganz denselben Umfang wie ersteres, namentlich nicht denselben Querdurchmesser, woher es auch kommt, dass bei schwacher Vergrößerung der mittlere Handwurzelstrahl an seinem unteren Ende eine knotige Verdickung zu haben scheint. Proximal von dem Centrale schließt sich die Anlage des Intermedium (*i*) an, welche den Querschnitt der *A. interossea* (*A.i*) radialwärts und auch theilweise distalwärts umgreift. Das Intermedium drängt sich zwischen die unteren Enden der beiden Vorderarmsäulen in die Vorderarmlücke ein; seine Entwicklungsstufe steht noch etwas hinter derjenigen der beiden vor genannten Centren, jedoch hat in seinem unteren Theil die Aufhellung als Zeichen einer beginnenden Knorpelbildung eingesetzt. Die Abgrenzung dieses Stückes gegen Ulna und Radius ist deutlich wahrzunehmen. Außer diesen drei Centren sind noch in der Verlängerung des Radius zwei weitere in Bildung begriffen. Dieselben stehen in ihrer geweblichen Zusammensetzung fast noch ganz auf der Stufe des axialen Blastems, sind aber gleichwohl als solche durch die Centrirung der Kerne deutlich gekennzeichnet. Das mehr proximal gelegene entspricht offenbar dem Radiale (*r*); es ist wie das distalwärts von ihm gelegene von runder Form, übertrifft jedoch dieses an Größe und ist von ihm durch eine noch nicht differenzierte Gewebsmasse geschieden. Das distal gelegene Stück entspricht dem Carpale II (GEGENBAUR) (*c*₂), dasselbe liegt entfernt von dem Metacarpale II, es legt sich sogar ein radialer Antheil des Basale commune zwischen beide ein; STRASSER (33) hat daher Recht, wenn er die späteren Beziehungen genannter Elemente als sekundäre bezeichnet. Die übrige ulnarwärts gelegene Handwurzelanlage hat den Entwicklungsgrad des radialen Antheils noch nicht erreicht. Vom späteren Ulnare und Carpale V vermag ich noch nichts zu erkennen; dagegen macht sich ulnarwärts vom Basale commune eine kreisförmige dichtere Zellansammlung bemerkbar, in der wir das Bildungscentrum des Carpale IV (*c*₄) zu sehen haben. Die ulnare wulstförmige Zellwucherung, aus der später die beiden äußeren

Finger auswachsen, zeigt im Ganzen das Bestreben, eine mehr längliche Form zu gewinnen.

Aus obiger Schilderung ist zu entnehmen, dass zusammenhängende Zellsäulen im Carpus nicht vorhanden sind. Gleichzeitigkeit der Entwicklung der Stücke einer Längsreihe, Gleichartigkeit oder wenigstens geringe Verschiedenheit in der Form, Mangel einer ausgeprägten, die einzelnen Knorpelstücke trennenden Gewebsschicht, das sind die Faktoren, welche bei der Feststellung einer thatsächlich bestehenden Trennung Berücksichtigung erheischen, und welche auf der anderen Seite geeignet sind, zu den mehrfach erwähnten Täuschungen Veranlassung zu geben. Die Entwicklung der beiden ersten Finger hält ungefähr gleichen Schritt mit derjenigen des Radius, jedoch sind die Zellen in den Fingersäulen noch mehr abgeplattet als in diesem. Beide Finger sind in der Entwicklung gleich weit gediehen, an Länge steht der erste dem zweiten nach. Näheres über den Entwicklungsvorgang werde ich weiter unten erwähnen.

Larven von 9—12 mm Länge (Fig. 10).

In den folgenden Perioden der Entwicklung behält der Humerus nicht mehr jene gleichsam indifferente Lage gegenüber dem Unterarm bei, sondern setzt sich in einem etwa 130—140° betragenden Winkel gegen denselben ab. Diesen Grad der Abbiegung hat die Extremität schon bei 11 mm langen Larven von *Triton taeniatus* erreicht. Gleichzeitig damit vollzieht sich auch die Entwicklung des Ellbogengelenks. So hat die schon im vorigen Stadium bemerkbar gewordene Einschnürung des radialen Randes am unteren Ende des Oberarms nach und nach einen deutlichen Gelenkkopf von einem schlanken Hals sich abschnüren lassen. Der Oberarm ist dadurch zu einer leicht S-förmig gebogenen Säule geworden, die in der Hauptsache schon ihre endgültige Gestalt zeigt. Auch die beiden auf den Oberarm folgenden Knorpelsäulen, Radius und Ulna, zeigen schon ganz die Verhältnisse des Erwachsenen. Dieselben sind vom Humerus durch eine verhältnismäßig breite Spalte getrennt.

An dieser Stelle soll auf die Entwicklung des Ellbogengelenkes etwas näher eingegangen werden, wobei ich hauptsächlich die von HENKE und REYHER über die Gelenkbildung aufgestellten Beobachtungen und Folgerungen im Auge habe. Diese beiden Forscher haben in ihren »Studien über die Entwicklung der Gliedmaßen des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen« den Nachweis zu erbringen sich bemüht, dass die Bildung der Gelenke und namentlich der

Gelenkflächen nicht ohne Weiteres auf Vererbung zurückgeführt werden könne, dass vielmehr ein schon während der Entwicklung sich bethätigender und allmählich auf die Ausbildung der fertigen Formen hinarbeitender Mechanismus in Gang komme. Sie räumten der gleichzeitig mit den Skeletttheilen sich entwickelnden Muskulatur einen bestimmenden und modellirenden Einfluss auf die Form der Gelenkflächen ein und leiteten im Besonderen das »hypothetische Gesetz« ab, »dass aus einem Stadium der Amphiarthrose — d. h. einem Indifferenzstadium, das sich besonders durch die geringe Verschiedenheit der Gelenkflächen kennzeichnet — die Pfanne auf der Seite gebildet wird, auf welcher die Insertionen der überspringenden Muskeln wenig weit vom Gelenk entfernt sind«. Eine derartige Beziehung mechanischer Einfüsse mag ja hypothetisch sehr naheliegend sein und es wäre zu erwarten, dass ähnliche physiologische Verhältnisse wie für die Extremitäten des Menschen auch für diejenigen der Tritonen in Betracht kommen. Wie verhält es sich nun aber damit thatsächlich? Die früher besprochenen ersten Anfänge der Bildung von Gelenkkopf und Pfanne kamen, wie wir mit Bestimmtheit feststellen können, ohne jegliche Einwirkung der Muskulatur zu Stande, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil derselben noch sämtliche Merkmale fehlten, welche das Muskelgewebe als solches kennzeichnen, und die es befähigten, durch seine Kontraktion Skelettabschnitte in bestimmter Weise gegen einander zu bewegen. Ja selbst, wenn auch schon ein funktionsfähiges aktives Bewegungsorgan vorhanden wäre, so schließt doch schon die gegenseitige innige Anlagerung der an der Bildung des Gelenkes beteiligten Skeletttheile jede ausgiebigere Lageveränderung aus. Noch viel auffallender als für den unteren Gelenkkopf des Humerus ist der Ausschluss der Muskelwirkung bei der Bildung des oberen Gelenkkopfes, da dieser schon zu einer Zeit, wo die ihn umgebende Muskulatur noch in dem frühesten Stadium der Entwicklung steht, in einer dem ausgebildeten Zustand schon sehr ähnlichen Gestaltung sich zeigt. Auch für spätere Entwicklungsstadien des Humero-Antebrachialgelenks ist die Einwirkung der Muskeln nicht einwandfrei festzustellen. Zwar macht dasselbe in seiner Entwicklung rasch Fortschritte, und es beginnen sich die Abkömmlinge der vordem spindelförmigen Muskelzellen, die Muskelfasern schon zu Bündeln zu vereinigen, jedoch kann ich weder von dem diese zusammenhaltenden Perimysium externum, wie auch von einer Querstreifung an den einzelnen Fasern zu einer Zeit etwas bemerken, wo die

Gelenktheile schon fertig in die Erscheinung treten. Gerade auf letzteren Punkt möchte ich ganz besonderes Gewicht legen, da ja, wie EIMER bestimmt nachwies, die Querstreifung an der Skelettmuskulatur als Ausdruck ihrer Thätigkeit aufzufassen ist.

Kann ich also der Muskulatur für die Ontogenese der Gelenke der Tritonextremitäten eine ausschließlich wirksame Antheilnahme an der Bildung der Gelenkformen nicht zuerkennen und muss ich vielmehr den auf Vererbung beruhenden Wachsthumsvorgängen für die erste typische Gestaltung der Gelenkflächen den alleinigen Einfluss zugestehen, so ist andererseits die Muskelwirkung für die phylogenetische Bildung der Gelenke durchaus nicht zu unterschätzen. Die Versuche FICK's (18a) haben in letzter Hinsicht einwandfreie Beweise erbracht. Wir werden daher unsern Standpunkt dieser Frage gegenüber am besten kennzeichnen, wenn wir die während der Ontogenese der Gelenke sich abspielenden Vorgänge als auf langem Wege der Phylogenese erworbene ansehen, und zwar in der Weise, dass die im Lauf der Stammesentwicklung durch Thätigkeit entstandenen Umbildungen in der Ontogenese sich wiederholen, auch nachdem die sie erzeugende Ursache aufgehört hat zu wirken.

Die Verknorpelung in der Handwurzel, welche an Larven von 9,5 mm Länge im Basale commune eingesetzt hatte, hat sich allmählich über den ganzen radialen Handwurzelabschnitt ausgedehnt. Die Grenzen der einzelnen Handwurzelstücke sind nunmehr schwieriger zu erkennen, da die letzteren in Folge der Ausbildung der Alveolen mit ihren Peripherien eng an einander stoßen. Die Beobachtung der Kernrichtung bietet hier zur richtigen Beurtheilung den hauptsächlichsten Anhaltspunkt. Ein Zusammenfließen des Gewebes der einzelnen Carpusstücke, und zwar sowohl der in querer als der in der Längsrichtung an einander stoßenden kann ich in Rücksicht auf die ursprünglich gesonderte Bildung auch für diese Stufe nicht zugeben.

