© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fussskelets der Marsupialier.

Bearbeitet von

C. Emery,
Professor der Zoologie an der Universität Bologna.

Mit Tafel XXXIII—XXXVI und 13 Textfiguren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Einleitung.

Das untersuchte Material war meist in Sublimat, zum Theil in Alkohol fixirt und wurde in der Regel mit P. Mayer's Karmalaun gefärbt und in Paraffin geschnitten. Einige Stücke erhielt ich bereits (wie es scheint in Boraxkarmin) gefärbt. Gewisse *Didelphys*-Exemplare, alte Chrompräparate, liessen sich in der angegebenen Weise nicht gut färben, und es wurden dann die Schnittserien verschiedenartig nachgefärbt. Es wurde derart keine charakteristische Knorpelfärbung erzielt, sondern hauptsächtlich eine, wenn auch nicht reine, Kernfärbung. Ich halte aber dieses Resultat nicht für einen bedeutenden Nachtheil, denn es kam mir nicht darauf an, bereits verknorpelte Anlagen, sondern Skeletanlagen überhaupt nachzuweisen, sie seien bereits knorpelig oder nicht; ja am wichtigsten ist bei solchen Untersuchungen der Nachweis der ersten Anlagen. Wenn der Verknorpelungsprocess weit vorgeschritten ist, so wird bei Säugethieren meist ein den definitiven Verhältnissen sehr ähnliches Stadium erreicht, von welchem aus zwar noch Formveränderungen stattfinden können, aber die Zahl der Stücke und ihre Stellung im Skeletsystem der Extremität bereits bestimmt sind und nur selten durch Neubildung und Verschmelzung von Elementen oder durch Verschiebungen modificirt werden.

Die ersten Anlagen des Extremitätenskelets erscheinen bekanntlich als dichtere Anhäufungen von Embryonalzellen im Mesenchym; an mit Kernfärbemitteln behandelten Präparaten als wolkige dunkle Flecken, welche aus dicht gestellten Zellkernen bestehen. In dieser Form, sind sie von irgendwelchen anderen Anlagen nicht zu unterscheiden; sie können aber dadurch als Skeletanlagen erkannt werden, dass ihre weitere Entwickelung durch spätere Stadien bis zur Knorpelbildung verfolgt wird; ferner dadurch, dass topographische Beziehungen zu bereits durch weitere Differenzirung erkennbar gewordenen Anlagen anderer Skelettheile oder verschiedenartiger Weichgebilde festgestellt werden, welche für dieses oder jenes Element des Skelets maassgebend sind.

Als erstes Zeichen der beginnenden Verknorpelung wird an derartigen Präparaten eine Stelle innerhalb der Anlage heller, weil zwischen den rundlichen Zellen eine ungefärbte Grundsubstanz gebildet wird, welche bei Harzeinschluss durchsichtig und structurlos aussieht (Taf. XXXIV, Fig. 22); zugleich werden die Kerne etwas grösser und blasser als die des umgebenden Gewebes. Erst später erscheinen die Kerne kleiner, dunkler und oft von unregelmässiger Form, und zugleich werden Knorpelkapseln mehr oder weniger deutlich erkennbar. Sobald aber die Bildung jener hellen Grundsubstanz begonnen hat, gewinnt die Anlage dadurch und durch die concentrische Lagerung der dieselbe umgebenden Schichten ein charakteristisches Aussehen und lässt sich von anderen ebenfalls heller werdenden Anlagen (z. B. von Muskeln), bei stärkerer Vergrösserung durch die besondere Form der Kerne leicht unterscheiden. Um die hell gewordene Stelle bleibt eine dichtere, dunklere Zone übrig, auf deren Kosten der junge Knorpel durch fortschreitende Differenzirung weiter wächst, bis der letzte Rest derselben zum Perichondrium des fertigen Knorpels wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es giebt also für jedes separat angelegte Skeletstück ein Stadium, in welchem die Verkorpelung in einem Theil der Anlage begonnen hat, während andere Abschnitte derselben noch indifferent sind. Ein derart durch indifferente Rindenschicht abgegrenztes Knorpelstück darf als einem einzelnen morphologischen Element des Skeletes entsprechend betrachtet werden, wenn nicht andere, zunächst aus der Vergleichung sich ergebende Gründe für die zusammengesetzte Natur desselben sprechen. Mit gewissen Skeletstücken sind aber besondere, lange Zeit indifferent bleibende Anlagen verbunden, welche, obschon sie von jenen Stücken aus verknorpeln, durch ihre excentrische Lage eine gewisse Selbständigkeit zu besitzen scheinen und deswegen als besondere Elemente des Skelets betrachtet werden dürfen. Einige von diesen Anlagen, wie z. B. bei *Didelphys* und anderen Säugethieren der tibiale Anhang des Naviculare (Tuberositas medialis) oder ein gleich gerichteter Fortsatz des Entocuneiforme, erscheinen bei anderen Thieren als gesonderte Anlagen (*Phascolarctus*) oder sogar als getrennt bleibende Skeletstücke (der Anhang des Entocuneiforme als Praehallux bei vielen Beutlern und anderen Säugethieren, die Tuberositas navicularis als Randknochen bei Nagern). Andere, wie die Tuberositas calcanei, sind noch nie getrennt gefunden worden; aber trotzdem liegt der Gedanke nahe, dass auch dieser Theil als besonderes Element des Tarsus betrachtet werden darf.

In der nun weiter folgenden Darstellung der speciellen Ergebnisse, werde ich die Beschreibung der mir in längeren Stadienfolgen vorliegenden Arten vorausschicken und die übrigen Formen im Anschluss daran vergleichend behandeln.

Das meiste Material zu dieser Arbeit erhielt ich durch die grosse Güte des Herrn Prof. R. Semon: es sind namentlich längere Stadienreihen der Extremitäten von *Phascolarctus cinereus, Petaurus sciureus, Perameles obesula* und *Aepyprymnus rufescens,* ferner einzelne Stadien von *Trichosurus vulpecula, Dasyurus hallucatus* und *Phascologale penicillata.* Herr Prof. Selenka stellte mir schon früher in liberalster Weise eine Serie von Beuteljungen von *Betongia cuniculus* sowie einige ältere Stadien von *Didelphys aurita* und *Trichosurus vulpecula* zur Verfügung. Eine Reihe jüngerer Beuteljungen von *Didelphys aurita* erwarb ich von Herrn Prof. H. von Jhering, und ein noch jüngeres Exemplar dieser Art wurde mir von Herrn Prof. W. Leche zugesandt; ausserdem besass ich ein Beuteljunges von *Macropus giganteus.* — Den Freunden und Collegen, welche mich mit so werthvollem Material unterstützten, sage ich hier meinen aufrichtigsten Dank.

Specielle Ergebnisse.

Phascolarctus cinereus.

Von dieser Art untersuchte ich die Extremitäten von Embryonen von 12, 12 $^1/_2$, 14 $^1/_2$, 14 $^3/_4$ mm, Beuteljungen von 22 $^1/_2$, 25, 28 $^1/_2$ und 42 mm Scheitelsteisslänge (das Maass steht nicht immer in geradem Verhältniss zur Entwickelungsstufe: so ist der 12 mm-Embryo weiter entwickelt als der von 12 $^1/_2$; von 14 $^3/_4$ liegen mir zwei sehr ungleich fortgeschrittene Stadien vor).

Carpus. — Vom jüngsten mir vorliegenden Embryonalstadium (12 $^1/_2$ mm) an finde ich bereits Verhältnisse, welche in vielen Beziehungen an den definitiven Zustand erinnern. Der Carpus ist aber flacher und seine knorpeligen Bestandtheile durch breite, von dichtem Bildungsgewebe eingenommene Zwischenräume getrennt. An die Vorderarmknochen stossen drei proximale Stücke, die ich als Scaphoid, Triquetrum und Pisiforme bezeichne. Zwischen beiden ersteren bleibt ein beträchtlicher knorpelfreier Raum

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

übrig (Fig. 1—2), dessen Bedeutung weiter unten besprochen werden soll. Das Lunatum (Intermedium) lässt sich in diesem Stadium nicht nachweisen. Weiter schliessen sich die gewöhnlichen vier Stücke der distalen Reihe an. Das Hamatum ist besonders gross und hängt am proximalen Ende mit dem Capitatum zusammen; an derselben Stelle ist es vom ulnaren Ende des Scaphoids nur durch einen geringen Raum getrennt. Das Capitatum ist zwischen Hamatum und Scaphoid eingekeilt und bildet die distale Grenze des oben erwähnten Raumes zwischen Scaphoid und Triquetrum, dessen proximaler Rand vom Radius gebildet wird.

Indem die Knorpelstücke wachsen, werden die dieselben von einander trennenden Zonen von Bildungsgewebe schmaler; verschiedene Stücke treten dabei in vorübergehende, aber manchmal lange dauernde knorpelige Verbindung. Ich vermuthe, dass Capitatum und Hamatum getrennt angelegt werden, obschon sie bereits im $12^1/_2$ mm-Stadium zusammenhängen. In einem weiteren Stadium ($14^1/_2$ mm) verschmelzen Triquetrum und Pisiforme mit einander (Fig. 3—4); letztere Verbindung dauert nur kurze Zeit und ist im Beuteljungen von 25 mm bereits gelöst.

Der ausgebildetere Embryo von $14^3/_4$ mm ist besonders interessant, weil in diesem Stadium ein neues Element erscheint, welches für die Deutung anderer Stücke maassgebend ist. Dieses Element entsteht im oben erwähnten Raum zwischen Radius, Scaphoid, Triquetrum und Hamatum und entspricht wegen seiner Stellung vollkommen einem bei anderen Marsupialiern (z. B. *Petaurus* oder *Trichosurus)* vorhandenen freien Stück, welches als Lunatum, resp. Intermedium gedeutet wird. Im $14^3/_4$ mm-Stadium (vergl. Fig. 5, 6) ist jenes Stück nicht mehr ganz frei, sondern bereits dem Radius angewachsen. — In weiter ausgebildeten Stadien finde ich keine Spur von einem solchen Element mehr, aber der Radius besitzt an der entsprechenden Stelle einen mehr oder weniger deutlichen Vorsprung, den ich als dessen Homologon betrachten möchte. — Im nächst jüngeren Stadium (Embryo von $14^1/_2$ mm) dürfte als ziemlich zweifelhafte Andeutung einer entsprechenden Anlage eine dem Radius aufsitzende dichtere Stelle im Bildungsgewebe bezeichnet werden.

Das im Carpus von *Phascolarctus* fehlende freie Lunatum scheint also nicht mit den Scaphoid verwachsen zu sein, sondern in den Radius aufgenommen; das radial-proximale Stück des Carpus muss demgemäss nicht als Scapho-Lunatum, sondern als echtes Scaphoid gedeutet werden.

Eine weitere Folge der Verschmelzung des Lunatum mit dem Radius ist, dass auf weiter entwickelten Stadien, an der entsprechenden Stelle, das Hamatum mit dem Radius in directe Berührung kommt, wie auf Fig. 8 ersichtlich. Dieselbe Abbildung zeigt am radialen Rand des Hamatum einen rundlichen Fortsatz, welcher an Schnitten, die nahe der volaren Fläche des Carpus geführt sind, wie abgetrennt erscheint (Fig. 7.) In keinem Stadium fand ich jenen Fortsatz als selbständiges Element angelegt. Aehnlich ist das Capitatum an seiner volaren Fläche durch eine quere Furche getheilt, obschon auch hier für den proximalen und distalen Abschnitt keine getrennten Anlagen erkannt werden konnten.

Vom $14^3/_4$ mm-Stadium an sind Scaphoid, Capitatum und Hamatum an ihrem proximalen Ende mit einander knorpelig verlöthet, eine Verbindung, die erst viel später bei Bildung der Gelenkspalten gelöst wird.

Der Praepollex erreicht bei *Phascolarctus* nur eine geringe Ausbildung. Erst im 22 mm-Stadium finde ich ihn als Knorpel; er steht dann zum Multangulare majus in ganz ähnlicher Beziehung wie das weiter unten zu beschreibende Rudiment des Praehallux am Fussskelet zum Entocuneiforme.

Tarsus. — Im Embryo von $12^1/_2$ mm bildet der Fuss noch eine breite Platte; Talus, Calcaneum und die distalen Stücke sind als beginnende Knorpelkerne erkennbar; das Naviculare erst als Anlage; die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Metatarsalia zeigen dagegen deutlichere Knorpelstructur, Talus und Calcaneum erscheinen als distal divergirende Spangen (Fig. 19), zwischen sich einen breiten Raum fassend, durch welchen die Arteria perforans mesopodii tritt. Während die Calcaneum-Anlage ziemlich in der Verlängerung der Fibula sich befindet, liegt das proximale Ende des Talus zwischen den distalen Enden der beiden Unterschenkelknochen; dieses Stück nimmt also die für ein Intermedium charakteristische Stellung ein. In der Verlängerung der Tibia liegt eine wolkige Anlagenmasse (Fig. 18), aus welcher sich später nur in geringem Maass knorpelige Theile differenziren werden, nämlich die Tuberositas medialis navicularis und der dem Praehallux entsprechende Anhang des Entocuneiforme. Mit dem proximalen Ende des Calcaneum, plantar und lateral von demselben, steht eine grosse kugelige Masse von Bildungsgewebe in Verbindung, die Anlage der Tuberositas calcanei, welche erst viel später vom Calcaneum aus verknorpelt; von ihr zieht ein bogenförmiges Band von dunklem Bildungsgewebe (Fig. 18 *lig. pl.*) schief bis zum Mesocuneiforme. Es bildet die Anlage von plantaren Bandmassen, aber sein distales Ende nimmt, wie im folgenden Stadium ersichtlich, auch zur Bildung der quer unter dem Tarsus verlaufenden Sehne des M. peronaeus longus [1]) Theil (Fig. 24). Als bemerkenswerth will ich weiter von diesem Stadium erwähnen, dass die knorpelige Anlage des Cuboid nur dem Tarsale 4 entspricht; das Tarsale 5 ist zwar neben ihm angelegt (Fig. 20), aber noch histologisch viel indifferenter. Dieses Verhältniss weist klar auf die in anderen Arten noch deutlichere Zusammensetzung des Cuboids aus zwei Elementen der distalen Reihe.

