

# Morphologische Untersuchungen an Ambystomidenextremitäten.

Von Günther E. Freytag.

Mit 1 Textabbildung.

Bolkay gab 1927 eine Arbeit heraus, betitelt: „Materialien zu einer vergleichenden Morphologie der Carpal- und Tarsalelemente der Unterfamilie der Salamandrinae“. Er hat dann in Gemeinschaft mit Wolterstorff die Bearbeitung der Ambystomiden Mexicos begonnen, die in gleicher Weise erfolgen sollte. Die Präparate waren bereits nach dem Bolkay-Fejérváry'schen Kaliverfahren durchsichtig gemacht, als Bolkay starb. Das Material ging, wenigstens teilweise, an Wolterstorff zurück. Herr Dr. Wolterstorff überwies es mir zu neuer Untersuchung, wofür ich ihm als meinem hochverehrten Lehrer meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Das Material setzt sich folgendermaßen zusammen:

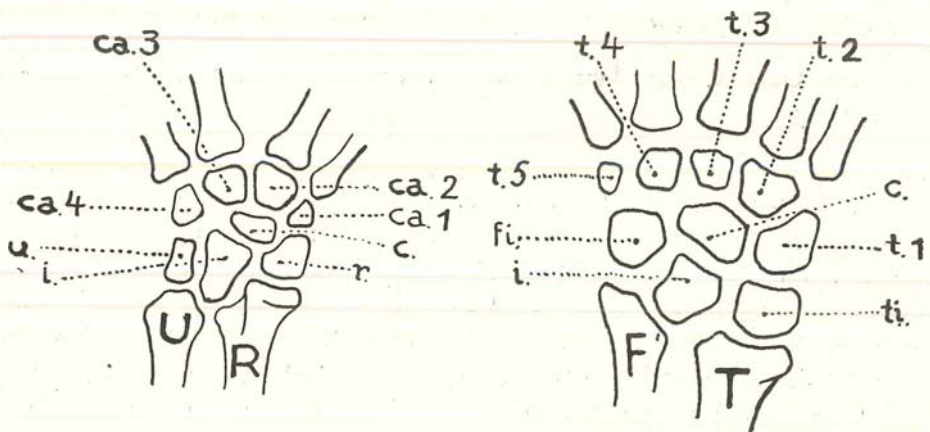
- 1 Ex. *Ambystoma tigrinum*, Nord-Amerika, Nr. 16,
- 2 Ex. *Ambystoma tigrinum velascoi*, Ex. Nr. 6 (Nr. 9 der Liste) und eine Larve vom Texcocosee,
- 5 Ex. *Ambystoma mexicanum*, Ex. Nr. 11, Ex. Nr. 4 und Ex. Nr. 10 künstlich verwandelt,
- 1 Ex. *Ambystoma dumerili*, Nr. 1,
- 5 Ex. *Ambystoma altamirani*, Nr. 8, ein Männchen, zwei Weibchen.

Dazu fügte ich Objekte von *Ambystoma tigrinum*, Nord-Amerika (Sammlung Geyer) und *opacum*.

Über die Herstellung der Präparate muß gesagt werden, daß die vom Körper abgetrennten Gliedmaßen nach Entfernung der Haut in Kalilauge, bestehend aus 200 g Wasser, in dem 15 g Kaliumhydroxyd aufgelöst sind (Bolkay 1927), gelegt, später in Leitungswasser abgespült und in chemisch reinem Glycerin aufbewahrt werden. Die Wirkung besteht darin, daß die Muskulatur eine transparente, gallertartige Masse wird von meist hellgelblicher Farbe. Die ursprüngliche Gestalt bleibt erhalten. Die eingelagerten Knochen sind klar als undurchsichtige Gebilde zu erkennen, während hyaliner Knorpel diaphan erscheint, dessen Konturen jedoch einwandfrei festgestellt werden können. Ein ungünstiges Moment ist, daß Kalkknorpel und ossifiziertes Gewebe durch die Einwirkung der Kalilauge gleiches Aussehen erhalten und sich nicht

unterscheiden lassen. Es sei daher betont, daß man hier eigentlich nicht von „Knochen“, sondern nur von „osteologischen Verfestigungen“ reden darf. Diesem Umstand kommt jedoch in diesem Aufsatz keine Bedeutung zu, so daß er von mir nicht berücksichtigt wird. Bearbeitet wurden mit Ausnahme von *Amb. opacum* die Gliedmaßen der linken Seite.