Ich möchte einer gegentheiligen Anschauung besonders auch folgenden Satz GOETTE's entgegenstellen: »Überhaupt ist wohl zu beachten, dass der Eindruck eines Zusammenfließens der knorpeligen Handwurzeltheile um so eher erzeugt wird, als an ihrer Oberfläche der Faserzug fehlt, den die langen alsbald mit Knochenröhren sich umgebenden Knorpel des Armes und der Finger besitzen und der ihnen schon frühe eine schärfere Abgrenzung verleiht.« In gleichem Sinne spricht sich STRASSER p. 285 aus: »Bedenkt man freilich, dass selbst vollständig getrennte Knorpelflächen sich so vollständig an einander legen können, dass genaue mikroskopische Untersuchung a priori kaum zum Entscheid über die Art des Zusammenhanges verhilft, so begreift man, dass Beobachter, die mit größeren Methoden arbeiten, hier leicht der Täuschung verfallen können.«

Im Verlauf der weiteren Ausbildung der Stücke treten übrigens bald an ihrer Peripherie dunkle, stark plattgedrückte Zellen auf, welche dann schon bei schwacher Vergrößerung die Grenzbestimmung der einzelnen Stücke ermöglichen. Das Carpalstück des dritten Fingers hat sich sehr rasch entwickelt und geht in der Verknorpelung dem zugehörigen Finger voran. Noch mehr tritt dieser zeitliche Unterschied in der Ausbildung zwischen dem Basalstück des vierten Fingers und diesem selbst hervor.

Bisher habe ich die Entwicklung der Finger als von zusammenhängenden Säulen geschildert, ohne dabei ihrer Gliederung in Unterabschnitte zu gedenken. Über eine solche vermag man an den beiden ersten Fingern nicht ohne Weiteres klar zu werden, sie tritt vielmehr erst an dem sich entwickelnden dritten und vierten Finger hervor, da bei diesen der Vorgang ein langsamerer ist. An geeigneten Präparaten ist mit Bestimmtheit zu entscheiden, dass eine Gliederung schon bei dem frühesten Auswachsen dieser Finger sich einstellt. Metacarpus und Phalangen sondern sich aus dem undifferenzierten Blastem des ulnaren Randwulstes in runder Form ähnlich wie die Carpusstücke, um erst nachträglich mit der Streckung der Fingersäule die langgezogene Gestalt zu erhalten. Die Centrirung der einzelnen Theile erfolgt in proximo-distaler Reihenfolge, dergleichen die Verknorpelung. Bei etwas vorgeschrittener Entwicklung der Finger bis zu dem Grad, wie ihn die beiden ersten Finger im vorhergehenden Stadium zeigten, verwischen sich die Gliederungsstellen, da die Einzelabschnitte in der Entwicklung auf gleicher Stufe stehen. Der einzige Anhalt ist darin geboten, dass die Enden der Fingerabschnitte mit abgerundeten Flächen gegen einander stoßen, so dass seitlich an den Gelenkstellen Einbuchtungen entstehen, ähnlich wie ich sie für die Zusammentrittstelle der proximalen Epiphyse mit dem Basale commune beschrieben. Besonders deutlich gekennzeichnet sind die Gliederungsstellen an den Fingerdurchschnitten, welche Sehnenanlagen der Flexoren enthalten, da man hier deutlich verfolgen kann, wie ursprünglich drei Zellreihen neben einander verlaufen, und wie die eine nach der anderen am Metacarpo-Phalangealgelenk, ersten Interphalangealgelenk etc. ihr Ende finden (vgl. Fig. 8 e_1 und e_2). Mit dem Fortschreiten der Verknorpelung verbreitern sich die Gelenkanlagen — was namentlich bei Triton cristatus hervortritt —; an diesen Stellen fallen auch dunkle, dichte Zwischenscheiben auf, hergestellt durch quer liegende, lang ausgezogene, spindelförmige Zellen; an gut gerathenen Schnitten lässt

sich erkennen, dass die Scheibe aus drei Zellreihen sich zusammensetzt, von denen je eine zur Abgrenzung der betreffenden Gelenkenden dient, während eine zwischenliegende als Querdurchschnitt einer dieselben trennenden Gewebsschicht aufzufassen ist (Fig. 10 *a* und *b*). Späterhin wölben sich die distalen Enden der Metacarpen bzw. Phalangen leicht vor, während die proximalen eine seichte Pfanne bilden. Schon auf früherer Stufe zeigte sich auch die Anlage des Kapselbandes, auf Schnitten als eine zu beiden Seiten der Gelenke vom einen zum anderen Gelenkende verlaufende Kernreihe kenntlich.

Aus den bisherigen Ausführungen ist zu entnehmen, dass die einzelnen Theile des Extremitätenskeletts sich sämmtlich aus einem ursprünglich gemeinsamen Grundgewebe schon sehr frühe als Sonderanlagen entwickeln. Mit diesem Ergebnis ist also die übereinstimmende Entwicklung der säulenförmigen und der runden Skelettstücke je unter sich wie auch dieser beiden Gruppen unter einander dargethan und sind auch gewisse Widersprüche beseitigt, welche sowohl die Anschauung von STRASSER (33) wie diejenige von GOETTE (21) nach dieser Richtung enthielt.

Die Beschreibung des Entwicklungsganges der Tritonextremitäten bezog sich durchweg auf Larven von Triton taeniatus; die Untersuchung erstreckte sich jedoch auch auf solche von Triton cristatus. Ich konnte bei Durchmusterung der vielfachen Schnittserien durch Extremitäten von Larven letzterer Art auf nichts stoßen, was den an jenen gewonnenen Ergebnissen widersprach. Dass ich der Beschreibung Larven von Triton taeniatus zu Grunde legte, ist einzig und allein auf die langsamere gewebliche Entwicklung ihres Extremitätenskeletts zurückzuführen, welche uns in deren einzelne Phasen viel besseren Einblick gewährt und damit ein viel zuverlässigeres Urtheil ermöglicht.

Über Hand- und Fußwurzel der Anuren.

Schon zu Anfang meiner Arbeit habe ich darauf hingewiesen, dass GEGENBAUR (19) bei der Aufstellung eines typischen Grundplans für den Carpus und Tarsus sich von dem Gedanken leiten ließ, die Hand- und Fußwurzelbildungen der über den Urodelen stehenden Abtheilungen der Wirbelthiere von dem bei jenen gewonnenen Gesichtspunkt aus vergleichend zu untersuchen, um etwaige Abweichungen richtig zu beurtheilen. Eine Prüfung dieser Extremitätenabschnitte bei den Anuren lässt nun die eigenthümliche Erscheinung

erkennen, dass diese, die schon so weitgehende Formabweichungen von denen ihrer nächsten Verwandten bieten, es erschweren, hierin den für den Carpus und Tarsus der Salamanderlarve aufgestellten Typus wiederzufinden. Es ist wohl naheliegend, diese Veränderungen mit der eigenartigen Gebrauchsweise der Gliedmaßen der Anuren in Zusammenhang zu bringen. Während beide Gliedmaßenpaare der geschwänzten Amphibien noch in gleichmäßiger und ursprünglicher Weise zu einfacher Schreitbewegung dienen, ist bei den schwanzlosen diese Gleichmäßigkeit in der Benutzungsweise aufgehoben und hat mit dem Übergang in die ausgiebigere Sprungbewegung in so fern einer ausgeprägten Arbeitsteilung Platz gemacht, als die Hintergliedmaßen, welche im Ruhezustand unter dem Körper eng zusammengefaltet liegen, die Aufgabe übernommen haben, bei ihrer Streckung den Körper rasch und kraftvoll von der Unterlage abzustößen, eine Strecke weit zu schleudern und damit eine Bewegungsform herzustellen, die wir als »Springen« bezeichnen. Die Ausübung dieser Springthätigkeit hat an dem Skelett der Hintergliedmaßen Veränderungen hervorgebracht, die sich vor Allem in einer bedeutenden Verlängerung der beiden Röhrenknochen, des Ober- und Unterschenkels aussprechen, sowie darin, dass dem Extremitätenstiel noch zwei weitere säulenförmige Knochen (Calcaneus und Astragalus) einverleibt sind, welche ursprünglich dem Mittelfuß angehörten. Diese Verlängerung der Hintergliedmaßen ist verhältnismäßig am bedeutendsten bei Laubfröschen (Hylidae), welchen sich die Frösche (Ranidae) anschließen, während andererseits die Hintergliedmaßen der Kröten (Bufonidae) denen der vorgenannten an Länge ziemlich nachstehen. Dem entsprechend stuft sich auch das Springvermögen ab. Nach Kenntnis solch enger Beziehungen zwischen Skelettbildung und Gebrauch dürften wir auch keinen Fehlschluss begehen, wenn wir letzteren in ursächlichen Zusammenhang mit gewissen Umbildungen am Knochengerüst bringen und für diesen besonderen Fall der Ausübung der Springthätigkeit die bedeutende Verlängerung der Hintergliedmaße auf Kosten der Wirbelsäule zuschreiben. Als Beweis hierfür dürfte auch die Thatsache gelten, dass Thiere, die systematisch weit von einander abstehen, denen aber ähnliche Bewegungsformen eigen sind, auch analog gebaute Hintergliedmaßen aufweisen. Solche physiologische Beziehungen mit den Fröschen finden sich beispielsweise beim Känguruh (*Macropus*), der Springmaus (*Dipus*) und etwa noch dem Hasen (*Lepus*). Wenn nicht volle Übereinstimmung des Gliedmaßenbaues bei den

erwähnten Thieren besteht, so beruht dies naturgemäß auf Besonderheiten im Gebrauch oder auf Benutzung der Extremitäten zu bestimmten Nebenfunktionen. So musste z. B. der Fuß der Anuren, da diese nicht ausschließliche Landbewohner sind, sondern mehr oder weniger lange Zeit im Wasser verbringen, die Funktion des verloren gegangenen Schwanzes übernehmen und als Schwimmorgan dienen. Dem entsprechend ist derselbe stark verbreitert und abgeplattet und vermag gleichsam als Ruderschaufel am Ende eines langen Ruderstiels das Wasser kräftig zu schlagen und den Körper energisch vorwärts zu treiben.

Die Vordergliedmaßen spielen bei der Bewegung im Wasser wie auf dem Lande eine mehr oder weniger unthätige Rolle. Während des Schwimmens schmiegen sie sich der seitlichen Rumpfwand dicht an, bei der Bewegung auf dem Lande fangen sie nach dem Sprung den wieder zu Boden fallenden Körper auf und stützen den Vorderkörper während der Ruhe. Neben dieser Funktion als Stütz- und Haftorgan, zu welchem letzterem Zweck die breitflächige Hand durch Spreitzen der Finger eine möglichst breite Unterlage zu gewinnen sucht, kommt der Hand bei vielen Anuren noch die Aufgabe eines Greiforgans zu, und zwar dies vermöge eines gegenüberstellbaren Daumens, der sich mit Kraft den übrigen Fingern entgegensetzt und damit der Hand dieser Thiere, welche bekanntlich zur Zeit der Begattung die höchste Kraftleistung zu erzielen vermag, die Fähigkeit verleiht wie eine Zange zu wirken.

Die Kenntnis solch enger Beziehungen zwischen dem Skelett der Gliedmaßen und deren Gebrauch muss bei der Beurtheilung des ersteren sehr in die Wagschale fallen, da wir nur hierdurch mancherlei sonst unverständliche Formgestaltungen am Knochengestüst verstehen lernen.