Im Embryo von 14 $^1/_2$ mm ist der Verknorpelungsprocess weiter vorgeschritten. Talus und Calcaneum sind dicker, der zwischen ihnen liegende Raum geringer geworden. Das Naviculare ist als ein dem Ende des Talus quer aufliegender Knorpel deutlich ausgebildet; mit ihm verbindet sich medial und plantar eine noch beinahe indifferente Anlage (Fig. 21 *tib*), welche sich wegen ihrer Beziehungen zum Naviculare-Knorpel sowie zur Sehne des M. tibialis posticus als der am medialen Rand des Talus gegen die Tibia verlaufende Anhang (Tuberositas medialis) des Naviculare kundgiebt. Bei starker Vergrösserung, lässt sich in der Mitte der Anlage der Beginn der Aufhellung durch Bildung von farbloser Grundsubstanz erkennen; ich habe diese Erscheinung auf Fig. 22 möglichst naturgetreu wiederzugeben versucht. Diese Anlage entsteht aus einem Theil der im vorigen Stadium erwähnten, indifferenten Masse von Bildungsgewebe, welche die distale Fortsetzung der Tibia bildet; sie entspricht also durch ihre Stellung einem Tibiale. Weiter distal entsteht aus derselben Masse eine andere indifferente Anlage, als proximal-medialer Anhang des Entocuneiforme (Fig. 23); ich betrachte dieselbe als Rudiment des Praehallux. Beide Anlagen stehen durch indifferentes dichtes Bildungsgewebe in Zusammenhang, wie man bei Durchsicht der gesammten Schnittserie erkennen kann. Wenn man nun, nach Erkenntniss dieser Verhältnisse im 14$^1/_2$ mm-Stadium, zum vorher beschriebenen jüngeren Stadium zurückkehrt, so ist es nicht schwierig, in demselben die Anlagen des Tibiale und des Praehallux bereits als dichtere abgerundete Kernanhäufungen im Bildungsgewebe angedeutet zu erkennen; dieser Zustand lässt sich aber kaum durch eine Zeichnung darstellen und ich hielt es nicht als der Mühe werth, die ganze Serie abzubilden. Die Tuberositas calcanei ist im 14$^1/_2$ mm-Embryo noch nicht verknorpelt, aber in dieselbe erstreckt sich das knorpelige proximale Ende des Calcaneum. Sämmtliche Phalangen sind knorpelig angelegt.

In diesen beiden Stadien liegt das ganze Skelet des Fusses und des Unterschenkels beinahe in einer Fläche ausgebreitet, so dass aus wenigen Schnitten ein Gesammtbild sich construiren lässt (Textbilder Fig. 1, 2). Im weiter folgenden Stadium von 14$^3/_4$ mm beginnt die dorsomediale Beugung des Fusses sich auszuprägen, welche zur bekannten Varus-Stellung führt. Die Knorpelstücke sind gewachsen und nur noch

1) Es entspricht dieser Bildungsmodus der genannten Sehne vollkommen der von Ruge angenommenen Wanderung ihres Ansatzes am Tarsus des Säugethiere.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch schmale Zonen vom Bildungsgewebe getrennt; der Sinus tarsi verläuft schief, weil der Talus, von der Planta betrachtet, von dem aus dem Calcaneum sich entwickelnden Sustentaculum tali theilweise überlagert wird (Fig. 25—28); die Tuberositas calcanei ist in Continuität mit dem Rest des Fersenbeins verknorpelt. Zwischen Talus und den Unterschenkelbeinen, aber in näherer Beziehung zur Tibia als zur Fibula erscheint die noch indifferente Anlage des Trigonum tarsi. Am tibialen Rand des Fusses ist das Tibiale verknorpelt und mit dem Naviculare fest verbunden, aber auf Schnitten, welche seinen dorsalen Theil treffen, noch davon getrennt erkennbar. Im Praehallux hat sich ein kleiner Knorpelkern gebildet, welcher später mit dem Entocuneiforme verschmilzt.

Damit sind die definitiven Verhältnisse bereits entworfen und entwickeln sich während der Beutelstadien langsam weiter. Die Beugung des Fusses wird stärker; das Trigonum ist im 22 $^1/_2$ mm-Stadium knorpelig. Der ganze Tarsus wird breiter und verhältnissmässig kürzer; der Tibial-Antheil des Naviculare, sowie der mit dem Entocuneiforme verbundene Praehallux treten im Verhältniss zum Rest dieser Skeletstücke allmählich zurück. Das mächtig wachsende Cuboid bekommt an seiner plantaren Fläche eine quere Rinne zur Aufnahme der Sehne des M. peronaeus longus.

Während im 12 $^1/_2$ mm-Stadium die 4 lateralen Zehen einander beinahe gleich gross sind, werden in den darauf folgenden Stadien die ulnaren Zehen 4 und 5 allmählich stärker, während die 2. und 3. Zehe dünner bleiben und näher an einander liegen. So bildet sich die Syndaktylie im Laufe der Ontogenese aus. — Die ersten Spuren der Knochenbildung erscheinen an der Spitze der Endphalangen (Os ungueale) bereits im Beuteljungen von 22 $^1/_2$ mm[1]); am Metatarsale 4 erst im 42 mm-Stadium. — In der Hand beginnt die Verknöcherung der Metacarpalia bereits im Stadium von 28 mm.

Ein Blick auf die Reconstructionsbilder des Fussskelets, wie sie in den Textfiguren 1—3 versucht worden sind, wird eine Uebersicht der hier beschriebenen Vorgänge gestatten.

Fig. 1.

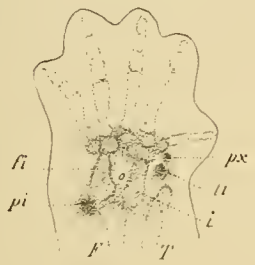

Fig. 2.

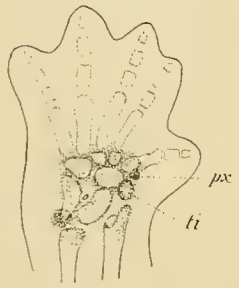

Fig. 3.

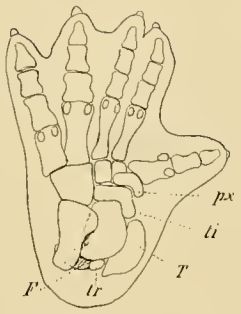

Fig. 1, 2, 3. Combinirte Bilder (Reconstruction) des Fussskelets von *Phascolarctus cinereus* in drei Stadien von 12$^1/_2$, 14$^1/_2$ und 22$^1/_2$ mm: rechter Fuss von der Planta betrachtet. *T* Tibia, *F* Fibula, *ti* Tibiale, *i* Intermedium, *fi* Fibulare, *pi* die dem Pisiforme homologe Anlage der Tuberositas calcanei, *px* Praehallux, *tr* Trigonum. Zwischen den Anlagen des Intermediums und Fibulare erscheint auf Fig. 1 und 2 der Durchschnitt der Arteria perforans mesopodii.

Petaurus sciureus; Trichosurus vulpecula.

Es wurden untersucht: von *Petaurus* Beuteljunge von 9 $^1/_2$, 25, 31, 48 mm; von *Trichosurus* Exemplare von 20, 70 und 75 mm.

Carpus. — Im *Petaurus*-Jungen von 9 $^1/_2$ mm (Fig. 9) sind die Elemente des Carpus in voller Zahl knorpelig angelegt, aber noch durch Bildungsgewebe getrennt, ohne Spur von Gelenkbildung. Die Ent-

1) Die Verknöcherung der Endphalanx beginnt als dünne Knochenkappe am Ende des Knorpels, ohne Betheiligung der Blutgefässe; von dieser Kappe erstrecken sich Fortsätze ins Innere des Knorpels zwischen den Knorpelkapseln. Aehnliches lässt sich auch an anderen Arten, nicht von Marsupialiern allein, sondern auch von anderen Säugethieren nachweisen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wickelung ist etwas weiter vorgeschritten als beim *Phascolarctus* von $14\frac{1}{2}$ mm, indem die Umrisse der einzelnen Knorpelstücke schärfer sind, und das dieselben trennende indifferente Gewebe in geringerer Quantität vorhanden ist. Von *Phascolarctus* unterscheidet sich *Petaurus* wesentlich durch den Besitz eines zwar kleinen, aber selbständigen Intermediums, welches genau dieselbe Lage einhält, wie bei *Phascolarctus* das mit dem Radius verschmelzende Rudiment desselben. Dadurch wird die für letztere ausgesprochene Deutung bestätigt. Am radialen Rand des Carpus liegt, dem distalen Theil des Scaphoids angelehnt, die noch nicht knorpelige, rundliche Anlage des Praepollex (Fig 11).

Ich gehe unmittelbar zum Exemplar von 31 mm über, das sonst vom 25 mm-Stadium (vom weiter zu besprechenden Praepollex abgesehen) nur wenig verschieden ist. Die Gelenkbildung ist weit fortgeschritten und bietet Verhältnisse dar, die als definitive gelten dürfen (Fig. 10). Das Lunatum hat eine plumpe Form erlangt und ist vom Radius durch eine Gelenkspalte getrennt, dagegen mit dem Scaphoid durch starke Bandmasse verbunden. Der Praepollex (Fig. 13, 14) ist knorpelig, aber auf meinem Präparat durch Karmalaun dunkler gefärbt als die übrigen Knorpel der Hand und hat eine eigenthümlich geknickte Form, indem sein Basaltheil vom Scaphoid gegen den Rand der Hand und zugleich palmarwärts gerichtet ist, sein längerer distaler Abschnitt dagegen dem Metacarpale 1 fast parallel verläuft und in einem Vorsprung der Vola liegt. Eine dunklere Stelle an der Knickung deutet auf eine Trennung des Praepollex in zwei Abschnitte.

Im 25 mm-Stadium bildet ein jeder von diesen Abschnitten, also der quere und der längsgerichtete Theil des Praepollex einen besonderen Knorpelkern (Fig. 12). Diese zwei Stücke dürften als Carpale und Metacarpale praepollicis bezeichnet werden.

Die Hand von *Trichosurus* ist der soeben beschriebenen von *Petaurus* ähnlich gebaut; mein jüngstes Stadium entspricht ungefähr dem zweiten Stadium von *Petaurus*. Das Intermedium ist verhältnissmässig etwas grösser und mehr abgerundet und steht zum Radius und zum Scaphoid in denselben Beziehungen wie bei *Petaurus*. Der Praepollex ist ähnlich gestaltet, aber der quere basale und der längsgerichtete distale Abschnitt gehen in einander bogenförmig über und lassen keine Spur von Trennung erkennen.

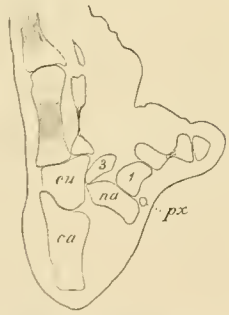

Fig. 4. Flächenschnitt durch den Fuss von *Trichosurus vulpecula*. Beuteljunges von 70 mm. *ca* Calcaneum, *cu* Cuboid, *na* Naviculare, *px* Praehallux, *1*, *3* Tarsalia 1 und 3.

Tarsus. — *Petaurus* von $9\frac{1}{2}$ mm steht in Bezug auf Entwickelung des Fussskelets ungefähr auf der Stufe meines jüngsten *Phascolarctus*-Embryos und hat mit demselben grosse Aehnlichkeit: die einzelnen Anlagen sind aber minder deutlich erkennbar. Eine eingehendere Beschreibung scheint mir ohne Interesse.

Auf dem 25 mm-Stadium ist der Tarsus völlig differenzirt und die Gelenkbildung weit vorgeschritten. Ein ziemlich grosses Trigonum ist in der Bandmasse zwischen Tibia und Fibula verknorpelt (Fig. 36). Auf einem anderen Schnitt, den ich auf Fig. 35 abgebildet habe, ist die Gelenkverbindung der Tuberositas navicularis medialis mit dem tibialen Malleolus dargestellt, welche den weiter unten ausführlicher zu beschreibenden Verhältnissen von *Didelphys* vollkommen entspricht. In keinem Stadium konnte ich einen Praehallux erkennen.

Dagegen besitzt *Trichosurus* einen deutlichen Praehallux, welcher, sowohl im jüngeren, auf Fig. 50—52 gezeichneten, wie im älteren, in Textfigur 4 dargestellten Stadium dem medialen Ende des Naviculare (Tuberositas medialis) anliegt und zu demselben in gleicher Beziehung steht wie das Entocuneiforme zum centralen Abschnitt des Naviculare: es verhält sich also in dieser Beziehung wie ein echtes Tarsale. Die Fig. 50—52 zeigen zugleich das Verhältniss des Naviculare zum tibialen Malleolus.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Didelphys aurita.

Das kleinste mir zugekommene Exemplar war ein Beuteljunges von 9 mm Scheitelsteisslänge; darauf folgt eine Serie von Stadien von 12 mm (17 mm von der Schnauze bis zur Schwanzbasis dem Rücken entlang gemessen) an. Das grösste Exemplar, wovon ich die Extremitäten in Schnitte zerlegte, mass 70 mm von der Schnauze zur Schwanzbasis.

Carpus. — Trotz des bedeutenden Materials, konnte ich über die ersten Anlagen der Elemente des Handskelets nichts erfahren. Beim kleinsten Exemplare sind dieselben bereits in Vollzahl und in von den definitiven Verhältnissen wenig abweichender Stellung vorhanden [1]).

Die Zusammensetzung des Carpus und die Gestalt seiner einzelnen Knorpelstücke erinnert an den vorher beschriebenen Carpus von *Phascolarctus*. Es ist aber ein wohl entwickeltes Semilunare da, dessen Beziehungen zum Scaphoid von besonderem Interesse sind, wie im vergleichenden Abschnitt dieser Arbeit dargelegt werden soll. Ich verweise auf das daselbst folgende Textbild (p. 396, Fig. 9). Im jüngsten Exemplar sind alle Carpus-Knorpel von einander getrennt; später treten Capitatum und Hamatum in vorübergehende knorpelige Verbindung, welche aber nur kurze Zeit besteht.

Es bleibt mir übrig, die Genese und die Beziehungen der sog. Randknochen an der radialen Seite der Hand festzustellen, welche hier ein besonderes Interesse beanspruchen, denn unter den mir bekannten Beutelthieren ist *Didelphys* allein durch den Besitz zweier solcher Knochen an der Hand ausgezeichnet.

Vom distalen Randknochen, den wir Praepollex nennen können, gibt Carlsson (91, p. 5) an, dass er beim erwachsenen Thier mit dem Multangulare majus gelenkt und durch Ligament mit Metacarpale I vereinigt ist. Bei allen meinen grösseren Beuteljungen finde ich die Beziehungen des entsprechenden Knorpels etwas verschieden: das proximale Ende des Praepollex-Knorpels ist in einem Ligament eingebettet, welches den Radius mit Scaphoid und Multangulare majus verbindet, und liegt dem Scaphoid am nächsten an. Fortsetzungen der Gelenkspalten, welche das Scaphoid vom Multangulare majus und vom Radius trennen, schieben sich auch theilweise zwischen Scaphoid und Praepollex. Das proximale Ende des letzteren liegt also im Niveau des Scaphoids und ist eigentlich mit ihm ligamentös verbunden (vergl. Fig. 47—49); das distale Ende erstreckt sich bogenförmig und dem Metacarpale I mehr oder minder parallel weiter (Textbild Fig. 12 A, p. 397); der ganze Knorpel bildet eine breite Platte, welche am Rande der Hand unter der Haut verläuft. Ihr Durchschnitt erscheint an einem 20 mm Exemplar 0,08 mm breit und erstreckt sich auf 20 Schnitte von 20 μ Dicke, also in etwa 0,40 mm Tiefe. An drei Schnitten, welche den dorsalen Rand des Knorpels treffen, finde ich eine Andeutung von Theilung desselben, welche weiter palmar verschwindet. Die topographischen Verhältnisse sind an jüngeren Stadien die gleichen, aber es sind weder Bänder noch Gelenkspalten erkennbar, und der Praepollex steht auf einer indifferenteren Stufe der histologischen Differenzirung als die übrigen Knorpel des Handskelets.