Nicht ganz klar scheinen die Homologieverhältnisse zu sein. Ich erachte es daher für unerlässlich, hier kurz darauf einzugehen. Gregory, Miner und Noble (1925) haben den Carpus von *Amb. opacum* mit neun Mesocarpalknochen abgebildet. Bei der Bezeichnung der Elemente, zu der die Autoren durch einen direkten Vergleich der *opacum*-Hand mit der von ihnen hergestellten Rekonstruktion des Carpus von *Eryops* kommen, ist ihnen wohl ein Irrtum unterlaufen. Um eine richtige Deutung der Mittelhandelemente zu erhalten, ist es notwendig, der Benennung die von Steiner (1922) über die Entwicklung der Hand- und Fußknochen erzielten Ergebnisse zugrunde zu legen; denn nur die Beachtung des Werdeganges des Autopodiums kann uns die Gewähr für Sicherheit in dieser Beziehung geben. Es ist sehr naheliegend, das große mittlere Element des Carpus auf Grund seiner Gestalt und Lage als ein Verschmelzungsprodukt aufzufassen. Dann muß natürlich auch das Intermedium darin zu suchen sein. Wir wissen aber durch Steiner, daß das Intermedium erst in höher stehenden Formen eine Verschmelzung eingeht, nämlich mit dem Ulnare. Diesen Vorgang sehen wir bei den Salamandriden vollzogen. Wenn demnach jener Knochen nur das Intermedium darstellt, bleibt für das zwischen diesem und dem größten Carpale liegende Element nur die Deutung als Centrale übrig. Betreffs der Natur des an der Basis des Metacarpale primum befindlichen Elements herrschen meines Wissens noch verschiedene Ansichten. Dieses fand ich bei *Amb. altamirani* in einem einzigen Falle mit dem Radiale verschmolzen. In dem gesamten von mir untersuchten Material, selbst im Tarsus desselben Tieres liegt keine Parallelerscheinung vor. Die einzig mögliche Erklärung scheint mir die Annahme einer anormalen Bildung zu sein. Den in Rede stehenden Knochen beobachten wir auch bei der Familie Salamandridae regelmäßig. Er wird meist als Carpale primum bezeichnet. Die Mittelhandknochen setzen sich also zusammen aus Ulnare, Intermedium, Radiale, Centrale und den Carpalia 1, 2, 3 und 4. Die Bezeichnungen der Fußwurzelknochen sind entsprechend Fibulare, Intermedium, Centrale, Tibiale und Tarsale 1, 2, 3, 4 und 5. Bei *Amb. opacum* können außerdem ein Präpollex und Prähallux vorhanden sein.



U = Ulna, R = Radius, i. = Intermedium, u. = Ulnare, r. = Radiale, c. = Centrale, ca. = Carpale, T = Tibia, F = Fibula, ti. = Tibiale, f. = Fibulare, c. = Centrale, t. = Tarsale.

Die Lagebeziehungen und Größenverhältnisse der Elemente sind im Mesocarpus sowohl als auch im Mesotarsus ziemlich einheitlich, so daß sich immer das gleiche Bild zeigt. Von den Knochen der Hand ist das bei weitem größte Element das Intermedium. Der mehreckige Körper hat an der dem Ulnare zugewandten Seite eine Einbuchtung, der eine stumpfe Spitze an der entgegengesetzten Seite entspricht. Der Umriss erinnert daher an die Herzform. Das Intermedium stößt an das Radiale, Centrale, Carpale 3 und 4 und das Ulnare. Das längsgelagerte Ulnare hat eine etwa rechteckige Gestalt und befindet sich distal mit dem Carpale 4 in Kontakt. Das quer- gelagerte Radiale ist mehr oder weniger länglich rundlich mit fünf Ecken und verknöchert ebenso wie das kleinere, etwa dreieckige Carpale 1 wie auch bei anderen Schwanzlurchen oft nicht. Das längliche Centrale liegt quer und wird vom Radiale, Carpale 1, 2 und 5 sowie dem Intermedium eingeschlossen. Die mehr oder weniger rundlichen Carpalia befinden sich an der Basis der entsprechenden Metacarpalia. Das große Carpale 2 stößt jedoch mit seiner distalen Kante auch an das Metacarpale I. Die Verhältnisse im Tarsus sind denen des Carpus ähnlich. Nur eine Ausnahme betrifft des Intermediums muß erwähnt werden. Dieser Knochen liegt mit seinem proximalen Ende zwischen Tibia und Fibula. Das Centrale, welches hier länger ist als in der Hand, begrenzt es distal, daß das Intermedium nur mit drei Mesotarsalknochen, dem Tibiale, Centrale und Fibulare in Berührung steht.