A. Handwurzel.

Die Arbeiten, welche sich mit dem Bau der Handwurzel der schwanzlosen Amphibien beschäftigen, sind sehr zahlreich; mehrere Forscher, wie CUVIER (14), OWEN (30), DUGÈS (15), MECKEL (29), ECKER (16), GEGENBAUR (19), EMERY (17), HOWES und RIDWOOD (22) u. A. haben hierüber schon Untersuchungen veröffentlicht, ohne dass bis jetzt eine einheitliche Auffassung bezüglich der Deutung der einzelnen Stücke erzielt worden wäre; im Gegentheil wäre man berechtigt zu sagen, dass fast mit jeder neuen Arbeit auch eine neue Ansicht aufgetaucht ist. Auf die Darlegung der verschiedenen

Meinungen will ich hier nicht eingehen, möchte sie vielmehr in eine am Schluss dieser Abhandlung folgende Besprechung verflechten.

Beschreibender Theil.

Anmerkung. Bei der Beschreibung der Handwurzel der verschiedenen Anurengruppen will ich mich nicht ganz genau an die systematische Ordnung halten; ich behandle die Aglossa statt in erster in letzter Reihe, weil sie in ihrem Carpusbau Besonderheiten bieten, welche erst nach Kenntnis der mehr typischen Formen richtig beurtheilt werden können. Zunächst benutze ich die von ECKER (16) geübte Bezeichnungsweise (für die zweite Handwurzelreihe in etwas abgeänderter Form). Die vorläufige Umgehung der GEGENBAUR'schen Benennungsweise geschieht desshalb, weil diese an und für sich schon eine gewisse Bedeutung für die einzelnen Stücke in sich schließt; am Schluss werde ich dann wieder auf diese zurückkommen. Die Beschreibung der Handwurzel der mit einem Stern versehenen Anurenformen ist der durch Benutzung reichhaltigen Materials sich auszeichnenden Abhandlung von HOWES und RIDWOOD (22) entnommen.

Unterordnung Phaneroglossa.

I. Sektion. Raniformia.

1. Familie. Ranidae.

Gattung *Rana* (Fig. 11). Die Untersuchung erstreckte sich auf *Rana temporaria*, *R. viridis*, *R. fascigula*; von *R. temporaria* wurden Gliedmaßen von Larven in den verschiedensten Altersstufen in Schnittserien zerlegt.

Die Handwurzel sämtlicher Angehöriger der Gattung *Rana* setzt sich übereinstimmend aus sechs Stücken zusammen. Den mit der Ulna artikulirenden, etwas volarwärts verschobenen Knochen bezeichnet ECKER (16) als Pyramidale (*p*), seinen den Radius stützenden Nachbar als Lunatum (*l*) und das einwärts sich an dieses anlehrende Knochenstück als Naviculare (*n*); das letztere erreicht beim Männchen mit seiner oberen randförmigen Fläche das untere Radiusende, während es beim Weibchen etwas von diesem entfernt bleibt. Durch seine Breiten- wie Höhenausdehnung fällt ein Knochen (*k*, Fig. 11) auf, der sich zwischen die zwei erstgenannten Elemente und die proximalen Enden der drei äußeren Mittelhandknochen einschleibt und zur Artikulation mit diesen drei Gelenkhöcker besitzt; an seiner Streckfläche ist eine rinnenförmige Vertiefung sichtbar, herrührend von den beim Stützen der Hand sich eindrückenden oberen Gelenklippen der Metacarpuspfnen; am ulnaren Seitenrand sendet er einen starken Fortsatz gegen das distale Ende der Ulna empor. In die distale ausgehöhlte Fläche des Naviculare (*n*) senkt

sich ein rundliches Stück (m) ein und bildet mit jenem zusammen einen Gelenkkopf, zu welchem die carpalen Gelenkflächen des Metacarpale I und des sich seitlich an diesen anlehrenden napfartigen Knochens RkI die zugehörige Pfanne abgeben. Auf RkI folgt ein längliches Stück $RkII$, dasselbe ist beim Männchen knöchern, beim Weibchen knorpelig.

Gattung *Pseudes*. HOWES und RIDEWOOD (22) untersuchten die Handwurzel von *Pseudes paradoxa**, welche sich von derjenigen der Gattung *Rana* dadurch unterscheidet, dass das Naviculare unter dem Lunatum liegt, also keine Beziehungen zum Radius unterhält; der erste Randknochen¹ ist in die Länge gezogen und fast eben so lang wie der zweite.

In der Handwurzel der Gattungen *Ceratophrys* (Fig. 12), *Cystignathus* (Fig. 13) und *Leptodactylus** stößt das Naviculare an das untere Radiusende an und bildet mit dem Lunatum und Pyramidale die antebrachiale Knochenreihe, bei *Limnodynastes** erreicht das Naviculare das Radiusende nicht ganz. In der distalen Handwurzelreihe liegen bei *Ceratophrys cornuta* und *Limnodynastes tasmaniensis* zwei Knochen, deren besondere Verhältnisse mit den für *Rana* erwähnten übereinstimmen. Bei *Cystignathus* (Fig. 13) stützt das Capitato-hamatum (h/h) nur zwei Mittelhandknochen, da den beiden ersten je ein besonderes kleines rundliches Stück aufliegt. An der radialen Randseite weisen *Ceratophrys* (Fig. 12) und *Leptodactylus* drei, *Cystignathus* (Fig. 13) und *Limnodynastes* nur zwei Randknochen auf. Die Größe des proximalen derselben übertrifft mehr oder weniger diejenige des Multangulum maius (m). Der distale Randknochen ist bei *Limnodynastes* besonders groß und breit, auch erwähnen HOWES und RIDEWOOD (22) besonders noch von ihm: »This consists of a single element, which is in the male shovel-shaped and beset by a horny investment, much in the manner of the Calcar in *Pelobates* or *Helioporus*.«

2. Familie. Discoglossidae.

In dieser Familie finden wir so ziemlich alle Variationen vereinigt, welche bei den verschiedenen Anuren in der Handwurzel überhaupt vorkommen.

Bei *Megalophrys montana* (Fig. 14) strebt das Naviculare in die erste Reihe empor, ohne jedoch das untere Radiusende zu erreichen; sonst verhält sich der Carpus wie der von *Rana*.

¹ Diese Bezeichnung ist der Arbeit von A. CARLSSON entnommen.

*Chiroleptes**. HOWES und RIDEWOOD (22) geben von der Handwurzel dieser Gattung zwar keine besondere Beschreibung, jedoch ist zu entnehmen, dass, abgesehen von der besonderen Beschaffenheit des zweiten Randknochens im Handwurzelbau vollständige Übereinstimmung mit demjenigen von *Limnodynastes* besteht.

*Pelodytes**. Bei *Pelodytes punctatus* artikuliert das Naviculare mit dem unteren Radiusende; dem ersten und zweiten Metacarpale kommt je ein gesondertes Carpalstück zu. Die Randknochen sind stark ausgebildet und in der Dreizahl vorhanden.

*Discoglossus**. Den Vorderarm stützen bei *Discoglossus pictus** nur zwei Knochen. Das Naviculare ist durch das Lunatum radio distalwärts verdrängt. In der zweiten Reihe findet sich für jedes Metacarpale ein besonderer Stützknochen, von denen das Hamatum am größten ist. Nach der Angabe von HOWES und RIDEWOOD zieht vom Capitatum zum Kopf des Metac. IV ein Band, das ihrer Auffassung gemäß den Überrest des eigentlichen vierten Carpalknochens darstellen soll. Die vorhandenen zwei Randknochen sind verhältnismäßig groß, der zweite übertrifft den ersten, dieser die drei ersten distalen Carpusknochen an Größe.

Xenophrys. *Xenophrys monticola** stimmt mit der vorhergehenden Gattung darin überein, dass auch hier der distalen Reihe vier einzelne Knochen zukommen, außerdem soll sich hier auch wieder ein eben solcher Bandzug finden, der in der Nähe seines metacarpalen Ansatzes einen Knorpel in seinem Gewebe enthalten soll; dagegen ist das Naviculare hier Angehöriger der ersten Carpusreihe, die Randknochen verhalten sich ähnlich wie bei *Rana*.

3. Familie. Alytidae.

Gattung *Alytes*. *Alytes obstetricans* (Fig. 15) schließt sich in der Zusammensetzung seiner Handwurzel an *Discoglossus* an. Bei zwei vierbeinigen *Alytes*larven fand BORN (9) inmitten des Carpus ein freies, wohl abgegrenztes Knorpelchen von halbmondförmiger Gestalt, das bei zwei anderen Handwurzeln von *Alytes* mit c_5 (h in Fig. 15) verwachsen war und an demselben einen deutlichen zungenförmigen Fortsatz bildete. BORN (9) hält diesen Knorpel für ein Centrale.

4. Familie. Bombinatoridae.

Gattung *Bombinator*. Der Bau der Handwurzel von *Bombinator igneus* (Fig. 16) ist derselbe wie von *Discoglossus*, die Zahl der Randknochen ist um einen vermehrt.

Gattung *Pelobates*. Für *Pelobates fuscus* (Fig. 17) ist die Annäherung des Naviculare an das Radiusende eine ausgesprochenere als für *Bombinator*; in der zweiten Reihe finden sich vier Stücke, deren Lage und Größenverhältnis aus Fig. 17 zu ersehen ist. Hinsichtlich der Randknochen gilt das von *Rana* Gesagte. Wie bei Larven von *Alytes* fand BORN (9) auch bei solchen von *Pelobates* dasselbe unabhängige Centrale. Auch EMERY fand an Larven von *Pelobates fuscus* ein kleines, wohl unterscheidbares und auf einem gewissen Stadium konstantes Knorpelstück, welches später mit dem Carpale III verschmilzt und mit dem von BORN (9) erwähnten identisch sein soll. Unter den von mir untersuchten verschiedenalterigen Larven von *Pelobates* konnte ich in einem Fall ein ovales Knorpelstück als Sonderanlage erkennen, das sich zwischen das Hamatum und das Lunatum einschob und später jedenfalls mit dem Carpalstück des äußeren Fingers verwächst.

II. Sektion. Bufoniformia.

1. Familie. Phryniscidae.

Gattung *Phryniscus*. Bei *Phryniscus albifrons* (Fig. 18) liegt das Naviculare dem distalen Radiusende nahe, ohne es jedoch zu erreichen; im Übrigen liegen die Verhältnisse wie bei *Rana*. HOWES und RIDWOOD fanden bei *Phryniscus varians** eine Verschmelzung des Carpalstücks des Daumens mit dem Naviculare; bei *Phryniscus cruciger** waren sogar die beiden ersten Carpalstücke, die zugehörigen Metacarpalia und das Naviculare verwachsen.

Bei *Brachycephalus** ist nach Angabe derselben Forscher das Carpale des Daumens mit seinem Metacarpale verwachsen. *Pseudophryne Bibronii* bietet eine Abweichung dahin, dass den beiden ersten Metacarpalia je ein besonderes Carpusstück aufliegt.