Der proximale Randknorpel bildet an grösseren Beuteljungen, von 20 mm an, ein kleines Knorpelstück (vergl. Fig. 47—49). Es liegt in einer dicken Masse von straffem Bindegewebe eingebettet, welches den palmaren Abschnitt der distalen Endfläche des Radius fortsetzt. Es reicht aber etwas weiter palmar

1) Lebouco (84, p. 75) giebt an, bei *Didelphys* in der Gestalt des Scaphoids Spuren der früheren Trennung eines Centrale gefunden zu haben. Aehnliches hat auch Baur (85) beobachtet. In der äusseren Form finde auch ich einen dorsal und ulnar gerichteten Fortsatz, der sich darauf beziehen lässt, aber an und für sich wenig beweist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als der Radius. Diese Verhältnisse bleiben bis zum grössten untersuchten Exemplar die gleichen. Auf jüngeren Stadien fand ich keine Spur des Knorpels.

Während der distale Randknochen sich in jeder Beziehung wie ein echter Praepollex verhält, ist der proximale ein ganz eigenthümliches Gebilde, welches ich von keinem anderen Thier kenne. Ich betrachte es als eine besondere Differenzirung auf Kosten der den Radius palmar und distal fortsetzenden straffen Wand der Gelenkkapsel für die Articulatio radio-carpalis.

Tarsus. — Ueber die Entwickelung der hinteren Extremität erlangte ich an *Didelphys* ziemlich vollständige Resultate, die bereits zum Theil in einer vorläufigen Mittheilung (Emery 95) erschienen sind.

Zum Ausgangspunkt meiner Darstellung wähle ich das Stadium von 12 mm. Die Elemente des Fussskelets sind bereits alle als junger Knorpel vorhanden und nur noch durch schmale Zonen von indifferentem Bildungsgewebe getrennt; aber die Umrisse der einzelnen Stücke sind noch abgerundet und ihre Fortsätze nicht ausgebildet. Tibia, Fibula und Calcaneum sind in der histologischen Differenzirung am weitesten vorgeschritten. Das ganze Skelet des Unterschenkels und des Fusses ist noch flächenhaft ausgebreitet, so dass auf einem Schnitt fast alle Bestandtheile desselben zugleich getroffen werden können (vergl. Fig. 30, 31). Nur der Praehallux steht noch im Zustand einer indifferenten Anlage. Die Tuberositas calcanei ist mit dem Corpus calcanei breit verbunden und in Zusammenhang mit letzterem grösstentheils bereits verknorpelt.

Von besonderem Interesse ist der Nachweis getrennter Anlagen für Tarsale 4 und 5 (Fig. 30, 31), wie ich constant finde. Der Fuss besitzt also 5 getrennte Tarsalia in der distalen Reihe, wovon die zwei ulnaren später zur Bildung des Cuboids verschmelzen. An einem linken Fuss desselben Stadiums zeigt auch das Naviculare eine Andeutung von ursprünglicher Duplicität, indem unter der Basis des Mesocuneiforme ein Streif von dichter gestellten Zellen zwischen je einem Einschnitt am proximalen und distalen Rand auf allen Schnitten das Naviculare in zwei Abschnitte theilt (Fig. 30). Nehmen wir an, dass das Naviculare als Centrale tarsi zu betrachten sei, so wären derart bei *Didelphys* Spuren der Anwesenheit von zwei Centralia nachgewiesen. Die Bedeutung dieses Befundes wird erhöht durch das weiter unten zu beschreibende ähnliche Verhältniss bei *Aepyprymnus*.

Aber das fertige Naviculare von *Didelphys* enthält an seinem tibialen Rand noch ein anderes Element. Im Stadium, das uns jetzt beschäftigt, bemerkt man auf Schnitten an der bezeichneten Stelle (Fig. 32) eine wolkige Fortsetzung der Naviculare-Anlage, welche um den Talus herum gegen den Malleolus tibiae umbiegt und letzteren erreicht. Auf einem anderen, weiter plantar geführten Schnitt (Fig. 33), welcher das knorpelige Naviculare nicht mehr trifft, ist jene Anlage grösser und ihr Zusammenhang mit der Tibia deutlicher. Diese Anlage verknorpelt nachträglich vom Naviculare aus und bildet auf weiter entwickelten Stadien den tibial, plantar und proximal gerichteten hakenförmigen Fortsatz (Tuberositas medialis) des Naviculare. Sie ist offenbar der oben beschriebenen gleich gelagerten, aber viel unabhängigeren Bildung von *Phascolarctus* homolog, entspricht also gleichfalls einem Tibiale[1]).

Auf dem noch jüngeren Stadium von 9 mm ist die Tibiale-Anlage grösser und ihre Beziehungen zur Tibia viel deutlicher auf einem Schnitt darzustellen (Fig. 29). Was ich aber hier besonders hervorheben will, ist, dass das Verhältniss dieser Anlage zum Praehallux ganz dem in der Hand zwischen Scaphoid und

1) In meiner vorläufigen Mittheilung (95) habe ich von der Tibiale-Anlage eine nicht ganz richtige Darstellung gegeben, indem ich ihre Beziehung zur Bildung der Tuberos. nav. med. verkannte. Dieselbe wurde mir erst später durch die Vergleichung mit *Phascolarctus* klar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Praepollex waltenden entspricht. Der Praehallux steht hier ursprünglich mit dem Tibiale in Berührung; aber dieses Verhältniss wird dadurch verändert, dass das Tibiale im Laufe der Ontogenese im Wachsthum relativ zu den benachbarten Theilen zurückbleibt. — In diesem Stadium war auch die doppelte Anlage des Cuboids nachweisbar; die Centralia waren zu wenig differenzirt, um die Einfachheit oder Doppeltheit ihrer Anlage klar zur zeigen. Leider konnte ich von diesem Präparat keine gute Färbung bekommen, was dem Studium der Anlagen zu Schaden kam.

Weiter entwickelte Exemplare habe ich bis zum Stadium von 70 mm (von der Schnauze zur Schwanzbasis gemessen) auf Schnitten untersucht. Im Stadium von 17 mm Scheitelsteisslänge beginnt die Verknöcherung der Metatarsalia, und die Gelenkbildung ist bereits ziemlich weit fortgeschritten. Ich will nur hervorheben, dass, obschon Naviculare und Tibia einander nicht berühren, doch zwischen ihnen eine scharf ausgebildete Gelenkspalte entsteht; letztere hängt zusammen mit einer grossen Gelenkspalte, welche den Talus von Tibia und Naviculare scheidet. Dichtes Bindegewebe überzieht die einander gegenüberliegenden Flächen der Tibia und des Naviculare und bildet die Wand der Gelenkspalte, welche also zwischen den beide Knochen bedeckenden Sehnenschichten liegt (Fig. 34).

Der ausgebildete Praehallux bildet etwa wie der Praepollex in der Hand eine zur Fusssohle schief gestellte Knorpelplatte (Textbild Fig. 13 A, p. 397): Seine Basis ist an eine Bandmasse befestigt, welche den tibialen Malleolus mit Naviculare und Entocuneiforme verbindet (Fig. 34); aber unter der Basis des Praehallux finde ich auf einigen Schnitten eine deutliche Spalte, welche als Gelenkhöhle angesehen werden dürfte.

An keinem meiner Präparate konnte ich Andeutungen von der Existenz zweier getrennter Stücke des Praehallux finden, wie sie Coues bei *D. virginiana* gefunden haben soll. — Ebensowenig traf ich in den untersuchten Stadien ein Trigonum tarsi.

Dasyurus hallucatus.

Von diesem australischen Polyprotodonten bekam ich zwei Stadien von 19 und 40 mm. In ihrem Extremitätenskelet schliesst er sich zunächst *Didelphys* an. Ich werde deswegen hauptsächlich die Unterschiede hervorheben. Merkwürdigerweise bleibt bei *Dasyurus* die Entwickelung des Fusses gegen die der Hand nicht so bedeutend zurück wie bei anderen Beutelthieren. Im jüngeren Stadium hat die Verknöcherung des Metacarpus und Metatarsus begonnen; im älteren hat sie bereits die Phalangen angegriffen.

Carpus. — Die Hand ist schmaler, der Carpus nicht so kurz wie bei *Didelphys*, das Lunatum im Verhältniss zu den übrigen Stücken kleiner. Es giebt kein Homologon des proximalen Randknochens. Der Praepollex ist schwach und bildet eine dünne Platte, welche auf die palmare Fläche des Daumens umgebogen ist; in den von mir untersuchten Stadien hängt er mit dem Scaphoid und Multangulare majus nur durch lockeres Bindegewebe zusammen (man vergleiche das Textbild Fig. 12 B., auf p. 397).

Tarsus. — Auch der Fuss ist schmaler und der Tarsus gestreckter als bei *Didelphys*; das Naviculare ist massiv, mit einem proximal-tibialen Fortsatz, dessen Verhältnisse zum Talus und zur Tibia die gleichen sind wie bei *Didelphys*. Der Praehallux ist schmal und verläuft zuerst dem Entocuneiforme parallel, krümmt sich dann zur Planta, der Hautfläche folgend. Er ist mit dem Tarsus nur durch Bindegewebe lose verbunden, hängt aber weder mit Sehnen noch mit Ligamenten zusammen (vergl. das Textbild Fig. 13 B auf p. 397.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein wohl ausgebildetes Trigonum ist vorhanden und im jüngeren Stadium verhältnissmässig grösser als im älteren. Das Metatarsale 5 trägt am proximalen Ende einen auffallend langen, dem fibularen Rande des Fusses parallen Fortsatz.

Die hintere Extremität eines kleinen (9 mm) Beuteljungen von *Phascologale penicillata* schliesst sich an die jüngeren Exemplare von *Didelphys* an und bot nichts besonders Interessantes.

Perameles obesula.

Untersucht wurden Beutelstadien von 13 $^1/_2$, 16, 21, 22, 30, 40 und 50 mm Scheitelsteisslänge.

Carpus. — Der Carpus von *Perameles* gewinnt ein ganz besonderes Gepräge durch die Gestalt und Grösse des als „Lunatum" zu bezeichnenden Stückes. Verfolgen wir diesen Knorpel vom Handrücken zur Vola auf einer Serie von Flächenschnitten, welche etwas schief gerichtet sind, sodass der radiale Rand zuerst getroffen wird (Fig. 15—17, Stadium von 22 mm), so erscheint die Gelenkfläche des Radius zuerst mit zwei ziemlich gleichen Skeletstücken, dem Scaphoid und Lunatum, articulirend. Weiter volarwärts nimmt der Durchschnitt des Scaphoids etwas ab und rückt nach dem radialen Rand der Extremität, was auch aus seinem Verhältniss zum Carpale 1 auf den Figuren erscheint. Das Lunatum streckt sich dagegen in transversaler Richtung allmählich aus, sein ulnarer Theil wird dabei kürzer, während das radiale Ende etwas höher wird und distal in Form eines abgerundeten Fortsatzes vorspringt. Auf diesem Fortsatz sitzt das Carpale des 3. Fingers, welches in allen Schnitten eine mehr oder weniger viereckige Form aufweist und an die gewöhnliche Gestalt eines „Capitatum" durchaus nicht erinnert. Die Stelle des Kopfes des menschlichen Capitatum wird bei *Perameles* durch den volar-distalen Fortsatz des Lunatum eingenommen. Vergleichen wir das Handskelet von *Perameles* mit dem auf den anderen Bildern derselben Tafel dargestellten Carpus von *Phascolarctus* und *Petaurus*, so wird Jedermann beim ersten Blick zu dem Gedanken kommen, dass genannter Fortsatz das Homologon des proximalen Endes des Capitatum ist. Ich glaube, dass in der That dem so ist, und erblicke in diesem Verhältniss einen indirecten Beweis, dass der Kopf des Capitatum einem besonderen Element des Carpus entspricht, d. h. einem Centrale 2, welches bei *Perameles* nicht mit Carpale 3, sondern mit dem Intermedium sich verbunden hat. Leider gelang es mir nicht, einen ontogenetischen Beweis für die zusammengesetzte Natur des Lunatum von *Perameles* zu finden, denn in den jüngsten mir zur Verfügung stehenden Stadien war die beschriebene Bildung des Carpus bereits erreicht, mit dem einzigen bedeutenderen Unterschied, dass die einzelnen Stücke noch durch Bildungsgewebe verbunden waren und die Gelenkbildung noch nicht begonnen hatte [1]).

Die übrigen Elemente des Carpus bieten nichts Bemerkenswerthes dar. Es ist bei *Perameles* keine Spur von Praepollex vorhanden.

Die Verknöcherung des Metacarpus beginnt im 22 mm Stadium; bei 30 mm Körperlänge sind die Diaphysen der Metacarpalia schon knöchern, und die erste Phalanx hat einen Knochenring bekommen.

Tarsus. — Im 13 $^1/_2$ mm Stadium (Fig. 37, 38) sind alle typischen Skeletstücke des Fusses angelegt, aber noch stark abgerundet und durch breite Streifen von Bildungsgewebe getrennt. Das Cuboid ist einheitlich angelegt; das Naviculare hat die in jungen Stadien gewöhnliche viereckige Form und zeigt nur eine leise Andeutung eines weiter unten zu beschreibenden Fortsatzes an seinem proximal-fibularen Winkel; eine Tibiale-Anlage ist ziemlich undeutlich. Calcaneum und Talus hängen proximal zusammen durch

1) Baur (85 b) hat in einem Beuteljungen von *Perameles lagotis* ein mit dem Scaphoid verschmolzenes Centrale erkannt; es entspricht offenbar einem Centrale 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine noch ziemlich indifferente Anlage, aus welcher ein proximal gerichteter Fortsatz des Talus wird. Die Anlagen der zwei proximalen Fusswurzelknochen bilden also in diesem Stadium noch die typische Gabel, welche dem normalen Verhalten von Intermedium und Fibulare des Urodelen-Fusses entspricht. Der ganze Fuss ist noch flach ausgebreitet, so dass alle 5 Zehen noch von einem Schnitt der Länge nach getroffen werden können. Die Anisodaktylie und Syndaktylie sind noch wenig ausgesprochen. Es tritt hier eine Erscheinung auf, die in geringerem Grad auch bei anderen Arten beobachtet werden kann (z. B. beim *Aepyprymnus*-Embryo von 13 $^1/_2$ mm, Fig. 58), nämlich, dass die bereits ausgebildeten Zehen von einer Epidermismasse umgeben und zusammengekittet sind, wodurch die ganze Extremität die Form einer platten Flosse bekommt. Man könnte bei Betrachtung einer solchen Extremität zu dem Gedanken kommen, dass die Zehen aus einer formlosen Anlage durch das hineinwuchernde Epithel herausgeschnitten würden.