Nachdem die Homologieverhältnisse und die Konstellation der Knochen hinreichend erörtert sind, kommen wir zur speziellen Betrachtung der Hand- und Fußelemente der oben aufgeführten Arten. Vorausgeschickt sei, daß sich die untersuchten Ambystomiden ihrer Biologie nach in zwei Gruppen stellen lassen. Die eine enthält die ständig im Wasser lebenden Formen, die normalerweise ihre Kiemen zeitlebens behalten. Es sind dies *Amb. tigrinum velascoi*, *Amb. mexicanum* und *Amb. dumerili*. Die andere umfaßt die feuchtigkeitsliebenden Arten, welche ihre Kiemen nach einer im Wasser durchlebten Larvenzeit verlieren, aber zur Paarungszeit das Wasser aufsuchen. Hierher gehören *Amb. tigrinum* und *Amb. altamirani*. *Amb. opacum* weicht insofern ab, als diese Art ein noch ausgedehnteres Landleben führt.

**Ambystoma tigrinum**, Green (Wolterstorff 1950, S. 150), Nr. 16, Nord-Amerika.

Der Carpus zeigt sechs knöcherne Elemente. Es sind dies das Ulnare, Intermedium und Centrale sowie die Carpalia 2, 3 und 4. Im Radiale und Carpale 1 ist lediglich ein schwacher osteologisch verfestigter Kern nachweisbar, während sie im übrigen knorpelig angelegt sind.

Im Tarsus ist das Fibulare, Tarsale 1, Intermedium, Centrale und Tarsale 2 verknöchert, während das Tarsale 4 den Beginn einer osteologischen Verfestigung bereits erkennen läßt; Tibiale, Tarsale 1, 3 und 5 sind diaphan.

Alle verknöcherten Elemente haben, besonders im Tarsus, breite Knorpelringe.

**Ambystoma tigrinum velascoi**, Wolt. (Wolterstorff 1950, S. 152).

Ex. Nr. 6 (Nr. 9 der Liste).

Carpus: Sämtliche Elemente sind aus Knorpel gebildet. Im Radiale und Centrale findet sich je ein Knochen; der des Centrale ist der größere von beiden.

Tarsus: Als einzige Verknöcherungen werden je ein Kern im Centrale und Intermedium beobachtet. Der Knochenkern im Centrale ist der kleinere.

Larve Nr. 12.

Im Carpus und Tarsus bestehen sämtliche Elemente aus hyalinem Knorpel. Eingelagerte osteologische Verfestigungen sind nicht vorhanden.

**Ambystoma mexicanum**, Shaw. (Wolterstorff 1950, S. 155).

Ex. Nr. 11. Sämtliche Elemente des Carpus und Tarsus bestehen aus hyalinem Knorpel. Irgendwelche osteologischen Verfestigungen sind nirgends zu beobachten.

Ex. Nr. 4. Im Carpus bestehen sämtliche acht Elemente aus Knorpel. Tarsus: Im Intermedium findet sich ein etwas gestreckter Knochenkern. Weitere Verknöcherungen sind nicht nachzuweisen.

Ex. Nr. 10. Künstlich verwandelt. Der Carpus und Tarsus besteht durchweg aus Knorpelmasse. Irgendwelche Verknöcherungen sind nicht nachzuweisen.

**Ambystoma dumerili**, Dugès. (Wolterstorff 1950, S. 159). Ex. Nr. 1.

Carpus: Alle Elemente sind knorpelig angelegt, Radiale größtes Element. Verknöcherungen sind nicht eingelagert. Tarsus: Alle Elemente bestehen aus Knorpel. Das Intermedium besitzt einen größeren Knochenkern, das Fibulare einen kleineren. Die Komponenten scheinen teilweise etwas verschoben zu sein. Das Fibulare überdeckt mit seinen Rändern das Intermedium und die Tarsalia 4 und 5.

**Ambystoma (Rhyacosiredon, Dunn) altamirani**, Dugès. (Wolterstorff 1950, S. 142).

Ex. Nr. 8, Männchen. Die Carpalelemente sind sämtlich osteologisch verfestigt. Besonders bemerkenswert ist, daß das Carpale 1 nicht als selbständiges Element existiert, sondern mit dem Radiale verschmolzen ist. Beide Bestandteile lassen sich in der Durchsicht noch deutlich unterscheiden. Nach den obigen Erörterungen ist dieser Fall von Fusion als abnorme Bildung zu erklären. Im Tarsus finden sich die Elemente Fibulare, Intermedium, Centrale, Tarsale 2, 3 und 4 osteologisch verfestigt, während das Tibiale, Tarsale 1 und Tarsale 5 diaphan angelegt sind. Demzufolge sind auch die die einzelnen Knochenkerne umgebenden Knorpelzonen im Tarsus größer als im Carpus.