2. Familie. Bufonidae.

Gattung *Bufo*. Die von mir untersuchten Arten dieser Gattung (*Bufo vulgaris*, *viridis*, *agua* [Fig. 19], *pantherinus*) weisen mit anderen von HOWES und RIDWOOD geprüften übereinstimmende Merkmale in ihrer Handwurzel auf: bei allen finden sich in erster Reihe drei Knochen; das große Capitato-hamatum ist gemeinsames Basalstück für die drei äußeren Metacarpalia. Der Innenseite des ersten Fingers sind drei Randknochen angefügt, von denen der erste am größten und etwa eben so groß wie das Multangulum maius (*m*) ist.

III. Sektion. Hylaeformia.

1. Familie. Polypedatidae.

Gattung *Polypedates*. Von dieser Gattung habe ich *Polypedates leucomystax* (Fig. 20) untersucht, dessen Handwurzel sich eben so verhält wie diejenige von *Rana*; erwähnenswerth wäre nur die sichelförmige Gestalt des zweiten Randknochens. *Limnodytes* (Fig. 21) verhält sich wie *Megalophrys*. Mit *Rana* stimmen ferner nach HOWES und RIDEWOOD (22) überein: *Ixalus leucorhinus*, *Megalixalus madagascariensis*, *Rappia marmorata*, *Rhacophorus* und *Cornufer*.

2. Familie. Hylidae.

Gattung *Hyla*. So weit Untersuchungen vorliegen (*H. arborea*, *cyanea*, *rubra*, *peronii*, *coerulea**, *freycineti**, *lichenata**, *ewingii**) kennzeichnen durchgreifende gemeinsame Merkmale im Handwurzelbau die Angehörigen dieser Familie (Fig. 22). Das Naviculare liegt unterhalb und einwärts vom Lunatum. Gewöhnlich sind drei Randknochen vorhanden. Bei einem der beiden von mir untersuchten Exemplare von *Hyla cyanea* fand ich jedoch fünf wohl gesonderte Einzelstücke. Die beiden proximalen waren vollständig verknöchert, das dritte und vierte enthielten einen Verknöcherungspunkt, während das Endstück noch rein knorpelig war; an den beiden Händen eines weiteren Exemplars waren nur drei Randstücke vorhanden (Fig. 22), ohne dass deren Gesamtlänge derjenigen der fünf Stücke nachstand.

Unterordnung Aglossa.

Pipidae.

Gattung *Pipa*. Bei *Pipa surinamensis* (Fig. 23) sind die beiden Vorderarmknochen innig verwachsen, der fast einheitlich erscheinende Knochen ist stark abgeplattet, der ulnare und der radiale Rand sind sehr zugespitzt. Im Bau der Handwurzel weicht dieses Thier wesentlich von den übrigen Anuren ab. Dieselbe setzt sich einschließlich des radialen Randknochens aus sechs Stücken zusammen, deren gegenseitige Lagebeziehung aus Fig. 23 zu ersehen ist. Ich will es unterlassen, die einzelnen Stücke näher zu beschreiben, da ja dies von JUNGERSEN (25) in ausführlicher Weise geschehen. Dieser Forscher hat auch darauf hingewiesen, dass frühere Untersucher bei der Beschreibung der Handwurzel von *Pipa* entweder die ulnare und radiale Seite (SCHNEIDER, MECKEL, MAYER) oder die Streck- und

Beugefläche verwechselten (BRÜHL, HOWES und RIDWOOD). Erstere Verwechslung hat dazu geführt, dass man früher der Wabenkröte in so fern eine Ausnahmestellung zuerkannte, als sie an den inneren Fingern drei, an den beiden äußeren zwei Phalangen besitzen sollte, während sie in der That wie die übrigen Anuren an den inneren Fingern zwei, an den äußeren drei Phalangen aufweist. Die Dorsalfäche ist besonders dadurch gekennzeichnet, dass sich hier im Bereich des unteren Radiusendes ein Sesambein vorfindet (*s* in Fig. 23). EMERY (17) ist geneigt, in demselben das Intermedium zu sehen. Dieser Vermuthung kann ich nicht beipflichten; ich fand ein derartiges Sesambein auch bei vielen anderen Anuren an derselben Stelle, namentlich auch bei den Fröschen und Kröten (vgl. Fig. 24). Dasselbe ist bei allen in die Sehne der hier zusammentretenden beiden Köpfe des *M. antibrachii lateralis superficialis* (ECKER) eingebettet (Fig. 24 *M.ant.lat.s*). Von der Stelle, welche das Sesambein enthält, zweigen sich zwei Endsehnen ab, von denen die eine das untere Ende der Ulna umgreift, und lateralwärts ihr Ende findet, während die andere sich zum Naviculare biegt. Derjenige Theil der Sehne, welcher jenes Sesambein einschließt, unterliegt einer stetigen Reibung seitens des unteren Radiusendes; der fortwährend ausgeübte Reiz hat dortselbst eine Umbildung des Sehnengewebes in Knochengewebe bewirkt. HOWES und RIDWOOD (22) konnten dieses Sesambein bei jungen Exemplaren von *Pipa* nicht auffinden. Nach all Dem dürfte wohl einwandfrei angenommen werden können, dass dieser Knochen in Folge der Thätigkeit erworben wurde und keinen typischen Handwurzelknochen darstellt. Volarwärts artikulirt mit dem proximalen Ende des ersten Mittelhandknochens ein rundliches Knöchelchen, das dem ersten Randknochen an der Hand der übrigen Anuren entspricht. Über denselben zieht, wie ich an dem mir zur Verfügung gestandenen einzigen Exemplar sehen konnte, die Sehne eines Muskels hinweg, der an der Beugefläche des ulnaren Vorderarmtheils in dessen mittlerem Bereich entspringt, und dessen Sehne am ersten Mittelhandknochen endigt. — Versuchen wir eine Übereinstimmung im Bau der Handwurzel mit derjenigen der übrigen Anuren zu erzielen, so müssen wir in dem großen ulnaren Knochen (*h + p*) ein vereinigttes Pyramidale und Hamatum sehen. Das radiale keilförmige Stück (*l*) entspricht dem Lunatum, das unter ihm gelegene dem Naviculare. Das Multangulum maius ist mit dem proximalen Metacarpusende verwachsen, da die Epiphyse stark konvex und verknochert ist (vgl. *Brachycephalus**). Den beiden mittleren Mittel-

handknochen liegt je ein besonderes Stück auf, die beide etwas volarwärts verschoben sind.

Familie Dactylethridae.

Gattung *Xenopus**. Bei *Xenopus laevis* finden wir statt des großen ulnaren Stückes je ein gesondertes Pyramidale und Hamatum. Dem ersten Mittelhandstück liegt wie den übrigen ein gesondertes Carpale auf; im Übrigen sind die Verhältnisse dieselben wie bei *Pipa*. Eine nähere Beschreibung der Handwurzel dieses Thieres findet sich bei JUNGENSEN.

Zusammenfassende Besprechung.

Es ist eine der am meisten umstrittenen Fragen über den Anurencarpus, ob der ersten Reihe desselben drei oder nur zwei Stücke zuzurechnen seien, da, wie eine vergleichende Betrachtung der Handwurzel der verschiedenen Angehörigen dieser Gruppe ergeben hat, das Naviculare bei den einen Thieren innigere Beziehungen zu der proximalen Reihe unterhält, bei anderen von derselben mehr entfernt liegt. Die Ansichten der Forscher, die sich mit dieser Frage beschäftigten, gehen hierüber sehr aus einander. Die älteren, wie CUVIER (14), DUGÈS (15), ECKER (16), stellen dasselbe auf Grund ihrer Untersuchungen über die Handwurzel der Kröten und Frösche in die erste Reihe, ECKER (16) fügt noch besonders bei: »Offenbar ist die von DUGÈS und hier gebrauchte Benennung die allein richtige, nur dass hier das Os naviculare ganz außer Berührung mit der Gelenkfläche des Os antibrachii gekommen ist.« Dieser Auffassung trat GEGENBAUR (19) zum ersten Mal entgegen. Nach ihm ist das Naviculare ECKER's das Centrale, das Lunatum gleich dem Radiale und das Pyramidale gleich dem Ulnare, während das Intermedium ausgefallen sein soll. GEGENBAUR lässt es dabei dahingestellt, ob, wie dies der entsprechende Vorgang bei den Salamandrinen lehrt, das Intermedium mit dem Ulnare verwachsen, oder ob es — was er für wahrscheinlicher hält — in die Verwachsung der beiden Vorderarmknochen eingegriffen sei, wobei seine Masse also gleichsam als Verbindungskitt der beiden vordem getrennten Vorderarmknochen verbraucht wurde. Allerdings betont GEGENBAUR (19), dass einer derartigen Aufstellung nur der Werth einer Annahme beizumessen sei. Dass sie aber auch als solche nicht stichhaltig sein dürfte, geht einmal daraus hervor, dass einerseits für den Fall einer Verwachsung das Intermedium mit dem Ulnare

auch die Hohlhandpartie der *A. interossea* (ZUCKERKANDL) bzw. die *A. perforans* (EMERY) die Masse dieses Stückes durchbohren müsste, wie dies z. B. bei den Salamandrinen für das verwachsene Ulna-Intermedium zutrifft, während sie in Wahrheit auswärts vom Lunatum, zwischen diesem und dem Pyramidale von der Beuge- zur Streckfläche des Carpus dringt. Gegenüber einer Mitbetheiligung des Intermedium an der Verwachsung der beiden Vorderarmknochen wäre andererseits zu betonen, dass es zahlreiche Fälle in der Wirbelthierreihe gibt, wo bei gleichzeitigem Fortbestehen eines Intermedium beide Vorderarmknochen verwachsen sind. Außerdem findet sich das entgegengesetzte Verhältnis, ein Fehlen des Intermedium neben einer vollständigen Trennung von Radius und Ulna in ausgesprochener Weise bei den Sauriern (BORN). In Anbetracht dessen schließe ich mich vollständig der Auffassung BORN's (9) an, dem es viel wahrscheinlicher erscheint, dass beim Zusammenrücken der Vorderarmknochen bis zur Verschmelzung ein am Rande des Carpus gelegenes Stück, wie das Naviculare, bei einem Theil der Anuren seine Unterlage verliert, als dass ein Stück, wie das Intermedium, vollständig verschwindet. Vielmehr müsste ein Zusammenrücken der beiden Vorderarmknochen, wie dies andere Fälle aufs beste bestätigen, die funktionelle Bedeutung des Intermedium erhöhen. Zwar sollen nach EMERY's Untersuchungen bei Larven von *Rana esculenta* und *Pelobates* Spuren dieses Intermedium in Form eines nicht mehr verknorpelnden Rudiments sich vorfinden, jedoch konnten meine hierauf gerichteten Beobachtungen an demselben Material ein derartiges Vorkommnis nicht bestätigen. Als weiteren und hauptsächlichsten Einwand macht GEGENBAUR geltend, die Entwicklungsgeschichte lehre, dass das Naviculare ursprünglich den distalen Vorderarmepiphysen entrückt sei und erst nachträglich bei einigen Formen diese erreiche. Dies könnte aber eben so gut dem Lunatum und Pyramidale gegenüber behauptet werden, und hängt damit zusammen, dass die Anlage eines jeden Carpusstückes von einem gewissen Centrum ausgeht, das sich durch besondere Merkmale, auf die ich hier nicht näher eingehen will, kennzeichnet; derselbe liegt für das Naviculare allerdings entfernt vom Vorderarm, es trifft dies aber auch für die beiden anderen Stücke der ersten Reihe zu. Sämmtliche drei Knochen kommen der distalen Vorderarmepiphyse erst dadurch näher, dass sich die gewebliche Umbildung, welche ursprünglich nur im Centrum besteht, allmählich auch auf die Peripherie ausdehnt.