Im 21 und 22 mm Stadium treten dem fertigen Zustand bereits ähnlichere Verhältnisse auf, indem der distale Theil des Tarsus und der Metatarsus sich zu einem transversalen Bogen wölben und eine plantare Längsrinne bilden; die 4. Zehe wird allmählich immer deutlicher stärker als die anderen; das Tarsale 2 wird dorsal verschoben und bleibt von den drei Cuneiformia das kleinste, ein Verhältniss, welches bei den Macropodiden noch in höherem Grade erscheint. Das Naviculare ist noch kurz und breit, entbehrt einer ausgebildeten Tuberositas medialis, bietet aber an seinem fibularen Ende einen Fortsatz (vergl. Fig. 44), welcher sich zwischen Cuboid und Talus gegen das Calcaneum erstreckt. Die morphologische Bedeutung dieses Fortsatzes ist mir nicht ganz klar geworden: bei *Didelphys* (Fig. 30, 31) kommt das Naviculare hinter dem Cuboid mit dem Calcaneum in Berührung; ein ähnliches Verhältniss habe ich auch von *Aepyprymnus*-Embryonen abgebildet (Fig. 59 und 61). Hier entspricht der fibulare Fortsatz des Naviculare dem Centrale 2.

In weiteren Stadien wird die Anisodaktylie und Syndaktylie immer ausgesprochener; die 4. Zehe wird immer stärker, der Tarsus allmählich etwas schmäler und gestreckter, und die im vorigen Stadium angebahnte Gelenkbildung schreitet weiter fort.

Zugleich beginnt die Bildung der eigenthümlichen Plantarknochen. Diese entstehen als discrete Knorpelstücke, in Verbindung mit dem proximalen Kopf der Metatarsalia und mit dem System der noch indifferenten tiefen Plantarligamente; sie dienen, wie später deutlicher zu sehen ist, den Mm. contrahentes der 4. und 5. Zehe zum Ursprung. Solcher Knochen besitzt *Perameles* zwei; im Erwachsenen sind beide ossificirt und sitzen an der plantaren Fläche der Metatarsalia 4 und 5, ungefähr in der Stellung, wie ich sie vom 50 mm Beuteljungen abgebildet habe (Fig. 46). Ein jeder dieser Knochen ist mit dem betreffenden Metatarsale durch ein besonderes Gelenk verbunden. Der mehr tibial gelegene (unter Metatarsale 4 eingelenkte) steht proximal mit dem Cuboid in ligamentöser Verbindung, der fibular gelegene (mit Metatarsale 5 articulirende) ausserdem durch ein starkes Ligament mit der Tuberositas calcanei. Dieses Ligament ist ein differenzirter Abschnitt des Lig. plantare longum, welcher in zwei Schichten zerfällt: die oberflächlichere heftet sich distal an den proximal-lateralen Fortsatz des Metatarsale 5; die tiefere dagegen mit dem distalen Rand des Cuboids (die Scheide für die Peronaeus longus-Sehne überbrückend) und mit dem fibularen Plantarknochen. Der fibulare Plantarknochen erscheint bereits im 30 mm Stadium (Fig. 39—42, Schnittbilder, und deren Combination auf Fig. 43), der andere erst im 40 mm Stadium als Knorpelstücke, welche in unmittelbarer Beziehung zum betreffenden Metatarsale stehen und von demselben nur durch eine dünne Schicht von indifferentem Bildungsgewebe getrennt sind. Im 50 mm Stadium ist zwischen dem fibularen Knorpel und Metatarsale 5 bereits eine Gelenkspalte angelegt; die Beziehungen zum Ursprung der Mm. contrahentes werden deutlich erkennbar, wie auf Fig. 45 zu sehen: von jedem Plantarknorpel entspringen distal sehnige Fortsätze, welche sich zwischen die Köpfe der Muskeln hineinschieben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Verknöcherung des Metatarsale 4 finde ich erst im 30 mm Stadium angebahnt; im 50 mm Exemplar ist bereits im Calcaneum Verknöcherung eingetreten, aber sonst in keinem anderen Stück des Tarsus.

Aepyprymnus rufescens; Betongia cuniculus; Macropus giganteus.

Von ersterem dieser Vertreter der pflanzenfressenden springenden Beutelthiere konnte ich sowohl sehr junge Stadien, Embryonen von $9^1/_2$, $13^1/_2$ und $14^1/_2$ mm, als ausgebildetere Beuteljungen von 34 bis 52 mm Scheitelsteisslänge untersuchen; ausserdem die Füsse eines fast ausgetragenen Exemplars; von *Betongia* drei ältere Stadien von 38, 50 und 60 mm (Maass von der Schnauze zur Schwanzbasis). Das einzige mir vorliegende Beuteljunge von *Macropus* hat eine Scheitelsteisslänge von 29 mm.

Carpus. — In älteren Stadien sind im Carpus, abgesehen vom Praepollex, sieben Stücke vorhanden; ein freies Lunatum fehlt. Im 38 mm Jungen von *Betongia* (Fig. 68) finde ich aber, dass eine deutliche, aber nicht durchgehende Naht an der volaren Seite ein Stück vom ulnaren Ende des Scaphoids abtrennt; in anderen Präparaten finde ich keine Spur einer solchen Trennung. Ich vermuthe, dass jenes abgetrennte Stück dem Lunatum entspricht, und betrachte deswegen den proximal-radialen Knochen von *Betongia* als ein Scapho-lunatum.

Ob das Gleiche auch für die übrigen Macropodiden gilt, konnte ich nicht feststellen. In den Beutelstadien von *Macropus* und *Aepyprymnus* bildet das radial-proximale Element des Carpus ein einheitliches Stück, ohne Spur früherer Zusammensetzung. Im $9^1/_2$ mm Embryo finde ich dagegen zwischen Radius, Scaphoid, Uncinatum und Triquetrum einen quer-viereckigen Raum, in welchem eine dunkle Anhäufung von Kernen, das Scaphoid ulnar verlängernd, sich ertreckt (Fig. 67). Ich möchte dieses Gebilde als rudimentäre Anlage des Lunatum ansehen. Von dieser Anlage finde ich in den $13^1/_2$ und $14^1/_2$ mm Exemplaren nur einen sehr kleinen nicht verknorpelnden Rest. Da zwischen diesem Stadium und dem weiter folgenden (Beuteljunges von 34 mm) eine bedeutende Lücke besteht, so bleibt es fraglich, ob dieser Rest später knorpelig wird oder nicht. Es ist auch denkbar, dass die rudimentäre Anlage des Lunatum keinen selbständigen Knorpelkern bilde, sondern vom Scaphoid aus verknorpele oder später zu ligamentösen Bildungen werde. Wegen der sonstigen Aehnlichkeit mit *Betongia* halte ich es für wahrscheinlich, dass das radial-proximale Carpale von *Macropus* und *Aepyprymnus* ein Scapho-lunatum darstellt.

Der Praepollex ist im $14^1/_2$ mm Embryo von *Aepyprymnus* kaum angelegt: in weiter ausgebildeten Stadien dieses Thieres sowie von *Betongia* ist er am Scaphoid, volar vom Multangulare majus, ligamentös angeheftet; sein basales Ende ist dicker; weiter krümmt sich der Knorpel zu einer radial und volar vom Metacarpale 1, ihm subparallel ziehenden, länglichen, platten Spange (vergl. Textbild Fig. 12 C); sein Ende reicht über die Hälfte des Metacarpus. Im Beuteljungen von *Macropus* war nur eine Anhäufung von Kernen als Anlage des Praepollex zu erkennen.

Tarsus. — Die drei Embryonalstadien von *Aepyprymnus* lassen die erste Anlage des Fussskelets und seine morphologische Zusammensetzung sehr vollkommen erkennen.

Im jüngsten Exemplar ($9^1/_2$ mm) ist noch keine deutliche Anlage der einzelnen Skeletstücke erkennbar. Der Fuss hat die Form einer unregelmässigen Platte, deren vorragendere Ecke der 4. Zehe entspricht. Auf Schnitten (Fig. 57) sind darin die Anlagen von sechs Skeletstrahlen als dunkle Streifen erkennbar: der dickste und längste entspricht der 4. Zehe; fibular von ihm liegt der wenig schwächere 5. Strahl; tibial erscheinen noch vier weitere Strahlen. Dass davon die zwei der 4. Zehe nächst liegenden den beiden dünnen Zehen 3 und 2 entsprechen, unterliegt keinem Zweifel. Die beiden weiter pro-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ximal und tibial gelegenen möchte ich dem rudimentären Hallux und dem fehlenden Praehallux zuschreiben. Eine Deutung der in der Region des Carpus sichtbaren, wolkigen, dunklen Flecken habe ich nicht versucht. Wir finden dieselben in folgenden Stadien zu erkennbaren Anlagen geworden wieder.

Im 13 $^1/_2$ mm Stadium treten im Fuss die vier bleibenden Zehen deutlich hervor (Fig. 58): die 4. ist nur wenig länger als die 2. und 3., aber bedeutend mächtiger, ebenso sein Metatarsale. Knorpelig ist im Tarsus eigentlich nur ein Theil des Calcaneums; der Talus steht im Beginn der histologischen Differenzirung; die übrigen Stücke sind nur noch durch indifferente Anlagen vertreten.

Auf Fig. 59 ist ein sehr glücklich ausgefallener Schnitt abgebildet. Rechts unten erscheint das Ende der knorpeligen Tibia, umgeben von einer dicken Zone von indifferentem Mesoderm; weiter oben und links, als schief gestelltes Oval, der Talus, in Berührung mit dem Lumen der Arteria perforans mesopodii; links von diesem Lumen das zum Theil knorpelige Calcaneum. Um das distale Ende des auf Grund seiner Beziehung zur Arteria perforans als Intermedium zu deutenden Talus sind drei dunkle Zellenanhäufungen vorhanden. Die proximal und tibial (rechts) gelegene betrachte ich als Anlage eines Tibiale, die beiden anderen als zwei Centralia; letztere bilden später zusammen das Naviculare. In der distalen Reihe liegen fünf discrete Anlagen für die Tarsalia; also für das Cuboideum eine doppelte Anlage. Vom Praehallux konnte ich in diesem Stadium sowie in allen weiteren keine Spur erkennen.

Im darauf folgenden 14 $^1/_2$ mm Stadium sind die erwähnten Anlagen noch getrennt und bereits mehr oder weniger vollkommen verknorpelt (Fig. 60). — Wir erkennen sie leicht am Fig. 61 abgebildeten Schnitt, mit Ausnahme der Tibiale-Anlage; von den zwei Centralia ist aber das fibular gelegene viel kleiner als das andere, welches sich in die Quere gezogen hat. Der Metatarsus und das Skelet der Finger sind in Verknorpelung begriffen; alle Knorpel sind noch undeutlich begrenzt und durch breite Zonen von indifferentem Bildungsgewebe von einander getrennt. An einem weiter plantar geführten Schnitt (Fig. 62) erstreckt sich der Tibiaknorpel mit einem langen Malleolarfortsatz weit distal bis ins Niveau des distalen Endes des Talus, d. h. zur Stelle wo sich im vorigen Stadium die Tibiale-Anlage vorfand. Dem Ende des Malleolus aufsitzend, aber von demselben noch getrennt, erscheint ein kleiner Haufen von Zellen, welcher sich in Bezug auf die darin enthaltenen Zellen und Zwischensubstanz so verhält wie die benachbarten Knorpelanlagen. Ich erblicke darin einen Rest der rudimentär gewordenen Tibiale-Anlage. Was aus ihr am Ende wird, ob sie mit dem Malleolus verschmilzt oder, was ich für wahrscheinlicher halte, gänzlich schwindet, konnte ich wegen der bereits hervorgehobenen grossen Lücke in der Stadienreihe nicht entscheiden. Ich glaube nicht, dass sie irgendwie an der Bildung des Naviculare theilnehme.

Während die vier letzten Zehen bereits die volle Gliederung ihres Skelets erkennen lassen, ist der Hallux-Strahl nur durch einen länglichen Knorpel vertreten, welcher wegen seiner Beziehungen zu den übrigen Skeletstücken als Entocuneiforme zu betrachten wäre; aber dieser Knorpel erstreckt sich in die Region des Metatarsus hinein, und es bleibt mir fraglich, ob er nicht eher als ein Tarso-metatarsale betrachtet werden sollte. Einen ähnlichen Fall bietet die Hand des Schweines dar, wo das als Multangulare majus bezeichnete Stück mit grosser Wahrscheinlichkeit kein einfaches Carpale, sondern ein Carpo-metacarpale darstellt. Ich habe diese Frage gelegentlich der Beschreibung eines eigenthümlichen Falles von Hyperdaktylie an der Hand eines Schweineembryos discutirt (92 a, p. 679 ff.) und verweise auf die darauf bezügliche Abhandlung.

Tarsale 2 liegt im 14 $^1/_2$ mm Embryo von *Aepyprymnus* noch in einer Reihe mit Tarsale 1 und 3; alle drei sind an ihrem basalen Ende vom transversal gelagerten Naviculare gleich entfernt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In den Beutelstadien von Macropodiden, die ich untersuchen konnte, hat der Fuss mehr oder weniger seine definitive Structur erlangt. Im *Macropus* von 29 mm und im jüngeren Stadium von *Betongia* ist er noch kurz und plump, besonders der Metatarsus wächst aber von jetzt an tüchtig in die Länge: dadurch wird der Fuss immer schmaler und schlanker und nähert sich immer mehr seiner definitiven Gestalt. Mit der Verlängerung des Fusses schreitet die Bildung des Tarsus-Gewölbes fort: das Tarsale 2 wird dabei dorsal und distal verschoben und articulirt nicht mit dem Naviculare. Im jüngeren Stadium von *Betongia* und noch deutlicher im *Macropus*-Jungen liegt es zwischen den Tarsalia 1 und 3 eingekeilt; in weiteren Stadien von *Betongia* und *Aepyprymnus* findet es sich dorsal vom Tarsale 1, mit ihm ligamentös verbunden. Das kleine Mesocuneiforme (resp. die zu ihm gehörige 2. Zehe) wird also nicht mehr vom Naviculare, sondern vom Entocuneiforme getragen.

Ich will mich nun besonders mit der Entwickelung der Plantarknochen resp. -knorpel befassen und schildere dieselbe besonders an *Betongia*, wovon mir eine vollständige Reihe von Stadien vorliegt. *Aepyprymnus*, *Betongia* und *Macropus* besitzen in den untersuchten Beutelstadien ein Knorpelstück, welches sich in seinen Verhältnissen zum 4. Metatarsale, sowie zu den Mm. contrahentes dieser Zehe so verhält, wie der mediale Plantarknochen von *Perameles*, aber in Bezug auf seine Verbindung mit den Ligamenten der Fusssohle (untersucht besonders bei *Aepyprymnus*) bedeutend abweicht. Aus Gründen, welche im vergleichenden Abschnitt dieser Schrift ausführlicher behandelt werden sollen, glaube ich, dass die Aehnlichkeit der Plantarknochen der Macropodiden und Perameliden mehr auf gleichartige Anpassung als auf Homologie beruht.