Ex. Nr. 8, kleines Weibchen. Im Carpus sind sämtliche acht Elemente verknöchert. Radiale und Carpale 1 weisen die größten hyalinen Knorpelzonen auf. Der Tarsus zeigt das Fibulare, Intermedium, Centrale und das Tarsale secundum bis quintum verknöchert, letzteres jedoch nur mit relativ kleinem Knochenkern. Tibiale und Tarsale 1 sind diaphan. Bei diesem Tier sind die Knorpelringe der Elemente im Carpus und Tarsus in etwa gleicher Größe ausgebildet.

Nr. 8, großes Weibchen. Im Carpus sind sämtliche Elemente gut verknöchert, hyaline Knorpelzonen werden fast gar nicht beobachtet. Der Tarsus ist vollständig verknöchert bis auf sehr schmale Knorpelringzonen.

## Ambystoma opacum, Gravenhorst.

Zur Ergänzung des Bolkay'schen Materials wurden Präparate von *Amb. opacum* in der geschilderten Weise angefertigt. Dabei ließ ich mich besonders von dem Umstand leiten, daß Gregory, Miner und Noble (1925) das Handskelett von *Amb. opacum* abgebildet und dort einen Präpollex eingezeichnet haben, während Cope (1889) von einem Präpollex nichts berichtet. Dieser sollte als Stütze jener alten, heute längst überholten Theorie dienen, die besagt, daß der Urtypus der Tetrapodenextremität siebenstrahlig gewesen ist. Gemäß der Abbildung soll die Anlage des Elements offenbar knorpelig sein. Nachdem ich mich vergeblich bemüht hatte, bei den beschriebenen Präparaten einen Präpollex zu finden, wurden die Gliedmaßen eines Tieres dieser Art sorgfältigst geprüft: Der Mesocarpus besteht bei den untersuchten Exemplaren aus acht Elementen, dem Ulnare, Intermedium, Centrale, Radiale und den Carpalia 1—4. Ein weiteres Mesocarpalelement in osteologisch verfestigter oder hyalinknorpeliger Form wurde nicht beobachtet. Ebenso gelten für den Tarsus die obigen Angaben. Die neun Knochen, Fibulare, Intermedium, Centrale, Tibiale und die Tarsalia primum bis quintum finden sich in derselben Anordnung wie bei den anderen Formen ohne ein zusätzliches Element. Die Knorpelringe der einzelnen Knochen sind schmal.

Da das untersuchte Material gering ist, muß angenommen werden, daß das Vorhandensein eines Präpollex bei *Amb. opacum* nicht unbedingt konstant ist, in den übrigen untersuchten Ambystomidenarten fehlt das Element mit Sicherheit.

In Steiners Arbeit: „Hand und Fuß der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage“, Anat. Anz. Bd. 53, pp. 515—542, 1921, ist bei *Amb. opacum* im Autopodium ein Präpollex und Prähallux eingezeichnet. Dazu schreibt Steiner: „Im Tarsus von *Amb. tigrinum* und *Amb. microstonum* konnte ich die randständigen Knorpel nicht finden.“ Der Umstand, daß gerade bei *Amb. opacum*, einer Art, die sich bedeutend weitgehender als fast alle Salamandridenformen auf ein ausgedehntes Landleben spezialisiert hat, diese Elemente ausgebildet sind, sonst aber fehlen, beweist m. E. die Richtigkeit der Ansicht Fejérváry's<sup>1)</sup>, nach welcher die durch das fast dauernde Landleben bedingten Einflüsse zur Entstehung der randständigen Knorpel-elemente führen und somit letztere sekundäre Gebilde besonderer biologischer Eigenheiten darstellen.

Man war früher im allgemeinen der Ansicht, daß ein hyalinknorpeliger Carpus bzw. Tarsus als Zeichen einer Primitivität aufzufassen sei. Wenn dies zutrifft, so doch sicher nur in geringem Maße. Bolkay (1927) glaubt zwar, ganz klar zu sehen, daß phylogenetisch ältere Gruppen der Salamandriden einen unvollkommen verknöcherten Carpus bzw. Tarsus besitzen, muß aber selbst zugeben, daß es nur „einige“ sind, dabei wird von ihm auch *Cynops* zu diesen Gruppen gerechnet, was moderner Auffassung widerspricht<sup>2)</sup>.

Die gegenwärtigen Untersuchungen führten mich zu der Erkenntnis, daß der Grad der Verknöcherung der Hand- und Fußelemente für systematische Schlüsse ziemlich bedeutungslos sein dürfte, vielmehr ist er, abgesehen von dem individuellen Alter des einzelnen Tieres, bionomisch ethologisch zu werten. So kommt besonders in Betracht,

<sup>1)</sup> Die phyletische Bedeutung des Prähallux und vergleichende östeologische Notizen über den Anuren-Tarsus, Annales Musci Nationalis Hungarici, XXII, 1925.