Von anderen Untersuchern haben JUNGERSEN (25), der sich mit

dem Carpus von *Pipa* und *Xenopus* beschäftigte, sowie HOFFMANN (10) in »BRONN's Thierklassen« die Deutung GEGENBAUR's angenommen, während EMERY (17) auf Grund ontogenetischer Untersuchungen am Carpus von *Rana esculenta* und *Pelobates fuscus* zu einer ganz neuen Auffassung gelangt. Danach verschmilzt das Radiale GEGENBAUR's mit einem Centrale *I* und einem Pisciforme schon sehr frühzeitig während des Embryonallebens zu einem Radio-Centrale. Das Naviculare rechnet er der distalen Reihe zu und sieht in ihm das »Carpale praepollicis«. Er begründet diese Auffassung mit der Ähnlichkeit, welche das Naviculare carpi mit dem gleichnamigen Element der Fußwurzel hat, und das WIEDERSHEIM als Tarsale des Prähallux bezeichnete. Eine derartige Schlussfolgerung ist jedoch meiner Ansicht nach verfehlt, da bekanntlich an dem Anurenfuß durch die Funktion herbeigeführte Verhältnisse vorliegen, welche von dem ursprünglichen Typus sehr abweichen, und da fernerhin die Bedeutung der einzelnen Fußwurzelstücke durchaus noch nicht einwandfrei feststeht. Außerdem zeigt sich das Naviculare so sehr als berechtigtes und bleibendes Stück des eigentlichen Carpus, und so wohl ausgebildet, dass man es unmöglich als zu einem Rudiment gehörig auffassen kann. Die Entwicklungsgeschichte lässt auch einen derartigen Zusammenhang durchaus nicht erkennen. Die Stücke des »Präpollex« entwickeln sich vollständig unabhängig von dem Naviculare, das erste Auftreten desselben fällt in eine Zeit, wo von Einzelstücken des »Präpollex« noch keine Spur vorhanden ist. Die Entwicklungsgeschichte bietet auch, wie ich an Larven von *Pelobates*, *Rana esculenta* und *temporaria*, *Bufo vulgaris* übereinstimmend erkennen konnte, keinen Anhalt dafür, dass in dem Radiale GEGENBAUR's noch ein Centrale enthalten sei; ich sah dieses Stück stets einheitlich zur Entstehung kommen. Eben so wenig lieferte die Entwicklungsgeschichte Belege für das Vorhandensein eines Pisciforme oder eines überzähligen Carpale an der ulnaren Handseite, welche damit die Voraussetzung zu einer ehemaligen Existenz eines weiteren Fingers an der ulnaren Handseite aufkommen ließen.

HOWES und RIDWOOD (22) haben an der Hand eines reichhaltigen Materials es unternommen, den Carpus der Anuren vergleichend-anatomisch zu untersuchen. Sie kamen dabei zu einer ganz neuen Auffassung. Das Naviculare betrachten sie als Centrale, und zwar »präaxiales Centrale«, während sie das Carpale 5 (*h* in meinen Figuren) als postaxiales Centrale ansehen. Diese Ansicht schien ihnen nahegelegt durch die Untersuchung der Handwurzel von *Bombinator*,

Discoglossus und besonders von Xenophrys, wo ein Bandzug vom Capitatum zum proximalen Ende des äußersten Metacarpus verlaufen soll. Bei Bombinator fand ich ein derartiges Band, dasselbe zieht aber mehr über die Dorsalseite hinweg und nicht zwischen der Gelenkfläche des Metac. *IV* und dem Hamatum, wie man erwarten sollte. Was den Knorpel betrifft, der bei Xenophrys in die Bandmasse eingeschlossen ist, so möchte ich darauf hinweisen, dass in der betreffenden Figur (22, Fig. 16) der dorsale Antheil der proximalen Metacarpusfläche sehr ausgeschweift erscheint, und es daher viel naheliegender sein dürfte, dasselbe als losgelösten Theil jener Gelenkklappe anzusehen. Der Vergleich, den HOWES und RIDWOOD mit dem Tarsus der Anuren ziehen, erscheint mir durchaus nicht gerechtfertigt. An der Fußwurzel ist es erklärlich, dass starker Druck einen Tarsalknochen bis auf einen Bandrest zum Schwinden bringen kann, die stetige Abnahme der distalen Knochen bzw. Knorpel vom tibialen zum fibularen Rand legt dies sehr nahe. Einen gleichen physiologischen Grund können wir für die Handwurzel nicht konstatiren. Im Gegentheil ist das Größenverhältnis der distalen Carpusstücke gerade ein umgekehrtes: je näher sie dem ulnaren Handrand liegen, um so größer sind sie. Ich kann daher die von HOWES und RIDWOOD angeführten Gründe nicht als maßgebend genug erachten, um damit die für GEGENBAUR's Deutung der distalen Carpusreihe sprechenden aufzuheben. Von vorn herein erscheint auch die Annahme zweier Centralia im Sinne von HOWES und RIDWOOD wegen deren excentrischer Lage zweifelhaft. Außerdem steht, wie ich schon früher bei Besprechung der Handwurzel der Urodelen ausführte, durchaus noch nicht fest, ob in der That zwei Centralia als der typische Bestandtheil des ursprünglichen Carpus angenommen werden dürfen.

Wenn ich also die Deutung GEGENBAUR's für die distale Carpusreihe annehme, so möchte ich dagegen die Stellung des Naviculare in die erste Reihe besonders vertheidigen. Erwägt man, dass der Vorderarm der Anuren eine Auswärtsdrehung derart erfahren hat, dass nunmehr das untere Radiusende an der aufgestützten Hand ganz ulnarwärts sich befindet, und zieht man weiterhin in Betracht, dass mit der Drehung des Vorderarms gleichzeitig eine mäßige gleich gerichtete Drehung und Hebung der äußeren Handwurzelstücke vor sich ging, so ist es begreiflich, dass dadurch das Naviculare seinen Anschluss an den Vorderarm etwas verlor. Durch die Drehung wurde radialwärts eine freiere Beweglichkeit des Daumens erzielt. Von

dieser Drehung des Unterarms konnte das Centrale als ein ursprünglich inmitten der Handwurzel gelegenes Stück entweder gar nicht, oder gegebenen Falls nur in der Weise beeinflusst werden, dass es an den ulnaren, nicht aber an den radialen Rand rückte. Diese physiologische Erwägung ergänzt daher den entwicklungsgeschichtlichen Befund an *Pelobates* vollständig, wonach das Centrale mit dem Hamatum bzw. Capitato-hamatum verwachsen ist. Die Größe dieses Stückes ist mit einer derartigen Verschmelzung aus zwei Elementen sehr wohl zu vereinbaren. Das von BORN bei Larven von *Alytes obstetricans* gefundene Centrale halte ich für identisch mit dem meinigen, zweifelhaft dagegen ist mir dies in Beziehung auf das Centrale II von EMERY.

Radiale Randknochen (Präpollex). Wie aus dem beschreibenden Theil zu entnehmen ist, kommen an der radialen Randseite der Anuren »überzählige Handwurzelemente« vor, und zwar fand sich bei *Pipa* und *Xenopus* nur ein derartiges überzähliges Knochenstück, bei den übrigen Anuren waren dagegen zwei oder drei, und bei *Hyla cyanea* sogar fünf solche Stücke vorhanden. Diese Randstücke sind entweder sämmtlich verknöchert, oder können alle oder nur ein Theil derselben zeitlebens knorpelig bleiben; für den letzteren Fall betrifft die Verknöcherung nur das eine bzw. zwei proximale Stücke. Sehr wechselvoll ist die Form, welche der sogenannte »Präpollex« annimmt. Besser als eine Beschreibung vermag eine Vergleichung an der Hand der Figuren dies zu zeigen; zugleich ist dabei die Mannigfaltigkeit der Größenunterschiede der einzelnen Randstücke unter sich wie auch im Verhältnis zu den eigentlichen Handwurzelstücken ersichtlich. Beständiger dagegen sind die Lagebeziehungen dieser Elemente, und die für *Rana* nach dieser Richtung gemachten Angaben treffen fast durchweg auch für die übrigen Formen zu.

Auf all die berührten Abweichungen in Zahl, Größe und Form stoßen wir nur bei einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Familien oder mehrerer Gattungen einer Familie, innerhalb einer und derselben Gattung und noch mehr innerhalb der Art sind diese Verhältnisse typisch und bleibend.

Was die Bedeutung der in Rede stehenden überzähligen Randknochen betrifft, so gehen die Ansichten fast aller Forscher, die sich damit beschäftigt haben, übereinstimmend dahin, dass sie in ihrer Gesammtheit einen rudimentären Finger, einen Atavismus darstellen, der die Abstammung der Anuren von einer fünf-, oder nach EMERY (18) sogar sechsfingerigen Urform verrathe. Eine solche Annahme

wird nahe gelegt durch die Lage des »Präpollex« sowie durch die Zusammensetzung desselben aus mehreren sich an einander angliedernden Einzelstücken. Über die Bedeutung dieser letzteren gehen die Ansichten etwas aus einander. DUGÈS (15) sieht das proximale Knochenstück als ein Metacarpale, das folgende als erste Phalanx an etc. EMERY'S (18) Auffassung schließt dieselbe Deutung in sich. GEGENBAUR, und mit ihm viele andere Forscher, bezeichnen das proximale Stück als Carpale, das zweite als Metacarpale etc. Unter der vorläufigen Voraussetzung, dass die Gesamtheit der Randknochen in der That einen rudimentären Finger darstellt, möchte ich ersterer Anschauung beitreten, und zwar desshalb, weil der erste Randknochen sich an das benachbarte Metacarpale in ganz derselben Weise anlegt und mit ihm durch ein Band eben so verbunden ist, wie dies für die übrigen Metacarpalia unter einander zutrifft. Diese Deutung würde es in sich schließen, dass bei dem erwähnten Exemplar von *Hyla cyanea* der Daumen ein Metacarpale und vier Phalangen, also mehr als jeder der übrigen vier Finger besaß. Dies ist sehr unwahrscheinlich, da ja im Gegentheil die beiden inneren Finger der Anuren nur zwei Phalangen, also weniger als die mit drei Phalangen versehenen äußeren Finger besitzen; zugleich wird aber dadurch die Auffassung der Randknochen als Rudiment eines Daumens sehr in Frage gestellt. Der Einwand, dass der Fund von fünf Einzelstücken eine große Ausnahme sei, und desshalb wohl auch keinen morphologischen Werth beanspruchen könne, kann wohl nicht mit Recht erhoben werden, da diese Fünzfzahl sich an beiden Händen zeigte; ich halte sogar dafür, dass eine die Dreizahl überschreitende Anzahl von Gliedern ursprünglich stets den »Präpollex« bei *Hyla cyanea* zusammensetzte und erst nachträglich eine Verminderung durch Verschmelzung eintritt; ganz denselben Vorgang hat ja BORN für den »Prähallux« von *Rana* und *Bufo* festgestellt.