Die erste Anlage des Plantarknorpels finde ich beim jüngeren *Betongia*-Exemplar in Form eines Haufens von dichtem Bildungsgewebe, welcher der plantaren Fläche des Metatarsale 4 anliegt (Fig. 63) und mit der noch indifferenten Schicht, welche den Metatarsalknorpel umgiebt, zusammenhängt. In einem weiteren Stadium ist diese Cartilago plantaris bereits verknorpelt, aber noch nicht von der Grenzschicht des Metatarsale getrennt. Der auf Fig. 65 abgebildete Schnitt ist besonders günstig ausgefallen und zeigt die topographischen Verhältnisse zu den übrigen Theilen des Fussskelets und zu den Mm. contrahentes besonders schön. Im ältesten Stadium, was ich untersuchte (Fig. 66), ist der Plantarknorpel wie alle Stücke des Fussskelets scharf begrenzt: die Gelenkspalten sind überall ausgebildet, und eine solche trennt den Plantarknorpel vom über ihm liegenden Metatarsale. Ich betrachte dieses Verhältniss als dem definitiven Zustand entsprechend.

Im Fuss des Beuteljungen von *Macropus* finde ich ein bereits knorpeliges Stück plantar vom Metatarsale 4. In Beziehung auf dieses Stück hält dieses Stadium die Mitte zwischen den zwei jüngeren Exemplaren von *Betongia*. — Die Beuteljungen vom *Aepyprymnus* schliessen sich den vorgerückten Stadien von *Betongia* an.

Am Fuss eines fast ausgetragenen Beuteljungen von *Aepyprymnus* ist der Plantarknorpel proximal durch ein starkes Ligament mit dem Sustentaculum tali verbunden. Proximal von der Scheide für die Peronaeus longus-Sehne liegt an jenem Ligament ein kleineres Knorpelstück, welches dem Ectocuneiforme aufliegt und mit demselben durch Gelenk verbunden ist. — Im 52 mm langen Beuteljungen finde ich auf Schnitten im Ligament einen entsprechend gelagerten Zellenhaufen, den ich als Anlage des kleineren Knorpels betrachte; es liegt dicht am Cuboid, mit welchem das Ligament in diesem Stadium noch in Verbindung steht.

Herr Dr. Eggeling, welcher die Güte hatte, ein grösseres, 31 cm langes Exemplar derselben Art für mich zu untersuchen, schreibt mir, dass er meine Anfgaben bestätigt findet: beide plantare Knorpel waren nicht verknöchert. Es ist fraglich, ob sie in dieser Art zu Knochen werden. Einen Plantarknochen erwähnt Flower von *Macropus*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vergleichende Betrachtungen.

Ueber accessorische Skeletstücke und Sesambeine.

Vor allem muss hier die Frage aufgestellt und beantwortet werden, ob es überhaupt Skeletstücke giebt, die als „accessorische" oder „überzählige" bezeichnet werden dürfen. Unter diesem Namen möchte ich solche Bestandtheile des Skelets verstehen, welche im primitiven Extremitäten-Skelet der Stapediferen nicht enthalten waren und auch nicht von primitiven Bestandtheilen desselben abgespaltet wurden, sondern erst später, im Laufe der Phylogenese neu entstanden und dem normalen Skeletsystem einzelner Klassen, oder untergeordneter Gruppen einverleibt worden sind.

Ich glaube, dass accessorische Skeletstücke angenommen werden müssen. Zuerst ist theoretisch nichts dagegen einzuwenden, dass irgendwo, besonders in der Nähe der bestehenden, altvererbten Knochen und Knorpel, innerhalb der fibrösen Masse von Sehnen und Ligamenten neue Knorpelkerne entstehen. Sehr wichtig und interessant sind in dieser Beziehung die Resultate der pathologischen Anatomie und der experimentellen Pathologie. — In der Nachbarschaft der Gelenke können vom Rande des Knorpels, vom Periost und auch von der Gelenkkapsel aus verschiedenartige Knorpelneubildungen entstehen. Solche sind besonders bei Arthritis deformans häufig und von sehr mannigfaltiger Form; sie können gestielt oder sessil, sogar in Gestalt von platten, in der Wand der Gelenkkapsel eingebetteten Gebilden auftreten[1]). Es ist ja sogar festgestellt, dass das Periost solcher Knochen, die nicht knorpelig vorgebildet werden, im Stande ist, unter bestimmten Bedingungen Knorpel zu produciren[2]). Warum sollten denn nicht ähnlicher Weise neue Knorpel in unmittelbarer Nähe des Perichondriums embryonaler Skeletgebilde oder in der Wand der Gelenkkapseln entstehen können und auf die Nachkommenschaft vererbt werden? Gedenken wir doch, dass die Skeletanlage in den Extremitäten ursprünglich eine einheitliche Masse von indifferentem Bildungsgewebe darstellt, in welcher nach und nach die einzelnen Knorpelstücke durch histologische Differenzirung auftreten. Neue Stücke dürften aus der indifferenten Anlage, entweder von Hause aus getrennt, als Anomalien entstanden und hereditär geworden sein, oder zuerst als Anhänge älterer Knorpelstücke gebildet, die in späteren Generationen davon getrennt wurden.

Bei einer derartigen Entstehung in der Phylogenese würde die Ontogenese solcher accessorischer, d. h. vor geringerer Zeit erschienener Stücke nicht wesentlich von der typischer, uralter Bestandtheile des Knorpelskelets abweichen. Ein sicheres Kriterium zur Unterscheidung typischer, primitiver Skeletstücke von neu entstandenen, sozusagen accessorischen wird sich also nicht aus der Entwickelungsgeschichte einer einzelnen Thierart ergeben, sondern hauptsächlich aus der Vergleichung sowohl ausgebildeter Formen als noch vielmehr ihrer verschiedenen Entwickelungsstadien mit einander ergeben.

Wir dürfen annehmen, dass solche Skeletbestandtheile, die nur bei einer einzelnen Gattung oder in einer Familie oder Familiengruppe existiren und sonst, selbst als Rudiment, nirgends erscheinen, einen neuen Erwerb der betreffenden systematischen Gruppe darstellen. — Dagegen gehören solche Elemente, die in allen Klassen der Stapediferen mit grösserer oder geringerer Häufigkeit wiederkehren, sehr wahrscheinlich

1) Vergl. VIRCHOW, Die krankhaften Geschwülste, Bd. 1, p. 454 ff., Berlin 1863.

2) Vergl. H. KOLLER, Ist das Periost bindegewebig vorgebildeter Knochen im Stande Knorpel zu bilden? in Arch. Entwickl. Mechanik, Bd. 3, p. 624—656, 1896, sowie die darauf folgenden Bemerkungen von Dr. HANAU.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zu den ältesten und durchaus typischen Elementen des Chiridiums [1]); sie sind keine accessorischen Stücke. — Zwischen beiden Reihen lässt sich eine mittlere Stufe aufstellen; sie begreift solche Gebilde, die einer ganzen Klasse eigen sind, aber ausserhalb derselben nicht vorkommen.

Demgemäss werde ich unter den in der Litteratur als accessorische Bestandtheile des Skelets bezeichneten Gebilden drei Gruppen unterscheiden:

a) solche echte accessorische Stücke, die nur bei einzelnen Gattungen oder Familien vorkommen;

b) solche, die für die ganze Klasse der Säugethiere typisch sind, aber zum ursprünglichen Skelet des Chiridiums sekundär zugekommen sind;

c) solche, die in allen oder den meisten Klassen der Stapediferen beobachtet worden sind und deswegen dem primitiven Chiridium angehören und mit Unrecht als accessorisch bezeichnet werden.

Ich werde nun versuchen, durch Discussion einzelner Beispiele, welche ich hauptsächlich den Beutelthieren entnehme, die dieser Eintheilung zu Grunde liegenden Anschauungen zu stützen und ihre Richtigkeit zu beweisen.

Zur ersten Reihe mögen von den hier bei Marsupialiern beschriebenen Gebilden zweierlei gerechnet werden: der proximale Randknochen der Hand von *Didelphys* und die Plantarknochen und Knorpel der springenden Gattungen *Perameles*, *Aepyprymnus*, *Betongia* etc.

Das distale Ende der Unterschenkel- und Unterarmknochen bietet bei jüngeren Entwickelungsstadien von Säugethieren auf Schnitten ein merkwürdiges Aussehen, dessen histologische Grundlage einer genaueren Untersuchung noch bedarf, aber leider an den von mir mehr zur Erkenntniss der Form- und Lagerungsverhältnisse angefertigten Präparaten nicht vorgenommen werden konnte. Es zeigt sich nämlich um den Gelenkkopf eine dicke Schicht, welche in der Verknorpelung nicht so weit vorgeschritten ist wie die mehr proximal gelegenen Theile, aber auch den Zustand der Indifferenz längst verlassen hat. Ziemlich lange persistirt dieses Verhältniss am Radius, wo genannte Schicht an gefärbten Präparaten durch einen dunkleren Streifen vom Rest des Knorpels abgegrenzt bleibt (man vergleiche meine Figg. 1—3, 7, 8, 9, 67). Diese Schicht verknorpelt am Ende vollständig in continuirlichem Zusammenhang mit der distalen Epiphyse; ihre Ränder gehen in die Wand der Gelenkkapsel und in die damit verbundenen Ligamente über. Am radial palmaren Rand ist der Ansatz der Gelenkkapsel am Radius stark verdickt und in dieser Verdickung entsteht bei *Didelphys* der proximale Randknochen der Hand; er steht also von seiner ersten Entstehung an zu der Kapsel des radiocarpalen Gelenks in engster Beziehung. Diese Verhältnisse sind auf Fig. 47—49 dargestellt. Ein ähnliches accessorisches Skeletstück ist bis jetzt von keinem anderen Thier bekannt.

Nicht minder interessante Beispiele von echten accessorischen Skeletstücken sind die Plantarknochen und Knorpel der springenden Beutelthiere. In den beiden systematisch weit entfernten Gattungen, in welchen ich ihre ersten Entwickelungsstadien verfolgen konnte, entstehen sie in unmittelbarer Berührung mit der indifferenten oberflächlichen Schicht (embryonales Perichondrium) jener Metatarsusknorpel, mit welchen sie später durch Gelenke oder Bänder verbunden bleiben.

Ebenso wichtig sind die Beziehungen der in Rede stehenden Skeletbestandtheile zu dem Ursprung der Mm. contrahentes der betreffenden Zehe und besonders zu den von ihnen proximal zum Calcaneum und zum Cuboid verlaufenden kräftigen Ligamenten, welche dem System des tief gelegenen Lig. plantare gehören. Das Verhalten jener Ligamente zu den accessorischen Stücken im ausgebildeten Zustand ist bei *Perameles* und *Aepyprymnus* ein so verschiedenes, wie aus der speciellen Beschreibung erhellt, dass wohl kaum angenommen werden dürfte, beide Einrichtungen seien gemeinsamen Ursprungs;

---

1) Ich schreibe hier Chiridium statt Chiropterygium; diese Aenderung wurde mir vor 3 Jahren von Herrn Prof. HATSCHEK mündlich vorgeschlagen; ob das Wort bereits irgendwo gedruckt worden sei, weiss ich nicht. Ebenso dürfte Pterygium statt Ichthyopterygium gebraucht werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

viel eher möchte ich vermuthen, dass sie ihre Aehnlichkeit einer convergenten Entwickelung in Folge von Adaptation an gleiche Funktion verdanken. Die späte Bildung des kleineren, proximal gelegenen, mit dem Tarsale 3 articulirenden Knorpels bei *Aepyprymnus* dürfte auch als ein Beweis für sein phylogenetisch geringes Alter betrachtet werden.

Diese plantaren Knorpel und knorpelig vorgebildeten Knochen sind echte accessorische Skeletstücke und gehören zur Reihe der syndesmo- resp. tenontogenen Sesambeine. Sie verdanken ihre Entstehung besonderen physiologischen Verhältnissen und, wie es scheint, der springenden Locomotionsweise. In der That sind auch andere springende Säugethiere im Besitz ähnlicher plantarer Skeletgebilde. So erwähnt Tornier (91, p. 182, 201) drei knöcherne Plantarsesamoide von *Dipus* und ähnliche Verknorpelungen bei Leporiden. Eine weitere vergleichende Untersuchung dieser Verhältnisse auf einer grösseren Anzahl von Gattungen und Arten wäre für den, welchem das nöthige Material zur Verfügung steht, ein dankbares Thema.

Wird aber für die eben besprochenen Skeletstücke angenommen, dass sie keinem typischen Element des Chiridiums entsprechen, sondern neu entstanden sind und von Ursprung aus als Sesambeine zu Bändern und Sehnen in Beziehung gestanden haben, so steht kein Hinderniss mehr im Wege, auch für andere Elemente, deren Ursprung sich nicht so deutlich nachweisen lässt, dass gleiche zu behaupten.

Dass dem so ist, wird die Untersuchung der Metacarpo- (resp. metatarso-) phalangealen Sesambeine ergeben, welche ich als Beispiel meiner zweiten Reihe wähle, da sie in allen Ordnungen der Säugethiere vorkommen, aber bis jetzt in keiner anderen Klasse der Vertebraten gefunden wurden.

Die Metacarpo-phalangealen Sesambeine (sowie die ihnen entsprechenden im Fussskelet) können als knorpelige Einlagerungen in der palmaren Wand der Gelenkkapsel betrachtet werden. Es lässt sich dieses sehr deutlich an Schnitten erkennen, welche einen Finger dorso-volar treffen, z. B. auf meinen Figg. 47—49 (Längsschnitte durch den Daumen von *Didelphys*). An Flächenschnitten lässt sich, wenn sie richtig orientirt sind, was nur durch einen glücklichen Zufall gelingt, dasselbe ebenso deutlich sehen: so z. B. auf Figg. 69—73, welche das metacarpo-phalangeale Gelenk am Mittelfinger von *Dasyurus* betreffen. In Fig. 69 sind erst die Sesamknorpel getroffen, die Gelenkkapsel noch unberührt. Der Schnitt Fig. 70 verläuft durch die Dicke der Gelenkwand, ohne die Kapsel zu öffnen. Auf Fig. 71 erscheinen die Sesamknorpel in je einer Längsbrücke vom Gewebe der Kapsel eingeschlossen; zwischen und seitlich von ihnen ist die Gelenkhöhle geöffnet. Auf Fig. 72 sind die Sesamknorpel verschwunden; es erscheinen dagegen drei Knorpelinseln, welche palmaren Vorsprüngen des Metacarpale gehören; zwischen denselben weist der Kopf des Metacarpale zwei Rinnen auf, in welche die Sesambeine eingreifen. Letzteres Verhältniss ist besonders deutlich auf einer Schnittserie zu sehen, die ich auf Fig. 53—56 abgebildet habe; sie betrifft die vierte Zehe von *Perameles*. Auf Fig. 54 sind beide Sesamknorpel und zugleich die drei Vorsprünge des Metatarsale durch den Schnitt getroffen worden. Die von Thilenius (95 a) abgebildeten Querschnitte zeigen die Verhältnisse der Sesambeine zur Gelenkkapsel, welche Verf. auch richtig anerkennt, nicht aber die zu Vorragungen des Kopfes des Metacarpale, was wohl davon abhängt, dass nur Präparate von Menschenembryonen abgebildet wurden.