<sup>2)</sup> Wolterstorff und Herre 1935.

ob es sich um Arten handelt, die ein reines Wasserleben, wie alle Perenibranchiaten, oder ein hydrophiles, wie die Wassermolche, führen. Im ersteren Falle ist eine osteologische Verfestigung der Mesocarpal- und Mesotarsalelemente überflüssig. Die Extremitäten werden, soweit sie überhaupt vorhanden sind, beim Schwimmen an den Körper angelegt und sind somit an der Fortbewegung nicht beteiligt. Ihnen bleibt nur die Aufgabe, als Stützorgane zu fungieren, doch ist das von ihnen zu stützende Körpergewicht bei dem verhältnismäßig hohen spezifischen Gewicht des Wassers sehr gering. Man hat dementsprechend bei diesen Arten hyalinknorpelig angelegte Hand- und Fußwurzelknochen zu erwarten, auch wenn es sich um systematisch höher stehende Tiere wie *Proteus*, *Necturus* und *Amphiuma* handelt. Im zweiten Falle verbringen die Tiere den größten Teil des Jahres auf dem Lande und müssen hier alle Ortsveränderungen in gehender oder kriechender Weise vornehmen. Da nun dadurch wohlentwickelte Gliedmaßen notwendig werden, die imstande sind, diese Lokomotion durchzuführen, tritt eine Verknöcherung dieser Elemente als zwangsläufige Folge ein. So wurde beobachtet, daß sowohl der Carpus wie auch der Tarsus des hydrophil lebenden *Amb. tigrinum* zum größten Teil ossifiziert ist, während die rein aquatil lebende Subspecies *velascoi* diese hyalinknorpelig anlegt. Das Gleiche bestätigen die Anlage der Hand- und Fußelemente bei *Amb. mexicanum* und *dumerili*, zwei kientragende Arten, einerseits und dem landlebenden *Amb. altamirani* und *opacum* andererseits.

Auch das individuelle Alter muß berücksichtigt werden. Die Präparate unserer drei *Amb. altamirani* zeigen aufs schönste die fortschreitende Verknöcherung der Hand und des Fußes und erhärten den Schluß, daß der Verfestigungszustand der Knochen resp. die Menge des hyalinen Knorpels sich nach bewegungsmechanischen Gesichtspunkten erklärt. Wie schon Cope (1889) bemerkt, bestehen im Larvenzustand die Elemente aus Knorpel, und erst mit der Metamorphose setzt die Verknöcherung ein. Die Gliedmaßen eines Männchens und eines Weibchens sind im Gegensatz zu denen des dritten Tieres verhältnismäßig klein. Ein Vergleich mit einer Anzahl Spritexemplare der Wolterstorff-Sammlung des Magdeburger Museums ergab, daß die Größe der Gliedmaßen auf die Größe sowohl als auch auf das Alter des Tieres selbst bis zu einem gewissen Grade Rückschlüsse zuläßt. Trotzdem Bolkay seinen Objekten keine diesbezüglichen Angaben beigefügt hat, kann mit Sicherheit ausgesagt werden: die beiden ersterwähnten Individuen sind noch jung und nicht ausgewachsen gewesen, das dritte (von mir als großes Weibchen bezeichnete) hatte bereits seine volle Körpergröße und ein gewisses Alter erlangt. Parallellaufend mit diesen Feststellungen zeigte die Betrachtung des Carpus und Tarsus bei den jungen Tieren größere Knorpelringzonen, teilweise waren die Elemente überhaupt nur aus Knorpel bestehend. Der Carpus des großen Weibchens war fast frei von Knorpel, ebenso war der Tarsus bis auf sehr schmale Zonen gut verknöchert. Hierin zeigen sich ein allmähliches Kalzinieren der Knochen mit zunehmendem Alter und gleichzeitig die Wirkung und Folge der Anpassung an das Landleben.

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß bei einem aus seinen normalen Lebensbedingungen herausgerissenen Tier die neuen, abgeänderten Einflüsse von außen her eine zweckentsprechende Umgestaltung oder Ausbildung der Gliedmaßen auslösen müßten. Ob ein Individuum die Mittelhand als Knorpel- oder Knochenelemente entwickelt, kann niemals durch Umweltfaktoren entschieden werden, sondern allein durch die Erbanlagen. Der Versuch erbringt die Bestätigung. Vom Axolotl

wurden zwei kientragende Exemplare untersucht und festgestellt, daß sämtliche Elemente des Carpus und Tarsus aus hyalinem Knorpel bestehen und sich nirgends (mit einer geringfügigen Ausnahme) eingelagerte Verknöcherungszentren nachweisen lassen. Das künstlich verwandelte, also zum Vollsalamander gewordene Exemplar Nr. 10 zeigt in der Ausbildung der Gliedmaßen keinen Unterschied gegenüber den larvalen Tieren, obwohl es nicht im Wasser, sondern auf dem Lande lebte. Eine Verknöcherung kann nicht erfolgen, weil in der Erbmasse des *Amb. mexicanum* die Anlage nicht vorhanden ist.