Einer Erklärung der Randknochen als Rudiment eines Daumens steht auch der Umstand entgegen, dass keine mehr als vierfingerige Form bekannt ist, von der mit Bestimmtheit die Anuren abgeleitet werden könnten, und unter der bloßen Voraussetzung einer solchen müssten wir doch erwarten, dass die Urodelen dieses Rudiment mindestens in eben so ausgeprägter Weise besitzen wie die Anuren. Der »Rudimenttheorie« KOLLMANN'S, wonach der »Präpollex« und »Prähallux« von rudimentären Strahlen abzuleiten wären, welche bei der Umformung der Fischflosse in die Batrachierhand mit aufge-

nommen wurden, muss dasselbe eben ausgesprochene Bedenken entgegengesetzt werden.

Ist somit die Deutung der Randknochen als »Präpollex« nicht einwandfrei, so muss auch der Versuch, dieselbe der Anschauung TORNIER'S (35) anzupassen, beanstandet werden. Dieser Forscher fasst den bei einer großen Zahl von Säugern vorkommenden »Prähallux« als eine theilweise Verknöcherung der Sehne des *M. abductor hallucis* auf, die erst postembryonal eintreten soll. Zu den Randknochen begeben sich bei den Anuren zwei Muskeln, die nach ECKER als *M. abductor* und *adductor pollicis* bezeichnet werden (Fig. 25). Ersterer entspringt vom distalen Ende der Ulna und endet mit einer Portion am proximalen Ende des ersten Fingers, mit seiner mehr radial gelegenen setzt er sich an die beiden Randknochen an; jedoch findet er nicht immer hier sein Ende, verläuft vielmehr, wie ich besonders beim männlichen Frosch feststellen konnte, mit einer Endsehne weiter bis zum Ende des Metacarpale *II* und endet an der hier befindlichen Rauigkeit. Man müsste demnach TORNIER'S Anschauung zufolge annehmen können, dass die Randknochen in der Sehne des letzteren Muskels durch Verknöcherung entstanden sind. Die überaus starke Ausbildung der Randknochen bei einigen Anurenformen, welche zur Breite der Sehne in einem starken Missverhältnis steht, lässt jedoch daran zweifeln. Auch ist darauf hinzuweisen, dass die Randknochen der Anuren sich schon in der Larvenperiode anlegen wie die Finger, zwar etwas später als diese, aber in ganz derselben Weise. Die Anlage der einzelnen Stücke erfolgt in proximo-distaler Reihenfolge, und zwar hyalinknorpelig, nicht faserknorpelig, wie es für Sesambeine verlangt werden müsste, und wie dies für das erwähnte Sesambein am Ende des Radius zutrifft.

Eine von den dargelegten Ansichten abweichende ist die neuerdings von ALBERTINA CARLSSON (11) aufgestellte. Von der Voraussetzung ausgehend, dass sie keine unübersteigliche Kluft zwischen einem Sesamknochen und einem Skelettknochen herausfinden könne, da sich beide ontogenetisch gleich verhalten, sowie unter Berufung auf die Thatsache, »dass die sogenannten überzähligen Knochen als wirkliche Sesamknochen, d. i. eine Ossifikation in einem Ligament oder in einer Sehne entstanden sind«, kommt zunächst CARLSSON zu dem Schluss, »dass Hand und Fuß durch Incorporirung von ursprünglich als Sesamknochen entstandenen Bildungen ihr Volumen vergrößern können«. »Von diesem Stadium leiten sich Zustände ab, wo der Knochen sich vergrößert, Gelenkflächen und Ligamente

erhält und mehrere Muskeln mit ihm in Verbindung treten, und so an der betreffenden Stelle die Bedingung oder nothwendige Voraussetzung eines neuen Strahls abgiebt.« In dieser Erklärung, welche also die Randknochen als typisch gewordene Neubildung auffasst, findet A. CARLSSON zugleich einen Aufschluss für das häufige Vorkommen der Randknochen bei solchen Thieren, welche graben, klettern oder schwimmen, und deshalb eines breiten Fußes bedürfen, sie zieht weiterhin die Schlussfolgerung, dass »die sechste Zehe« (und wohl auch der »Präpollex«) der Anuren und der Randknochen der Säugethiere als »konvergente Bildungen« zu betrachten seien.

Zu Gunsten letzterer Ansicht könnte angeführt werden, dass der Präpollex sich ontogenetisch später anlegt und auch häufig zeit lebens knorpelig bleibt, während die übrigen Skeletttheile der Hand verknöchern. Daraus kann ein verschiedenes Alter der beiderlei Handwurzeltheile und die phylogenetisch jüngere Stellung der Randknochen in Folge späterer Erwerbung abgeleitet werden.

Nicht ohne Weiteres vermag ich dagegen A. CARLSSON beizustimmen, wenn sie den Unterschied zwischen Sesambein und eigentlichen Skelettknochen unter Berufung auf PFITZNER'S (32) Anschauung von Sesambeinen gering achtet. Diesen Unterschied verwischt allerdings der von PFITZNER aufgestellte Begriff von Sesambeinen, derselbe schließt aber andererseits die Betheiligung der Funktion bei der Bildung dieser Sesambeine aus und bezeichnet sie als echte, aber rudimentäre Skelettstücke. Damit, dass A. CARLSSON die Entstehung von Sesambeinen in Sehnen zugiebt, andererseits aber sie zu typischen Skelettstücken werden lässt, muss sie auch in letzter Linie die Umwandlung von Faserknorpel in Hyalinknorpel zugeben, wogegen die Forschungen in der Gewebelehre streiten. Dem widerspricht die histologische Untersuchung, welche feststellt, dass der Vorgang in der umgekehrten Reihenfolge stattfindet.

Aus dem Vorhergehenden ist zu entnehmen, dass keine der bestehenden Auffassungen eine durchaus befriedigende Erklärung für die Bedeutung der Randknochen der Anuren zu geben vermag. Wir wollen daher versuchen, aus den vorhandenen Thatfachen eine bestimmte Schlussfolgerung zu gewinnen. Aus der hyalin-knorpeligen Anlage der in Rede stehenden Bildung ist abzuleiten, dass dieselbe zu den typischen Theilen des Skeletts gehört; dies spricht sich auch in der Beständigkeit ihrer Form-, Größen- und sonstiger Verhältnisse bei einer und derselben Gattung bzw. Art aus. Andererseits legt es der große Wechsel dieser Verhältnisse bei den verschiedenen

Gruppen und die besondere Betrachtung der Randknochen bei einzelnen Formen, wie z. B. von *Limnodynastes* nahe, in den Randknochen-Bildungen von besonderem funktionellem Werth zu sehen. Die mehr oder weniger selbständige Funktion der Randknochen hängt im Einzelnen von ihrer Größe und ihren Beziehungen zu den benachbarten Handtheilen ab. Dieselbe wird eine selbständige sein können bei *Limnodynastes* und *Discoglossus*, während die Bewegungen des »Präpollex« mehr solidarisch zusammengehen werden mit denjenigen des ersten Fingers bei den übrigen Formen. Dabei ist es naheliegend, demselben eine Mitwirkung bei der Entgegensetzung des Daumens zuzuschreiben, wozu er sich durch seine Lage und seine Muskelverbindung sehr wohl eignet. Die Wirkung der Muskeln geschieht der Art, dass das proximale Ende des »Präpollex« auf dasjenige des ersten Metacarpus drückt und denselben dadurch zum Spreitzen veranlasst; verstärkt wird die Wirkung, wenn der *M. abductor pollicis* sich auch noch an der Gräte des ersten Metacarpus mittels einer Sehne ansetzt, wie dies für das Männchen von *Rana* u. a. zutrifft. Diese engen Beziehungen zwischen Präpollex und Daumen geben auch HOWES und RIDWOOD (22) zu, wenn sie sagen: »In some forms there is a great tendency for it (i. e. praepollex) to enter into direct connection with the 2nd metacarpal either by simple apposition or by fusion with the warded crest of the same.« Da diese Gegenüberstellung des Daumens besonders bei der Begattung zur Geltung kommt, so dürfte auch die Wirkung der Randknochen hierbei von besonderer Wichtigkeit sein; ein Beleg hierfür findet sich darin, dass die Randstücke viel früher bei den männlichen Anuren verknöchern als bei den Weibchen, bei denen dieselben sogar zeitlebens knorpelig bleiben können.

Über den Tarsus der Anuren habe ich an Larven von *Rana*, *Bufo* und *Pelobates* Untersuchungen angestellt, welche die aus der Litteratur bekannten, und in vieler Beziehung übereinstimmenden Ergebnisse bestätigen konnten; namentlich möchte ich die von Anfang an einheitliche Entwicklung von *Astragalus* und *Calcaneus* besonders hervorheben. Was die Deutung der Stücke der distalen Reihe betrifft, so stimme ich am meisten der ganz neuerdings von CHOMIAKOFF (12) aufgestellten Ansicht bei. Den sogenannten »Prähallux« halte ich eben so wie die meisten übrigen Untersucher, im Gegensatz aber zu EMERY (18) und PERRIN (31), nicht für das Rudiment einer sechsten Zehe, sondern für eine typische Bildung des Anurenfußes von besonderem morphologischem und funktionellem

Werth. Hauptsächlich bestimmend für diese Meinung war für mich ein schon von DUGÈS (15) und BORN (7) mit *Bufo viridis* angestellter physiologischer Versuch, dessen Ergebnis ich bestätigen kann, und der deutlich zeigt, dass der sog. »Prähallux« als »Scharrkralle« zum Einwühlen in die Erde ähnlich wie diejenige des Maulwurfs benutzt wird.

Tübingen, im Juni 1897.