Die Entwickelung der metacarpo-phalangealen Sesambeine wurde von Pfitzner (92) und ausführlicher von Thilenius (95 a) beim Menschen und einigen Thieren untersucht. Letzterer fand, dass diese Skeletstücke als isolirte Knorpelherde auftreten, was ich für alle Säugethiere, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, bestätigen kann. Ich muss aber ausdrücklich bemerken, dass diese Knorpel aus derselben gemein-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

samen Anlage entstehen, aus welcher auch die übrigen Skeletstücke und der ganze Gelenkapparat differenzirt werden. Wenn wir sie auf weiter vorgerückten Stadien untersuchen, so finden wir sie in ganz ähnlicher Beziehung zur Gelenkkapsel und zum proximalen Ende der Phalanx wie der sog. proximale Randknochen der *Didelphys*-Hand zur Kapsel des Handgelenkes und zum Radius (vergl. Fig. 47—49).

Ich stimme also mit Thilenius in Bezug auf die Beziehungen der metacarpo-phalangealen Sesambeine zur Gelenkkapsel vollkommen überein; bin mit ihm ebenso einverstanden in der Annahme, dass jene Stücke nicht in Folge von funktionellen Reizen von jedem Individuum erworben werden, sondern vererbte, recht alte Bestandtheile des Extremitätenskelets sind, welche bei den meisten Säugethieren constant und gut ausgebildet, beim Menschen rudimentär und mit Ausnahme des einen am Daumen normal vorkommenden im erwachsenen Zustand meist fehlen. Sehr alt sind diese Stücke wohl; aber wie alt? Sind sie älter als der Stamm der Säugethiere? Ich glaube es nicht, denn bei keinem Amphibium oder Reptil wurden sie bis jetzt nachgewiesen. Ich suchte vergebens nach Spuren derselben an den in meinem Besitz befindlichen Schnittserien von *Lacerta*-Embryonen, sowie von Embryonen des Nilkrokodils. Bei einem jungen *Alligator mississipiensis* bemerkte ich eine starke Verdickung von knorpeliger Consistenz an der volaren Wand der metacarpo-phalangealen Gelenkkapsel; aber die mikroskopische Untersuchung liess darin keine Knorpelzellen erkennen, sondern nur dichtes Bindegewebe. Diese Verdickung hat wohl eine ähnliche Funktion wie die Sesambeine und dürfte als eine ältere, ihrer Bildung vorausgegangene Einrichtung betrachtet werden.

In einer derartigen Verdickung der Gelenkkapsel, deren Existenz wir bei den reptilartigen Ahnen des Säugethierstammes vermuthen dürfen, mögen knorpelige Einlagerungen, sei es als freie Knorpelherde, sei es als Fortsätze des proximalen Randes der Phalanx entstanden sein. Die neue Vorrichtung wurde dann auf die ganze Nachkommenschaft vererbt; sie darf als eine Vervollkommnung des Bewegungsapparates betrachtet werden, welche für die Säugethiere, als echte Landthiere, deren Leib mit ganzem Gewicht auf den Gliedmassen lastet, von Nutzen war. Was die besondere Function dieser Sesambeine betrifft, so möchte ich auf Grund der oben geschilderten anatomischen Verhältnisse annehmen, dass sie, mit der Phalanx fest ligamentös verbunden, zwischen die drei palmaren Vorsprünge des Metacarpale resp. Metatarsale eingreifend die Flexion beschränken und zugleich seitliche Bewegungen hindernd, dem Gelenk den Charakter einen Ginglymus verleihen.

Die metacarpo- (tarso-) phalangealen Sesambeine sind für das Skelet der Säugethiere typisch gewordene, aber erst innerhalb des Stammes der Klasse entstandene Bestandtheile. Sie gehören nicht zu den ursprünglichen Elementen des Chiridiums.

Zur dritten Reihe, d. h. zu jenen Skeletgebilden, welche, obgleich sie nicht bei allen Landwirbelthieren und auch nicht immer in beiden Extremitätenpaaren desselben Thieres vorkommen, doch in verschiedenen Klassen nachgewiesen sind und deswegen dem primitiven Chiridium angehören und keine accessorischen Skeletstücke sind, rechne ich das Pisiforme sowie die Elemente des sog. Praepollex und Praehallux.

Das Vorkommen des Pisiforme bei verschiedenen Reptilien, der Nachweis seiner Existenz bei Vögeln von Norsa (94) und den Anuren von mir (92 b) sind, wie ich glaube, genügende Gründe für die definitive Einreihung dieses Stückes unter die typischen Bestandtheile des Chiridiums. Dieses um so mehr, wenn man mit Lebouco (86) annimmt, was ich auch weiter unten besser zu begründen versuchen werde, dass dasselbe im Fuss durch die Tuberositas calcanei vertreten ist.

Es bleiben zwar in Bezug auf das Pisiforme noch einige Fragen offen, die ich an der Hand der mir bekannten Thatsachen zu erledigen nicht im Stande bin:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

a) Sind alle als Pisiforme beschriebenen Bildungen einander homolog? — Diese von THILENIUS (96) aufgestellte Frage ist eine sehr wichtige und beachtenswerthe; sie dürfte aber nur in Verbindung zur anderen gelöst werden:

b) Welche ist die morphologische Bedeutung des zwischen Ulna und Carpus gelegenen Meniscus interarticularis der menschlichnn Anatomie und der zu demselben in näherer oder weiterer Beziehung stehenden „accessorischen" Stücke, dem Pisiforme secundarium (Ulnare antebrachii, THILENIUS), Trigonum antebrachii (Intermedium antebrachii, THILENIUS) und Processus styloides ulnae? Ich bekomme bei Durchsicht der betreffenden Litteratur und meiner Präparate den Eindruck, dass, wie es bereits LEBOUCQ (84) ausgesprochen hat, diese Stücke, wenigstens zum Theil, mit dem Pisiforme zusammen als Bestandtheile des rudimentären ulnaren Randstrahles aufzufassen sind. Ich muss mich aber eines Urtheiles vorläufig enthalten.

Die radialen, resp. tibialen Randstücke des Extremitäten-Skelets werde ich in einem weiteren Abschnitt dieser Schrift ausführlicher behandeln (die Bedeutung des proximalen Randknochens der Hand von *Didelphys* ist bereits oben festgestellt worden). Auch der tibial-proximale Randknochen am Fuss der Nager und seine Homologa lasse ich hier bei Seite. — Ich gedenke hier allein der zwischen Scaphoid und Trapezium der Hand, zwischen Naviculare und Entocuneiforme des Fusses oder an letzterem Knochen allein eingelenkten, resp. ligamentös verbundenen Bestandtheile des Praepollex und Praehallux. Ganz abgesehen davon, ob sie dem Rudiment eines früher ausgebildeten Strahles angehören oder nicht, bleibt doch eines fest, nämlich, dass diese knorpelig vorgebildeten oder so bleibenden Stücke (Naviculare externum, radiales Sesambein, Os falciforme, Praepollex) am radialen Rand der Hand in der Mehrzahl der Ordnungen der Säugethiere beobachtet worden sind, ebenso am Fuss ihre Homologa. Nach dem, was soeben für die Metacarpo-(tarso-) phalangealen Sesambeine auseinandergesetzt wurde, darf also als festgestellt gelten, dass sie von den Stammeltern der Säugethiere auf ihre Nachkommen vererbt worden sind und jetzt als typische Bestandtheile des Skelets dieser Klasse betrachtet werden müssen.

Nimmt man ferner mit mir an, dass diese Elemente den ebenfalls als Praepollex und Praehallux bezeichneten Stücken im Hand- und Fussskelet der Amphibien homolog sind, so muss man deren Ursprung weiter abwärts verfolgen und sie als eine älteste Erbschaft der ersten Stapediferen betrachten, d. h. als Bestandtheile des primitiven Chiridiums. Der schwache Punkt dieser Schlussfolgerung liegt in der Reihe der Reptilien, denn obschon mancherlei Gebilde von verschiedenen Autoren und von mir selbst als Praepollex gedeutet worden sind, kann diese Homologie noch nicht als feststehend bezeichnet werden.

Ich kann diesen Abschnitt nicht schliessen, ohne der vielfachen, besonders als Anomalien des Menschen aufgefundenen und beschriebenen „überzähligen Stücke" des Carpus und Tarsus zu gedenken. Nachdem PFITZNER (93) eine Zusammenstellung der ihm aus der Litteratur sowie aus eigenen Untersuchungen bekannt gewordenen Carpusknochen gegeben hatte, wurde derselbe Gegenstand wieder von THILENIUS (96) auf Grund der Untersuchung zahlreicher Embryonen wieder behandelt. Dessen Hauptresultat war, dass die überzähligen Stücke im Embryo als selbständige Knorpelcentra entstehen und zwar mit viel höherer Frequenz, als im Erwachsenen beobachtet wird, weil sie im Laufe der Entwickelung meist mit benachbarten Theilen verschmelzen. Daraus schliesst Verf., dass Hände mit solchen „Anomalien" sich sozusagen „normalen" Händen gegenüber palingenetisch verhalten und dass die Verlöthung der selbständig angelegten anormalen Knorpelstücke mit einander oder mit den kanonischen Elementen des Carpus als caenogenetisch zu bezeichnen ist. Zu diesem Schluss wird Verf. nicht nur durch die logische Anwendung des „biogenetischen Grundgesetzes" geführt, sondern auch durch ein anderes, nicht minder bedeutsames Ergebniss der Beobachtung, nämlich dass überzählige Stücke in Bezug auf ihren Sitz nicht regellos sind, sondern immer an gewissen Stellen wiederkehren; es ergeben sich daraus ganz bestimmte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beziehungen der einzelnen Stücke zu den „normalen" Carpusknochen, nach welchen THILENIUS eine rationelle Nomenclatur aufgestellt hat.

Keiner dieser beiden Beweisführungen mag ich einen grossen Werth beilegen. Wenn man mit mir annimmt, dass in der Skeletanlage neue Knorpelherde durch Variation gebildet werden können (und es scheint mir eine solche Möglichkeit durch die Diskussion der Fälle von *Didelphys* und von den springenden Beutelthieren erwiesen), so hat die Bildung anormaler Carpusstücke an und für sich nichts mehr so sehr Befremdendes. Die normalen Elemente des Carpus entstehen als Knorpelcentra innerhalb einer einheitlichen Anlage und vergrössern sich durch Apposition, d. h. durch histologische Differenzirung, auf Kosten des zwischen ihnen liegenden noch indifferenten Bildungsgewebes. Es scheint mir durchaus nichts Absonderliches, dass die weitere Differenzirung der Anlage, die gewöhnlich in Kontinuität von der Oberfläche des vorgebildeten Knorpels ausgeht, das eine oder andere Mal in Folge irgendwelcher Ursachen discontinuirlich, d. h. durch Bildung neuer Centra erfolge. Solche Ursachen mögen in der Beschaffenheit des Keimplasma selbst liegen (blastogene Variation) oder von äusseren Einflüssen herrühren. Die von den ersteren hervorgerufenen Anomalien mögen sogar hereditär geworden sein und als Species, Rassen- oder Familiencharaktere erscheinen[1]; dass es in den meisten Fällen wirklich blastogene Variationen sind, beweist das beiderseitige Vorkommen vieler solcher Anomalien.

Man darf annehmen, dass isolirte Knorpelinseln am leichtesten dort entstehen und so gross werden können, dass sie bemerkt werden, wo zwischen den wachsenden Knorpeln eine grössere Menge von indifferentem Bildungsgewebe übrig geblieben ist. Da die werdenden Knorpel des Carpus Anfangs abgerundet sind, so ereignen sich diese Bedingungen dort, wo mehrere Stücke zusammentreffen: an solchen Stellen entstehen gerade die überzähligen Carpus-Stücke. — Ich denke also, dass ein guter Theil der im menschlichen Carpus beobachteten accessorischen Stücke ihre Entstehung Wachsthumsanomalien verdanken; aber nicht alle! Eine Anzahl davon hat gewiss eine höhere morphologische Bedeutung; welche? Hier tritt wiederum die Vergleichung in ihre Rechte ein. Durch Vergleichung allein lässt sich die morphologische Dignität eines beständigen oder vorübergehenden Gebildes fest stellen. Erscheint ein Stück im Embryo konstant (Centrale 1) oder nimmt es die Stelle eines bei anderen Thieren normal vorkommenden (Radiale externum) oder sonst aus anderen Gründen als typisch zu betrachtenden Gebildes (Centrale 2) ein, so dass es als demselben homolog betrachtet werden darf, so ist einem solchen Stück mit grosser Wahrscheinlichkeit, ja mit Bestimmtheit, eine hohe Bedeutung zuzuschreiben. Fehlen diese Bedingungen, so ist es wahrscheinlicher, dass bloss eine Anomalie, d. h. eine Variation, welche eventuell auch vererbt sein mag, vorliegt. Hiermit soll aber nicht behauptet werden, dass nur die drei hier genannten Stücke morphologischen Werth besitzen. Ich habe ja bereits auf die distal von der Ulna auftretenden Knorpel hingewiesen; aber auch andere Stücke, deren Bedeutung heute nicht einleuchtet, mögen später in Folge von vergleichenden Betrachtungen eine besondere Wichtigkeit erlangen.

Auf Grund des identischen Entwickelungsmodus allein, ohne Weiteres auf Gleichwerthigkeit aller accessorischen Gebilde des menschlichen Carpus zu schliessen und mit Zugrundelegung des „biogenetischen Grundgesetzes" Atavismen aufzustellen, welche bis auf die Jura- oder Carbonzeit zurückschlagen, scheint mir nicht zulässig. Die Erbschaft so ferner Ahnen ist im Keimplasma der lebenden Säugethiere längst erloschen, und wenn

1) Die Erblichkeit solcher neu entstandenen Skeletstücke darf nicht als Argument gegen die WEISMANN'sche Vererbungstheorie aufgeführt werden; sie ist durchaus nicht eine Vererbung erworbener Eigenschaften, wie sie BARDELEBEN (94) bezeichnet, jene Stücke sind blastogen entstanden: eine blastogene Variation ist im Sinne WEISMANN's keine „erworbene Eigenschaft".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Anomalien des Menschen an den Bau von alten Reptilien oder von Stegocephalen erinnern sollten, so würde ich solche Fälle als Ahnenähnlichkeit, aber nicht als Ahnenerbschaft bezeichnen [1]).

Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Säugethiere.

In der Beschreibung der Befunde bei den einzelnen untersuchten Formen habe ich, mich an die Thatsachen haltend, die Deutung der beobachteten Verhältnisse nur insofern besprochen, als mir unentbehrlich erschien. Dieses soll hier weiter geführt und dabei zugleich der Versuch gemacht werden, über die Morphologie der Extremitäten der Säugethiere weitere Schlüsse zu begründen.

Es muss den nun folgenden Betrachtungen das Schema des Extremitätenskelets, welches ich mir auf Grund anderer Untersuchungen als Urform des Chiridiums construirt habe, zum Ausgangspunkt vorausgesetzt werden. Für die ausführlichere Begründung dieses Schema verweise ich auf meine italienische Arbeit von 1894 [2]).