Damit sind jedoch nicht alle Erscheinungen geklärt. Bildet doch der rein landlebende *Salamandra atra* ebenso wie die verwandte Art *Sal. salamandra* das Radiale und Carpale 1 meist nur knorpelig aus, während man ossifiziertes Gewebe vermuten sollte. Diesen Befund kann man nicht auf systematisch niedrige Stellung von *Sal. salamandra* und *Sal. atra* zurückführen, denn diese Elemente ossifizieren sogar bei den Ambystomiden. Daraus ergibt sich logischerweise die Wertlosigkeit des Verknöcherungszustandes der Gliedmaßen für systematische Belange.

Die Metacarpalia, Metatarsalia und Phalangen werden bei Gliedmaßenuntersuchungen oft nicht berücksichtigt, da man hier eine noch größere Eintönigkeit zu erwarten hat. Trotzdem ist es angezeigt, auch diese Knochen in den Bereich der Betrachtung einzubeziehen. Jeder Finger hat neben dem Metacarpale zwei Phalangen mit Ausnahme des dritten und längsten Fingers, bei dem sich ihre Zahl um eins erhöht. Von den Zehen hat die erste, zweite und fünfte Zehe zwei Phalangen, die dritte drei, die vierte vier und das Metatarsale.

Angaben über Länge und Dicke der Finger und Zehen finden sich bei Cope (1889), Lafrentz und Wolterstorff (1950). Sie schreiben in ihrer Abhandlung, die erstmalig eine umfassende Darstellung des Stoffes in deutscher Sprache brachte und unsere, bis dahin lückenhaften Kenntnisse über die Urodelenfauna Mexicos weitgehend vertiefte, etwa folgendes: „*Amb. tigrinum* hat kurze und breit gesäumte Finger und Zehen, bei *Amb. tigrinum velascoi* sind sie anscheinend etwas schlanker als bei den nordamerikanischen Exemplaren, *Amb. mexicanum* ist mit relativ langen, meist kaum gesäumten Fingern und Zehen versehen, bei *Amb. altamirani*-Larven erscheinen sie niedergedrückt, schmal gesäumt.“

Eine Prüfung des Skelettes ergibt, daß diese Differenzen im äußeren Erscheinungsbild auch den Knochen zu eigen sind. Die Phalangen sind bei *Amb. tigrinum* kurz und breit, im ganzen sehr kräftig angelegt, *Amb. mexicanum* zeichnet sich durch den Besitz längerer, gleichzeitig schmalerer, zarter gebauter Phalangen aus. Damit scheint eine gestrecktere Anlage von Ulna-Radius und Tibia-Fibula einschließlich der Mittelhand und des Mittelfußes einherzugehen. Unterschiede in der Länge treten bei einem Vergleich des *Amb. tigrinum* (16) mit *Amb. mexicanum* Nr. 4 zutage. Ex. 10 ist etwas kleiner und hat einen annähernd gleichlangen Metacarpus wie *Amb. tigrinum*. Leider sind die Gliedmaßen von Bolkay zu kurz abgeschnitten worden und exakte Maßangaben nicht möglich. Außerdem fehlen die Totallängen der Tiere, von denen die Präparate stammen. Die Subspecies *velascoi* bietet wohl fast dasselbe Bild wie *Amb. tigrinum*, *Amb. dumerili* schließt sich durch Ausbildung langer dünner Phalangen, Metacarpalia und -tarsalia, Ulnare-Radius und Tibia-Fibula dem Erscheinungsbild von *Amb. mexicanum* an. Die Abbildungen der Hand und des Fußes von *Amb. dumerili* bei Wolterstorff zeigen trotz Einzeichnung

der Schwimmhäute ganz deutlich einen schlankeren Finger- und Zehenbau im Gegensatz zu *Amb. tigrinum*. Von den drei *Amb. altamirani*-Exemplaren kommt nur das ausgewachsene Weibchen für einen Vergleich in Frage. Es besitzt Phalangen, die sehr massiv angelegt sind und eine relativ bedeutende Länge haben. Für die Knochen des Unterarmes und Unterschenkels gilt dasselbe. Die kräftige Struktur der Elemente kommt darin zum Ausdruck, daß die im ganzen etwas dickeren Phalangen in ihren medialen Teilen nur wenig an Umfang abnehmen. *Amb. opacum* verfügt auch über stabile Phalangen.