Litteraturverzeichnis.

1. K. BARDELEBEN, Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets. Jen. Zeitschrift für Naturw. Bd. XIX. 1885. p. 27—32.
2. Derselbe, Über neue Bestandtheile der Hand- und Fußwurzel der Säugthiere, sowie die normale Anlage von Rudimenten »überzähliger« Finger und Zehen beim Menschen. Ibid. p. 149—164.
3. Derselbe, Hand und Fuß. Referat in Verhandlungen der Anat. Gesellsch. Jena 1894.
4. G. BAUR, Beiträge zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. Thl. Batrachier. Jena 1888.
5. Derselbe, Neue Beiträge zur Morphologie des Carpus der Säugethiere. Anat. Anzeiger Bd. IV. 1889.
6. G. BAUR, Der Carpus der Schildkröten. Anat. Anzeiger 1892.
7. G. BORN, Die sechste Zehe der Anuren. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
8. Derselbe, Der Carpus und Tarsus der Saurier. Ibid. Bd. II.
9. Derselbe, Nachträge zu Carpus und Tarsus. Ibid. Bd. VI.
10. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Abth. Amphibien und Reptilien von HOFFMANN.
11. A. CARLSSON, Untersuchungen über die weichen Theile der sogenannten überzähligen Strahlen an Hand und Fuß. Bihang till k. Svenska Vet. Acad. Handlingar. Bd. XVI. Afd. 4. No. 8. Stockholm 1891.
12. M. CHOMIAKOFF, Die Entwicklung des Tarsus bei *Pelobates fuscus*. Bull. soc. Imp. Natural. Moscou. 1894. No. 3. p. 351—356, 357.
13. H. CREDNER, Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. VI. Thl. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Gesellsch. Bd. XXXVIII. 1886.
14. G. CUVIER, Recherches sur les ossemens fossiles. 4^{me} édition. Tome X. Paris 1836.
15. DUGÈS, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1834.
16. A. ECKER u. R. WIEDERSHEIM, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.
17. C. EMERY, Studi sulla Morfologia dei Membri degli Anfibia sulla Filogenia del Chiropterigio. 1894.
18. Derselbe, Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets. Anat. Anzeiger V. 1890.

- 18 a. R. FICK, Über die Form der Gelenkflächen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1890. p. 391—402.
19. C. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. »Carpus und Tarsus.« Leipzig 1864—1865.
20. Derselbe, Über das Archipterygium. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VII. 1872.
21. A. GOETTE, Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskeletts der Molche. Leipzig 1879.
22. G. B. HOWES and W. RIDWOOD, On the Carpus and Tarsus of the Anura. Proc. Zool. Soc. of London. 1888.
- 22 a. HENKE u. REYHER, Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen etc. Sitzungsber. d. k. Akad. der Wiss. III. Abth. Juliheft 1878.
23. HYRTL, Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.
24. JORDAN, Die Entwicklung der vorderen Extremitäten der anuren Batrachier. Inaug.-Diss. Leipzig 1888.
25. H. F. E. JUNGENSEN, Remarks on the hand in Pipa and Xenopus. Annals and Magaz. of Natural History. Vol. VIII. 1891.
26. G. KEHRER, Beiträge zur Kenntnis des Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg. Bd. I. 1886.
- 26 a. W. KÜKENTHAL, Über die Hand der Cetaceen. Anat. Anzeiger. III. Jahrg. 1888.
27. H. LÉBOUCQ, Sur la Morphologie du Carpe et du tarse. Anat. Anzeiger. I. Jahrg. 1886.
28. C. MAYER, Beiträge zu einer anatomischen Monographie der Rana Pipa. Verhandl. der Kais. Leop. Carol. Acad. d. Naturforscher. Bonn. Bd. XII. Heft 2. 1825.
29. J. F. MECKEL, System der vergleichenden Anatomie. VI Bde. Halle 1821 bis 1833.
30. R. OWEN, Anatomy of Vertebrates. Vol. I. 1866.
31. PERRIN, Zool. Jahresbericht 1893 u. 1894.
32. PFITZNER, Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Extremitätenskeletts. II. Abth. IV. Sesambeine des menschlichen Körpers. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von Dr. G. SCHWALBE. I. Bd. Jena 1892.
33. H. STRASSER, Zur Entwicklung des Extremitätenskeletts bei Salamandra und Triton. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
34. Derselbe, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandra und Triton. Ibid. Bd. V. 1879. p. 240—315.
35. G. TORNIER, Über den Säugethier-Prähallux. Archiv für Naturgeschichte. Bd. LVII, 1. Berlin, Nikolai 1891.
36. R. WIEDERSHEIM, Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876. Nachtrag ibid. Bd. III.
37. Derselbe, Über die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotl. Ibid. Bd. VI. 1880.
38. Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893.

39. R. WIEDERSHEIM, Das Gliedmaßenskelett der Wirbelthiere, mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.
40. K. ZITTEL, Handbuch der Paläontologie. I. Abth. Paläozoologie. Bd. III. München und Leipzig 1887—1890.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

- Fig. 1. Fuß von *Archegosaurus* (Tübinger Exemplar).
Fig. 1a. Derselbe. Skizze von FRORIEP.
Fig. 2. Linke Hand von *Menopoma* (Dorsalfäche).
Fig. 3. Rechter Fuß von *Menopoma* (Dorsalfäche).
Fig. 4. Linker Fuß von *Menopoma*.
Fig. 5. Linker Hinterfuß von *Siredon pisciformis* (erstes Exemplar vgl. Text).
Fig. 6. Linke Hand von *Siredon pisciformis* (drittes Exemplar vgl. Text).
Fig. 7. Flächenschnitt durch die Vorderextremität einer Larve von *Triton taeniatus* (8 mm Kopfschwanzlänge). Vergr. 150.
Fig. 8. Flächenschnitt durch die Vorderextremität einer Larve von *Triton taeniatus* (9,5 mm Kopfschwanzlänge). Vergr. 175.
Fig. 9. Flächenschnitt durch die Vorderextremität einer Larve von *Triton cristatus* (zur Zeit des Auswachsens des dritten Fingers). Vergr. 130.

Tafel V.

- Fig. 10. Flächenschnitt durch die Vorderextremität einer Larve von *Triton taeniatus* (12 mm Kopfschwanzlänge). Vergr. 110.
Fig. 11. Rechte Hand von *Rana temporaria* (Dorsalfäche).
Fig. 12. Linke Hand von *Ceratophrys cornuta* (Dorsalfäche).
Fig. 13. Linke Hand von *Cystignathus bronni* (Dorsalfäche).
Fig. 14. Rechte Hand von *Megalophrys montana* (Dorsalfäche).
Fig. 15. Rechte Hand von *Alytes obstetricans* (Dorsalfäche).
Fig. 16. Linke Hand von *Bombinator igneus* (Dorsalfäche).
Fig. 17. Rechte Hand von *Pelobates fuscus* (Dorsalfäche).
Fig. 18. Rechte Hand von *Phryniscus albifrons* (Dorsalfäche).
Fig. 19. Linke Hand von *Bufo aqua* (Dorsalfäche).
Fig. 20. Rechte Hand von *Polypedates leucomystax* (Dorsalfäche).
Fig. 21. Rechte Hand von *Limnodytes* (Dorsalfäche).
Fig. 22. Linke Hand von *Hyla cyanea* (Dorsalfäche).
Fig. 23. Linke Hand von *Pipa surinamensis* (Dorsalfäche).
Fig. 24. Linke Hand von *Rana temporaria* (s, Sesambein). Volarfläche.
Fig. 25. Rechte Hand von *Rana temporaria* (Volarfläche).

Fig. 5.

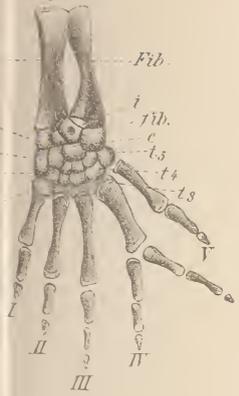


Fig. 6.

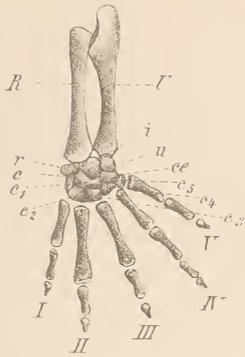


Fig. 7.



Fig. 9.

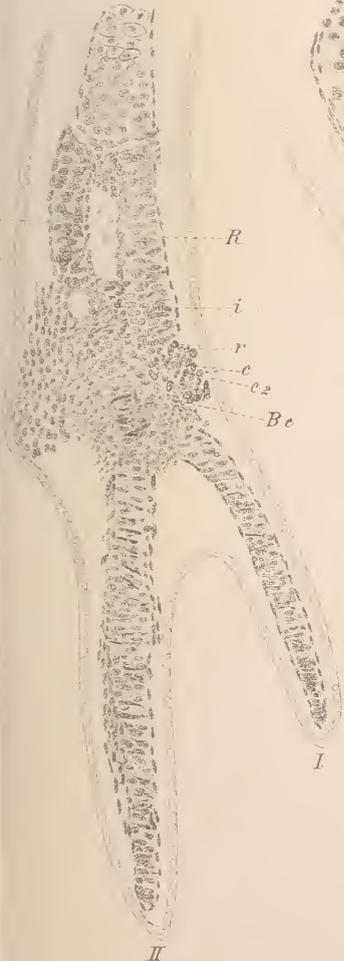


Fig. 8.



Fig. 10.

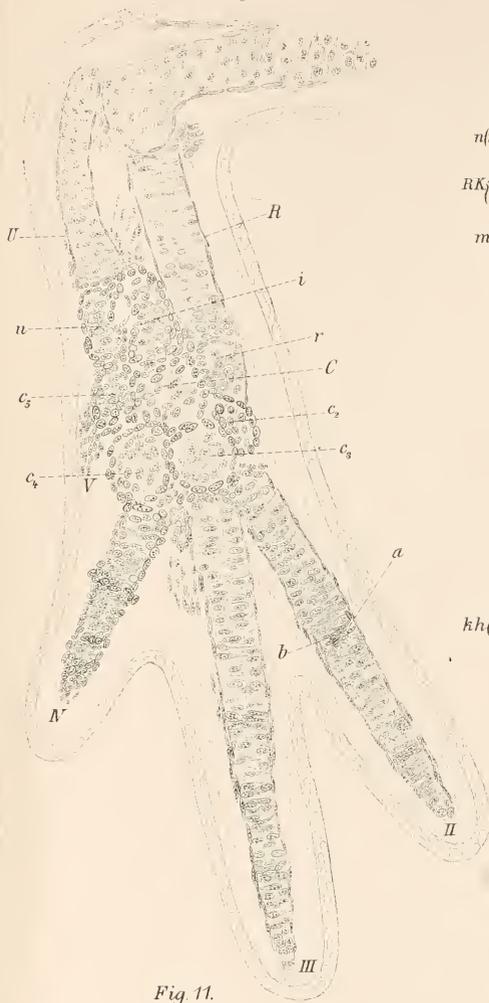


Fig. 11.