Die Metacarpalia und Metatarsalia, welche ich „Actinalia" nenne, sind die proximalen Glieder der 5 typischen Extremitätenstrahlen. Sie stehen in Verbindung mit ebensovielen „Hypactinalia", d. h. den Carpalia und Tarsalia der distalen Reihe. Alle diese 5 Hypactinalia, welche als „Meshypactinalia" bezeichnet werden, bilden den distalen Rand einer grossen fächerartigen Platte, des „Mesopodiums", welche von der Arteria perforans mesopodii durchbohrt wird und aus mehreren (mindestens 2) „Centrobasalia" (= Centralia), dem „Mesobasale" (= Ulnare, s. Fibulare) und dem „Mesobasipodium (= Intermedium) besteht; das Mesobasipodium liegt am basalen Winkel des Fächers und verbindet sich distal mit den 3 Basalia; von diesen trägt (wenn nur 2 Centralia vorhanden sind) Centrobasale 1 die ersten 2 Hypactinalia; Centrobasale 2 trägt das Hypactinale 3, während die 2 letzten Hypactinalia dem Mesobasale aufsitzen. Der mediale oder bei Vergleichung mit der Selachierflosse vordere Rand der Extremität wird gebildet vom „Propodium", bestehend aus „Probasipodium" (= Radius s. Tibia), welchem sich das „Probasale" = Radiale s. Tibiale) anschliesst: letzterem sitzt kein echter Strahl auf, sondern ein mehr oder weniger rudimentärer, der Praepollex oder Praehallux, dessen proximales Glied, das „Proshypactinale", meist allein vorhanden ist; die Verbindung des Probasale mit dem ersten Hypactinale des Mesopodiums ist, wie die Ontogenie der Urodelen zeigt, eine secundär entstandene. Ebenso wird der

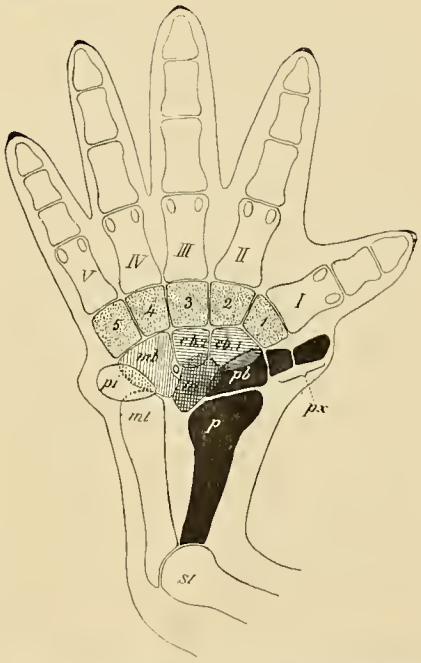

Fig. 5. Schema des Gliedmassenskelets der Säugethiere, besonders in Bezug auf die Biegung im Ellenbogen mehr der vorderen Extremität entsprechend: rechte Hand von der Vola betrachtet. Das Stylopodium und die Elemente des Metapodiums sind bloss durch Umriss gezeichnet. Das Propodium schwarz. Das Mesopodium verschiedenartig schattirt und zwar: das Mesobasipodium mit gekreuzten Linien; das Mesobasale senkrecht, die Centrobasalia horizontal gestreift; die Hypactinalia punktirt. Skelet der Strahlen nur contourirt. *st* Stylopodium, *p* Probasipodium, *pb* Probasale, *px* Skelet des Propodiumstrahles (Praepollex oder Praehallux), bestehend aus zwei Stücken, *m* Mesobasipodium, *mb* Mesobasale, *cb 1 cb. 2* Centrobasale 1 und 2, *1—5* Hypactinalia, *I—V* Actinalia, *mt* Metabasipodium, *pi* Pisiforme entsprechend einem oder mehreren Elementen des Metapodiums.

1) Ich verweise auf meine vor kurzem erschienene Schrift: Gedanken zur Descendenz und Vererbungstheorie: VIII. Homologie und Atavismus im Licht der Keimplasmatheorie, in: Biol. Centralblatt, Bd. 16, 1896, p. 344—352.

2) Es sei beiläufig bemerkt, dass ich radialen und tibialen, ulnaren und fibularen Rand der beiden Gliedmassenpaare als homolog betrachte und die entgegengesetzte Ansicht als unbegründet zurückweise.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

laterale (dem metapterygialen Rand der Selachierflosse entsprechende) Rand der Gliedmasse vom „Metapodium“ [1]) eingenommen, dessen proximales Glied das „Metabasipodium“ (Ulna s. Fibula) darstellt und an seinem Ende das Pisiforme trägt. Letzteres erscheint als Basale eines dem Praepollex ähnlichen Randstrahles, enthält aber vielleicht auch das Aequivalent weiterer Glieder des Strahles. Das Mesobasale muss als primitiv dem Mesobasipodium aufsitzend und erst sekundär zu dem Metabasipodium in Beziehung gekommen betrachtet werden. — Ich nehme an, dass das Mesobasipodium ursprünglich an dem Ellenbogenkniegelenk theilnahm und erst später dem Metabasipodium entlang distal rückte.

Auf die Bedeutung und den Ursprung des proximalsten Skeletstückes des Chiridiums, welches ich als „Stylopodium“ bezeichne, einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Das soeben auseinandergesetzte Schema, welches ich in Bezug auf die Säugethiere durch Annahme von nur 2 Centralia [2]) und geringe Ausdehnung des Mesobasipodiums bestimmter auffasse, scheint mir mit meinen neuen Erfahrungen über den Bau der Extremitäten der Beutelthiere vollkommen im Einklang zu stehen und durch dieselben gestützt zu werden. Umgekehrt werden die thatsächlichen Befunde durch die Vergleichung mit dem theoretischen Grundplan beleuchtet.

Die Untersuchung des Carpus der Beutelthiere an meinen Präparaten hat, wie ich hier bemerken will, nur geringe neue Resultate ergeben. Die allgemein giltige Regel, dass bei Säugethieren die vordere Extremität der hinteren in ihrer Entwickelung voreilt, gilt für die Marsupialia in noch höherem Masse. In keinem der von mir untersuchten Beuteljungen und Embryonen konnte ich die erste Anlage, ja nicht einmal den Beginn der Verknorpelung im Handskelet beobachten, es war mir auch nicht möglich, die Arteria perforans Mesopodii zu erkennen, deren Stellung für die Bestimmung der Homologien von so grossem Gewicht ist; alle Stücke waren bereits in hohem Grade differenzirt und von ihrem definitiven Zustand nicht sehr verschieden. Dieses steht offenbar in Verbindung mit Adaptation an das Leben im Beutel, wo die mit starken Klauen versehenen Hände des neugeborenen Jungen zum Festhaften an der Haut der Mutter in Gebrauch kommen. Die Entwickelung ihres Skeletes und Muskulatur geschieht in beschleunigtem Tempo, während die noch lange nicht in Gebrauch kommenden hinteren Extremitäten sich ohne Schaden langsam entwickeln dürfen.

War es mir also nicht möglich, die Ontogenese des Handskelets in ihrem Anfang zu untersuchen so gelang es dagegen, das Skelet des Fusses durch eine längere Reihe von Stadien zu verfolgen und in der Erkenntniss seiner Morphologie tiefer einzudringen, als bis jetzt geschehen war.

Der Carpus der Beutelthiere.

Das Handskelet der von mir untersuchten Marsupialier lässt folgende Typen unterscheiden:

A. Lunatum mässig ausgebildet, gegen das Centrum des Carpus nicht vorspringend; es scheint dem Intermedium allein zu entsprechen:

Didelphys, *Dasyurus*.

B. Lunatum sehr klein, aber frei:

Petaurus, *Trichosurus*.

---

1) Die Bezeichnung Metapodium wurde gewählt, um dessen Homologie mit dem Metapterygium oder einem Theil desselben zu bedeuten, obschon dasselbe Wort bekanntlich vielfach für den Metacarpus und Metatarsus gebraucht worden sei.

2) Sollte die Theilung des Scaphoid in Naviculare radiale und N. ulnare sich als typisch erweisen, so entstünde die Möglichkeit, dass letzteres zum Mesopodium und zwar als ein proximales Centrale gehöre. Die von Rosenberg (91) von *Emys* als „radiales Radienrudiment“ beschriebene Anlage und das von mir (94) bei *Lacerta*-Embryonen gefundene gleichgelagerte Stück dürften vielleicht dem naviculare radiale entsprechen, wenn sie nicht, wie ich wahrscheinlicher glaube, ein in Folge von starker Verkürzung des Carpus verlagertes Proshypactinale darstellen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

C. Lunatum rudimentär und im ausgebildeten Zustand nicht mehr frei.

a) mit dem Scaphoid verbunden:

Betongia, *Aepyprymnus? Macropus?*

b) mit dem Radius verschmolzen:

Phascolarctus.

D. Lunatum gross, in das Centrum des Carpus volar vorspringend; dieser Fortsatz nimmt die Stelle ein, welche gewöhnlich vom Kopf des Capitatum besetzt wird:

Perameles.

Dieser letzte Befund ist von ganz besonderem Interesse: denn die eigenthümliche Form des Lunatum von *Perameles* deutet darauf hin, dass dieser Knochen nicht dem Mesobasipodium allein entspricht, sondern zugleich ein Element enthält, welches sonst einen Theil vom Capitatum bildet. Dieser Theil kann nichts anderes sein als ein zweites (ulnares) Centrale. Obschon die Anlage eines solchen bis jetzt bei keinem Beutelthier gefunden wurde, so liegen doch für die typische Existenz desselben im Carpus der Säugethiere mehrfache Beweise vor; es wurde aber nur in Einzelfällen, meist in der Hand von erwachsenen Thieren (*Centetes*, einige Raubthiere, Mensch) sowie von Menschenembryonen beobachtet.

Die Vergleichung der für *Perameles* normalen Verhältnisse mit denen anderer Beutelthiere liefert für die Annahme eines unter Hypactinale 3 liegenden besonderen Centrobasale eine neue Stütze. Betrachten wir das Verhalten des Fussskelets als für die Hand maassgebend, so sind meine Befunde am Fuss von *Didelphys* und *Aepyprymnus* für die Duplicität des Centrobasale ein genügender Beweis, da wenigstens für letzteres Thier die doppelte Anlage dieses Elements normal zu sein scheint.

Aber auch für die Hand kann ich ein neues Präparat mit Anlage von 2 Centralia aufweisen. Es betrifft die vordere Extremität eines Hundeembryo: Centrale 1 ist volar mit Radiale verschmolzen, dorsal noch getrennt; zwischen Radiale, Centrale 1, Intermedium und Carpale 3 erscheint ein ganz freies Knorpelstück. Es liegt mehr palmar als Intermedium und Carpale 2, entspricht also vollkommen dem proximalen Theil des Capitatum. Nach den Befunden Leboucq's (84) zu urtheilen, ist dieser Fall ein anormaler. Es liegt mir kein anderes Präparat von Hundeembryonen zur Vergleichung vor.

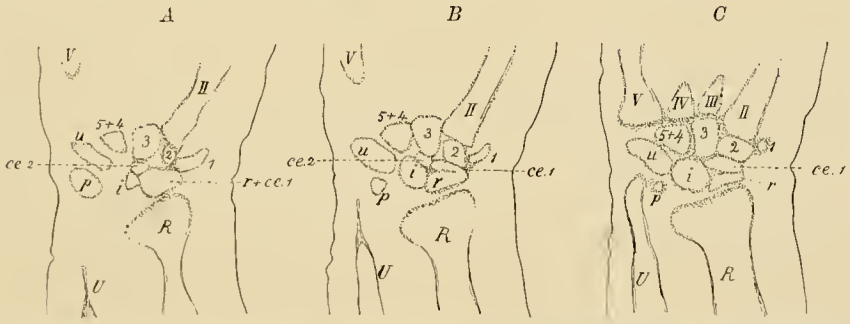

Fig. 6. *A*, *B*, *C*. Drei Schnitte von der Hand eines Hunde-Embryos in volo-dorsaler Folge. Zwischen *A* und *B*, sowie zwischen *B* und *C* ist je ein Schnitt nicht gezeichnet; Schnittdicke 25 μ. *R* Radius, *U* Ulna, *r* Radiale, *i* Intermedium, *u* Ulnare, *ce.1*, *ce.2* Centrale 1 und 2, *p* Pisiforme, *1—5* Carpalia 1—5, *II—V* Metacarpalia.

Durch die Struktur seines Carpus nimmt *Perameles* unter den Beutelthieren eine besondere Stellung ein, welche bei phylogenetischen Betrachtungen nicht unberücksichtigt werden dürfte. Auf solche einzugehen liegt nicht im Plan dieser Arbeit. Ich will hier nur bemerken, dass die indifferenteste Form des Carpus bei den Polyprotodonten mit nicht syndaktylem Fuss (*Didelphys*, *Dasyurus*) vorkommt, aus welcher der Carpus der Diprotodonten durch Reduction des Intermedium abgeleitet werden kann. Ob der Carpus von *Perameles* ebenfalls aus dem *Didelphys*-Typus entstanden ist oder aus einem noch primitiveren mit 2 freien Centralia lasse ich dahingestellt. Sollte sich aus anderen Gründen ersteres schliessen lassen, so

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dürfte die Entstehung eines so absonderlichen Zustandes nur durch Vererbung einer im Embryonalleben eines Vorfahren aufgetretenen anomalen Verbindung des Centrale 2 mit dem Intermedium stattgefunden haben.

Bei keinem Beutelthier fand ich eine Spur von Trigonum carpi (Intermedium antebrachii).

Den Praepollex vermisste ich bei *Perameles* gänzlich; bei *Phascolarctus* ist er sehr rudimentär; bei allen anderen hat er in mehr oder weniger ausgesprochener Weise eine charakteristische Form; sein basales Ende ist, wenigstens in den von mir untersuchten jüngeren Stadien, zwischen Scaphoid und Carpale 1 an der volaren Fläche des Carpus eingelenkt und zieht zuerst radial und volarwärts, um bald umzubiegen und dem Metarcarpale 1 parallel weiter zu verlaufen und dicht unter der Haut abgeplattet zu enden (man vergl. die Figg. 47—49, sowie die Textbilder Fig. 12 A, B, C). — In vorgerückteren Stadien besteht der Praepollex aus einem Knorpelstück, an welchem ich keine Spur von Zusammensetzung erkennen konnte. Anders an jüngeren Exemplaren: da lässt sich oft sehen, dass das Knorpelstück an der Biegungs- oder Knickungsstelle nicht ganz homogen ist, weil von dieser Stelle an das Gewebe des distalen Abschnittes auf einem niedereren Grad der Verknorpelung geblieben ist, was sich an der dichteren Stellung der Zellen und an der sich gegen Färbemittel verschieden verhaltenden Grundsubstanz kundgiebt. Man bekommt dadurch den Eindruck, dass der Praepollex-Knorpel aus zwei Gliedern bestehe. Zwei getrennte Knorpel konnte ich nur an einem Stadium von *Petaurus* finden (Fig. 12). Einen ähnlichen Fund scheint Baur (85) bei *Phalangista Cooki* gemacht zu haben; er giebt aber davon keine Abbildung.