Diese Befunde sind von Bedeutung, da sie wiederum die Macht des Gebrauches als Ursache zu haben scheinen. Es liegt nahe, die kräftige Anlage und massive Struktur der Finger- und Zehenknochen und der Arm- und Beinelemente auf ethologisch bionomisch bedingte Einwirkungen zurückzuführen. Wir sahen bereits, welche Aufgaben den Gliedmaßen landlebender Urodelen gestellt sind. Eine Fortbewegung in gehender und kriechender Weise hat ein kräftiges Extremitätenskelett zur Voraussetzung, das die Grundlage für eine gut entwickelte Muskulatur abgibt. Dieser Überlegung entspricht, daß *Amb. tigrinum*, *altamirani* und *opacum* einen unverkennbar massiven Knochenbau haben und sich die rein aquatilen Arten *Amb. mexicanum* und *dumerili* durch zartere Struktur der Elemente auszeichnen. Die einzige, leicht erklärbare Ausnahme macht die *Subspecies velascoi*, welche die für *Amb. tigrinum* charakteristischen Eigenheiten z. T. noch beibehalten hat, unter diesen die Dickfingrigkeit.

Diese Schlüsse fügen sich ganz zwanglos aneinander, zumal auch die weitgehende Beeinflussung des Mesocarpus und Mesotarsus durch bionomische Faktoren bei einer Beurteilung der Frage nach den die Phalangen formenden Ursachen berücksichtigt werden muß. In Anbetracht des Umstandes aber, daß ich ein nur wenig umfangreiches Material von Ambystomiden und anderen Urodelenfamilien untersuchte, halte ich eine Nachprüfung für erforderlich.

Die an den untersuchten Präparaten gemachten Beobachtungen führten bereits zu dem Ergebnis, daß der Verknöcherungsgrad der Mittelhand und des -fußes außer von dem Alter des Individuums vornehmlich von der Lebensweise der Art abhängt und über die Stellung der Species oder Gattung innerhalb der nächst höheren Kategorie keine Aussagen zuläßt.

Wesentlich ist dagegen für systematische Erkenntnisse ein Unterschied in der Anzahl der Elemente bei den Salamandriden gegenüber den Ambystomiden. Wir wissen aus den Untersuchungen Steiners und anderer, daß die embryonalen Hand- und Fußanlagen eine bestimmte Anzahl von Elementen aufweisen, die im Laufe der Entwicklung Verschmelzungen mit einander eingehen und auf diese Weise eine fortschreitende Reduktion in ihrer Quantität Platz greift. Diese vollzieht sich immer nach deutlich nachweisbaren Gesetzmäßigkeiten. Wenden wir das Gesagte auf unseren Fall an: Das Intermedium, welches bei *Ambystoma* als selbständiges Element existiert, geht in der Familie Salamandridae im Carpus im Ulnare auf. Spuren der erfolgten Fusion lassen sich gelegentlich noch feststellen. Der Salamandridencarpus zählt also normalerweise nur sieben im Gegensatz zu acht Knochen der Ambystomiden. Auch im Tarsus ist dort, die Gattung *Salamandra* ausgenommen, eine Reduktion der Elemente durch Verschmelzung des Tarsale 4 mit dem Tarsale 5<sup>1)</sup> vonstatten gegangen. Das Intermedium bleibt als Einzelknochen bestehen.

<sup>1)</sup> Bolkay 1927.



In diesem Zusammenhange möchte ich darauf hinweisen, daß *Dunn* (1928) die Art *altamirani* aus der Gattung *Ambystoma* herausnahm und sie in die neue Gattung *Rhyacosiredon* *Dunn* stellte. *Wolterstorff* hat sich aus den 1930 von ihm dargelegten Gründen dem *Dunn*'schen Schritt noch nicht restlos angeschlossen, meint aber, daß *altamirani* mindestens den Rang einer Untergattung verdient. Die an den Gliedmaßen gemachten Befunde geben über diese Frage keine Auskunft. Dies sei betont, weil *Bolkay* als Ergebnis seiner geplanten Extremitätenuntersuchung auch hierüber Aufschluß erhoffte.