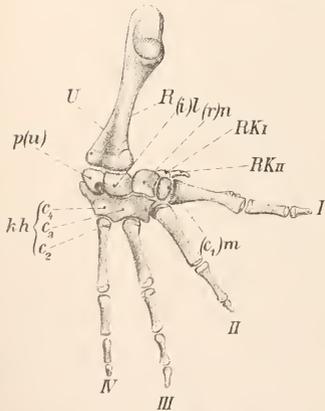


Fig. 13.

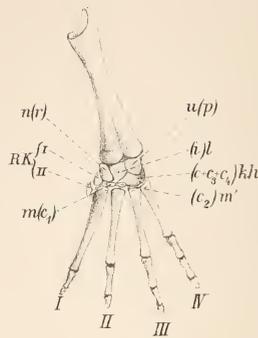


Fig. 16.

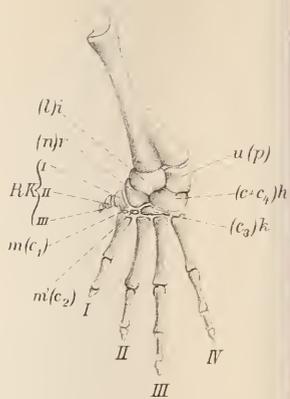


Fig. 14.

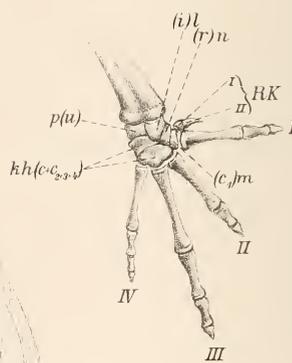


Fig. 12.

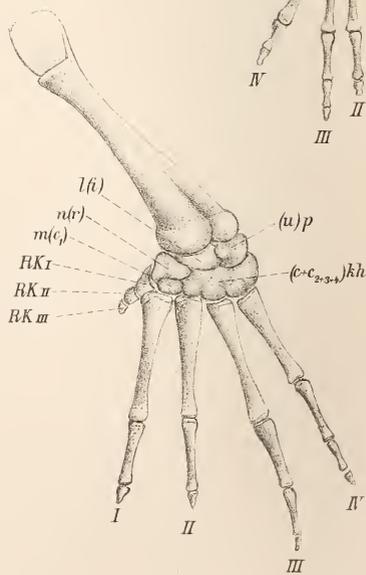


Fig. 15.

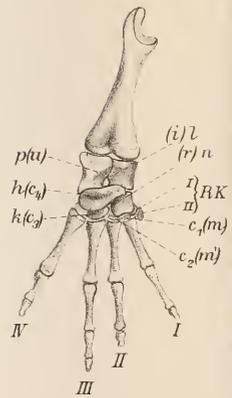


Fig. 17.

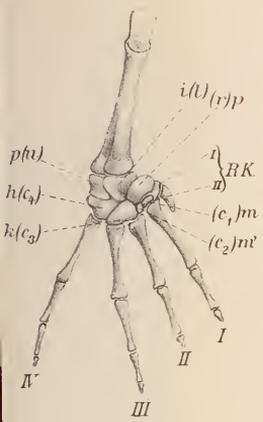


Fig. 20.

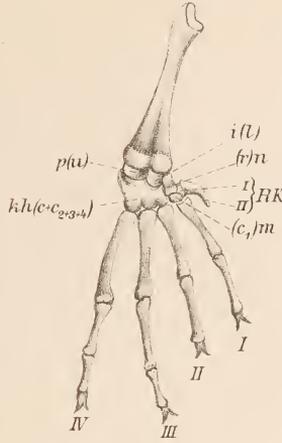


Fig. 23.

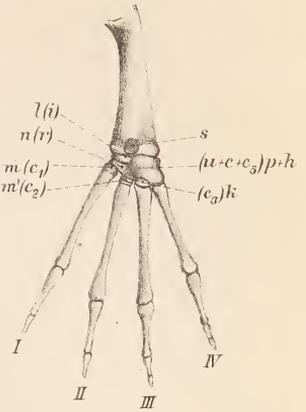


Fig. 18.

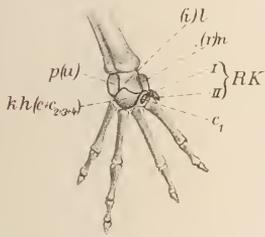


Fig. 21.

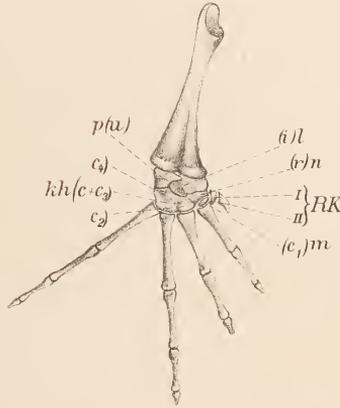


Fig. 24.

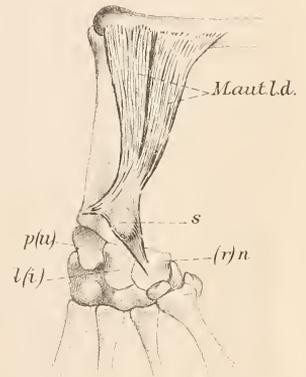


Fig. 19.

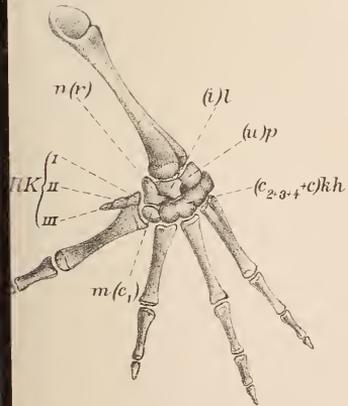


Fig. 22.

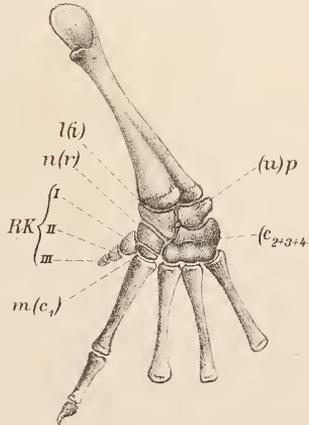
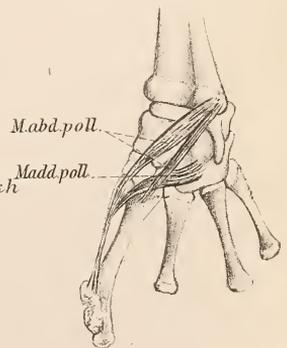
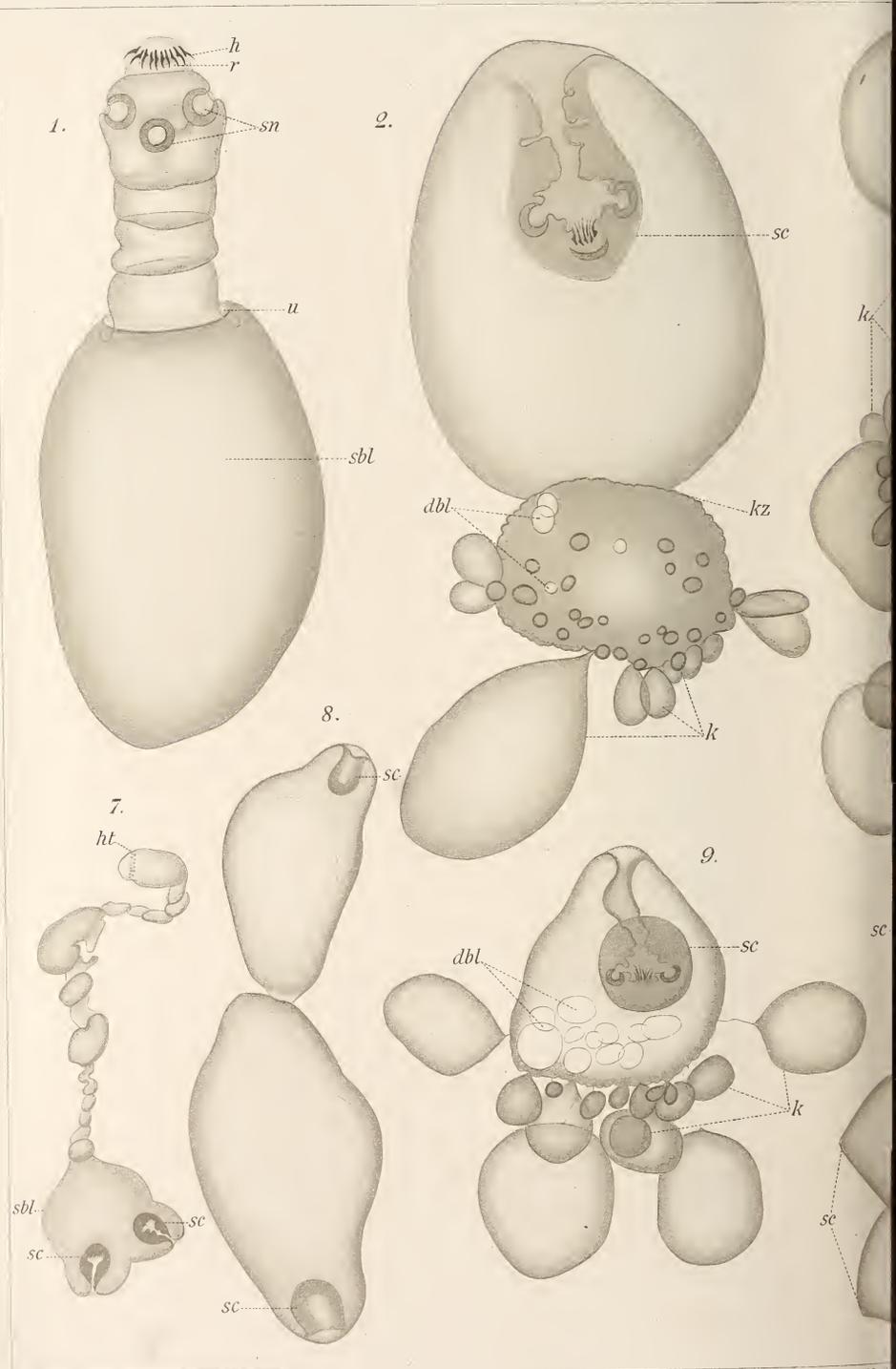


Fig. 25.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1897-1898

Band/Volume: [63](#)

Autor(en)/Author(s): Zwick Wilhelm

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Amphibiengliedmaßen, besonders von Carpus und Tarsus. 62-114](#)