Ähnlich liegen die Dinge bei *Amb. opacum*. Besonders durch die Beobachtungen und Experimente von *Lantz* (1930) und *Noble* und *Bradt* (1933) sind wir über die Lebensweise und Fortpflanzung dieses Salamanders genauer unterrichtet. Die eigenartigen, der Aufnahme des männlichen Samens vorausgehenden Liebesspiele, die Ablage der Eier an Land und eine ziemlich ausgedehnte Brutpflege seitens des Weibchens lassen erkennen, wie tiefgreifende Unterschiede in der Biologie *Amb. opacum* von *Amb. mexicanum*, *tigrinum* und den übrigen Arten trennen. Dazu kommen Besonderheiten im Skelettbau. Es steht daher außer Zweifel, daß *opacum* nicht in die Gattung *Ambystoma* eingereiht werden kann. Dies ist der Grund dafür, daß ich nicht von „*Ambystomen*“, sondern von „*Ambystomiden*“ spreche. Wenn wir aber das Skelett der Hand und des Fußes unter systematischen Gesichtspunkten betrachten, ergibt sich auch hier eine negative Antwort, da ja die randständigen Elemente als durch die Biologie bedingte sekundäre Bildungen in dieser Hinsicht nur in sofern bedeutungsvoll sind, als sie auf die besondere Lebensweise der Art, also auf ein fast ausschließliches Landleben hindeuten.

## Schriftenverzeichnis.

- Bolkay, Dr., St. J., Materialien zu einer vergleichenden Morphologie der Carpal- und Tarsalelemente der Unterfamilie Salamandrinae, Glasnika Zemaljskog Muzeja u Bosni i Hercegowini, XXXIX. 1927.
- Chang, Tso-han and Boring, M., Studies in Variation among Chinese Amphibia 1. Salamandridae, Peking Nt. Hist. Bull. Vol. 9. Part. 4, 1935.
- Copa, E. D., The Batrachia of North America, Bull. of the United States, Nat. Mus. No. 34, 1889.
- Dunn, E. R., A New Genus of Salamanders from Mexico, Proceedings of the New England Zool. Club, Vol. X, pp. 85—86, 1928.
- Gregory, W. K., Miner, R. W., and Noble G. K., The Carpus of Eryops and the Structure of the Primitive Chiropterygium, Bull. of the American Mus. of Nat. Hist., Vol. XLVIII, Art. X, pp. 279—288, 1923.
- Herre, Dr. W., Die Schwanzlurche der mitteleocänen (oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluß der fossilen Formen, Zoologica, Original-Abhandlungen aus dem Gesamtgebiet der Zoologie, Heft 7, 1935.
- Lantz, L. A., Einiges über Lebensweise und Fortpflanzung von *Ambystoma opacum* Gray., Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde, Jg. XXXXI, 1930.
- Noble, G. K., The Value of Life History Data in the Study of the Evolution of the Amphibia,, Annals of the New York Academy of Sciences, Vol. III, 00.31—128, 1927.
- Noble, G. K. and Bradt, M. K., The Marbled Salamander, *Ambystoma opacum* Gravenhorst, Zoologica, Scientific Contributions of the New York Zool. Society, Vol. XI, 1923.
- Steiner, Dr., H., Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskelettes, Acta Zoologica, Bd. III, 1922.
- Neuere Untersuchungen zur Morphogenese des Brustschulterapparates und des Extremitätenskelettes der Wirbeltiere, Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, LXVIII, 1923.
- Über die embryonale Hand- und Fuß-Skelett-Anlage bei den Crocodiliern, sowie über ihre Beziehungen zur Vogel-Flügelanlage und zur ursprünglichen Tetrapoden-Extremität, Revue suisse de zoologie annales de la société zool. suisse et du mus. d'hist. nat. de Genève, Tome 41, Nr. 23, 1934.
- Beiträge zur Gliedmaßentheorie: Die Entwicklung des Chiropterygium aus dem Ichthyopterygium, Revue suisse de zoologie, Tome 42, Nr. 28, 1935.
- Wolterstorff, Dr. W., Katalog der Amphibien-Sammlung im Museum für Natur- und Heimatkunde in Magdeburg, Abh. u. Ber. Mus. Magdeburg, 1925.
- Zur Systematik und Biologie der Urodelen Mexicos, Abhandl. und Ber. aus dem Museum für Natur- und Heimatkunde und dem naturwissenschaftlichen Verein in Magdeburg, Bd. VI, Heft II, 1930.
- Wolterstorff, Dr. W. und Herre, Dr. W., Die Gattungen der Wassermolche der Familie Salamandridae, Archiv f. Naturgeschichte, N. F., Bd. 4, Heft 2, 1935.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen und Berichte aus dem Museum für Naturkunde und Vorgeschichte in Magdeburg](#)

Jahr/Year: 1939

Band/Volume: [VII](#)

Autor(en)/Author(s): Freytag Günther E.

Artikel/Article: [Morphologische Untersuchungen an Ambystomidenextremitäten. 69-78](#)