Demnach glaube ich schliessen zu dürfen, dass der Praepollex der Beutelthiere typisch aus zwei Stücken zusammengesetzt ist, deren distales später verknorpelt als das proximale und deswegen als auf einem weiteren Stadium der Rückbildung stehend betrachtet werden muss. Dieser Nachweis scheint mir von grossem Gewicht zu sein; dadurch wird die Annahme, dass der Praepollex ein wirklicher rudimentärer Randstrahl der Hand ist und dem Praepollex (sog. Daumen) der Anuren entspricht, sehr wesentlich unterstützt. Es wird nun von besonderem Interesse sein, festzustellen ob bei anderen Säugethieren, die einen zweigliedrigen Praepollex besitzen, das distale Glied knorpelig angelegt wird und dem distalen Abschnitt des Praepollex der Beutelthiere homolog ist.

Dass der proximale Randknochen der Hand von *Didelphys* mit dem Praepollex nichts Gemeinsames hat, sondern zur radio-carpalen Gelenkkapsel gehört, habe ich oben nachgewiesen.

Der Tarsus der Beutelthiere und der Säugethiere überhaupt.

Unter den durch meine Untersuchungen von der Ontogenese des Tarsus der Beutelthiere festgestellten zum Theil neuen Thatsachen, scheint mir der Nachweis getrennter Anlagen für die zum Cuboid vereinigten Tarsalia 4 und 5 als normales Stadium in drei Gattungen (*Didelphys, Phascolarctus, Aepyprymnus*), sowie der separaten Anlage zweier Centralia bei *Didelphys* und *Aepyprymnus* (bei *D.* wie es scheint als Ausnahme) ein besonderes Interesse zu beanspruchen. Diese Befunde entsprechen der auf die Theorie begründeten Erwartung und dienen zur festeren Begründung meines Schemas.

Nicht minder wichtig ist die Bestätigung einer besonderen verknorpelnden Anlage für die Tuberositas navicularis medialis. Sie erinnert durch ihre plantare Lage und durch ihre Beziehungen zum Ende der Tibia und zum Praehallux so sehr an die Verhältnisse des Radiale zum Radius und zum Praepollex, dass an der Homologie genannter Theile an Hand und Fuss nicht mehr gezweifelt werden darf. Die Tuberositas navicularis medialis und der ihr homologe Randknochen am Fuss vieler Nager ist also, wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bereits Baur (84 a) und Leboucq (86) annahmen, das typische Tibiale und kein accessorisches Stück des Fussrandes.

Ich kann demzufolge Leboucq's sinnreiche Auffassung des Tarsus der Säugethiere, die ich bereits in früheren Schriften (94) als die wahrscheinlichste bezeichnete nur bestätigen, und es wundert mich, dass andere Ansichten von Seiten solcher Anatomen, welche jemals gute Präparate von jungen Stadien des Säugethierfusses untersucht haben, noch überhaupt gehegt werden. Dass im Talus etwas anderes als ein Intermedium nicht enthalten ist, und dass dieser Knochen mit der Fortsetzung der Tibia, wie sie eine Tibiale-Anlage bilden sollte, nichts zu schaffen hat, erhellt aus der Stellung der Talus-Anlage zu den übrigen Elementen des Gliedmaassenskelets und zur Arteria perforans zur Genüge. Ich glaube, dass die zu geringe Schätzung, welche die Anschauungen Leboucq's erfahren haben, hauptsächlich davon herrührt, dass er keine Bilder veröffentlichte. Ich habe mich bemüht, diese Lücke der anatomischen Ikonographie auszufüllen, indem ich nicht nur auf den Tafeln möglichst naturgetreue Zeichnungen nach wirklichen Schnitten anfertigte, sondern auch etwas schematisirte und deswegen leichter verständliche Combinationsbilder zusammenstellte (man vergl. die Textbilder Fig. 7 und 8).

Aus der Vergleichung derartiger junger Stadien des embryonalen Tarsus eines Säugethiers mit dem eines Urodels ergeben sich die Homologien ganz von selbst und verlangen zu ihrer Feststellung kaum einer Discussion. Nur muss dabei der Umstand berücksichtigt werden, das der distale Abschnitt des Metapodiums, das Pisiforme und die ihm entsprechende Tuberositas calcanei bei Urodelen fehlen oder noch nicht erkannt worden sind, wodurch die Beziehungen des Mesobasale zum Metabasipodium intimer geworden sind als bei Säugethieren. — Der Talus entspricht also dem Intermedium, das Calcaneum dem Fibulare; aber neben dem proximalen Ende des Calcaneum findet sich im Säugethierfuss die voluminöse, erst später verknorpelnde Anlage der Tuberositas calcanei, deren Aehnlichkeit mit dem Pisiforme auffällt. Die Centrale-Natur eines Theils des Naviculare wird allgemein angenommen. Die tibial, proximal und plantar von ihm erscheinende Anlage der Tuberositas navicularis medialis ist offenbar, wie im vorigen Abschnitt bereits erörtert wurde, der Vertreter des sonst fehlenden Tibiale. Ein Tibiale-Element scheint im ausgebildeten Tarsus der Macropodiden überhaupt zu fehlen.

Fig. 7.

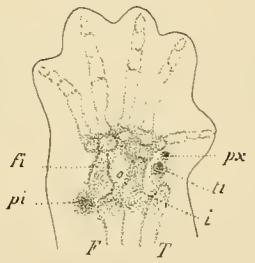

Fig. 8.

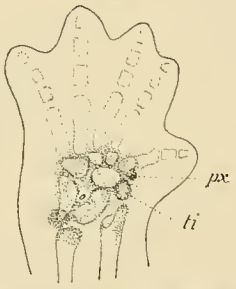

Fig. 7 und 8. Zwei Stadien der Entwickelung des Fussskelets von Embryonen von *Phascolarctus*. *T* Tibia, *F* Fibula, *ti* Tibiale, *i* Intermedium, *fi* Fibulare, *px* Praehallux, *pi* Pisiforme.

Bei Durchsuchung einer in planto-dorsaler Folge geordneten Serie von Flächenschnitten durch den jungen Tarsus, erscheinen von allen Anlagen des Fussskelets zuerst die der Tuberositas navicularis medialis und der Tuberositas calcanei (vergl. Fig. 21 auf Taf. XXXIV, *Phascolarctus*-Embryo von 14 $^1/_2$ mm). — An einer in gleicher Folge untersuchten Serie vom Carpus erscheinen ebenso zuerst das Radiale und das Pisiforme. — Es sind also in beiden Extremitäten die nach der Sohlenfläche versetzten gleichwerthigen distalen Elemente des Propodiums und Metapodiums, während das Mesopodium, als Ganzes, mit seinen fünf Strahlen eine mehr dorsale Lage einnimmt. Diese Aehnlichkeit der Lage-Verhältnisse persistirt durch eine Reihe jüngerer Stadien beider Gliedmaassenpaare trotz den erheblichsten Anpassungen und der damit verbundenen Structuränderungen des fertigen Organs.

Die morphologische Bedeutung der Bestandtheile des Tarsus der Säugethiere und ihre Vergleichung mit dem Carpus mögen wie in folgender Tabelle und in den Textfiguren 9—11 ausgedrückt werden:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tarsus	Morphologische Deutung	Carpus
Talus	Mesobasipodium (Intermedium)	Lunatum
Naviculare (oder ein Theil davon)	Centrobasale 1 (Centrale radiale s. tibiale) Centrobasale 2 (Centrale ulnare s. fibulare)	Centrale oder Theil des Scaphoids Proximaler Abschnitt des Capitatum (Triangulare carpi)
Randknochen, oder Tuberos. nav. med. (oder auch fehlend)	Probasale (Radiale, Tibiale)	Scaphoid oder dessen proximaler Abschnitt
Corpus calcanei	Mesobasale (Ulnare, Fibulare)	Triquetrum
Tuberositas calcanei	Metabasale	Pisiforme
Entocuneiforme	Meshypactinale 1 (Carpale, Tarsale 1)	Multangulare majus
Mesocuneiforme	Meshypactinale 2	Multangulare minus
Ectocuneiforme	„ 3	Capitatum oder dessen distaler Abschnitt
Cuboideum	„ 4 „ 5	Uncinatum
Praehallux oder dessen basaler Abschnitt	Proshypactinale	Praepollex oder dessen basaler Abschnitt

Fig. 9.

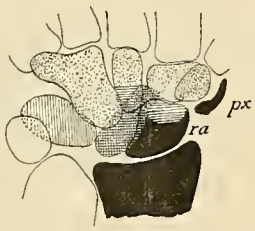

Fig. 10.

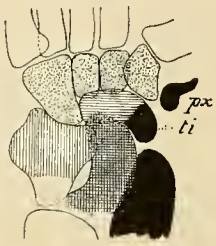

Fig. 11.

Fig. 9. Schema des Carpus von *Didelphys*; junges Stadium vor der Bildung des proximalen Randknochens.
Fig. 10. Schema des Fussskelets von *Didelphys* in etwas weiter vorgerücktem Stadium.
Fig. 11. Schema des Fussskelets eines weit entwickelten Embryos von *Mus decumanus*.
Schattirung der Theile auf allen drei Figuren wie auf Fig. 5. *ra* Radiale, *ti* Tibiale, *px* Praepollex oder Praehallux.

Das Trigonum tarsi und die von den Autoren als seine Aequivalente im Handskelet beschriebenen Stücke habe ich in obiger Tabelle nicht aufgenommen, weil ich im gegenwärtigen Stand der Dinge eine sichere Deutung derselben nicht für möglich halte. Das Trigonum tarsi wurde bis jetzt nur von Säugethieren bekannt. Die Vermuthung liegt nahe, es sei erst im Stamm der Säugethiere gebildet worden, entweder als abgetrenntes Stück des Talus oder als neuer Knorpelkern. Aber es wäre auch nicht unmöglich, dass es einen bei anderen Thieren geschwundenen proximalen Theil des Mesopodiums darstellte. Ist dem so, dann wird früher oder später irgend welche Spur davon im leider bis jetzt zu wenig untersuchten Gliedmaassenskelet der Reptilien auftauchen. Thilenius (96, p. 539) homologisirt das Trigonum mit dem bei manchen Ichthyosauriern (*Baptanodon*) zwischen Tibia und Fibula mit dem Femur articulirenden Skeletstück. Dieses halte ich nicht für richtig und möchte lieber letzteres Stück als das in seiner primitiven Stellung gebliebene, resp. dahin zurückgekehrte Mesobasipodium betrachten.

Das Trigonum tarsi fand ich immer in viel näherer Beziehung zur Tibia als zur Fibula angelegt und stets ausserhalb der Anlage des Ligamentum talo-fibulare post. Ob und inwiefern dieses Stück mit dem von Thilenius als „Intermedium antebrachii" bezeichneten Knorpel (welcher zum Ulnare und zur Ulna in viel näherem Verhältniss als zum Intermedium und zum Radius steht) homologisirt werden darf, mag vorläufig dahingestellt bleiben. Bis auf weitere Beweise, scheint mir eine derartige Homologie sehr zweifelhaft.

Es erübrigt mir noch, den Praehallux und die ganze damit verbundene Frage von der Bedeutung der sog. Randknochen an der tibialen Seite des Fusses zu behandeln. Als Praehallux deute ich den einzigen tibialen Randknochen, den ich im Fuss der von mir untersuchten Beutelthiere gefunden habe. Seine Homologie mit dem oben beschriebenen Praepollex ergiebt sich:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

a) aus seiner Form, welche an Hand und Fuss immer eine sehr ähnliche ist; er bildet meist eine gebogene Platte oder einen abgeplatteten und gekrümmten Stab, dessen distales Ende unter der Haut dem Actinale des 1. Fingers mehr oder weniger parallel verläuft. Dem rudimentären Praepollex von *Phascolarctus* entspricht ein rudimentärer, mit dem Entocuneiforme verschmolzener Praehallux. Ich konnte nirgends in der Praehallux-Anlage zwei getrennte Abschnitte nachweisen. Im erwachsenen *Didelphys virginiana* sollen aber Coues (72) und später Baur (85) zwei Praehallux-Knochen gefunden haben.

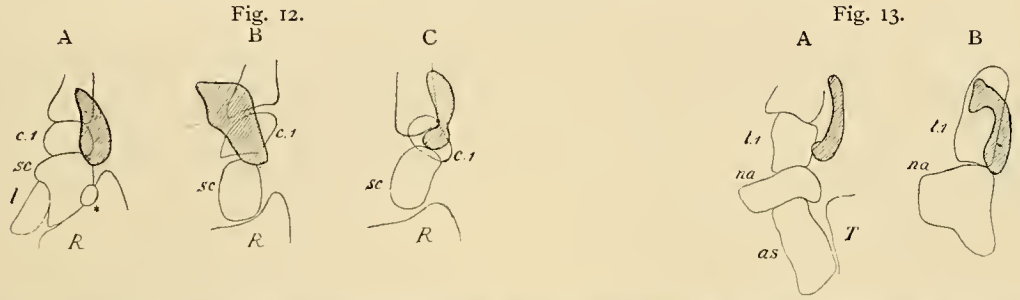

Fig. 12. Praepollex einiger Beutelthiere. A *Didelphys aurita*, Beuteljunges von 20 mm. B *Dasyurus hallucatus*, Beuteljunges von 40 mm. C *Aepyprymnus rufescens*, Beuteljunges von 34 mm. Der Praepollex ist schraffirt; die übrigen Theile nur im Umriss: *R* Radius, *sc* Scaphoid, *l* Lunatum, *c.1* Carpale 1, * proximaler Randknochen von *Didelphys*.

Fig. 13. Praehallux einiger Beutelthiere. A *Didelphys aurita*, Beuteljunges von 40 mm. B *Dasyurus hallucatus*, Beuteljunges von 40 mm. Der Praehallux ist schraffirt; die übrigen Theile im Umriss. T Tibia, *as* Talus, *na* naviculare, *t.1* Tarsale 1.

b) aus seiner Lage: es wird gewöhnlich angegeben, dass der Praehallux zum Tarsale 1 in Beziehung steht, resp. mit demselben verbunden ist. Dieses ist zwar richtig, aber zugleich steht der Praehallux in engerer oder loserer Verbindung mit dem Tibiale-Element des Naviculare. Auf Fig. 50—52 habe ich drei Schnitte vom Fuss meines jüngeren Stadiums von *Trichosurus vulpecula* abgebildet, welche dieses Verhältniss deutlich veranschaulichen. Praehallux und Tarsale 1 verhalten sich dem Naviculare gegenüber wie zwei gleichwerthige Stücke der distalen Reihe; ersterer liegt mehr tibial und plantar, und berührt den Tibiale-Antheil des Naviculare; letzterer ist mehr fibular gelagert und kommt mit dem Centrale-Abschnitt desselben Knochens in Contact. Es sind aber diese Verhältnisse gerade diejenigen, welche Praepollex und Carpale 1 typisch mit Radiale und Centrale 1 eingehen. Dasselbe Verhältniss persistirt auf weiteren Stadien (Textbild Fig. 4 auf 376).

Wenn wir also annehmen, dass der Praepollex das Rudiment eines propodialen Strahles der Hand darstellt, so muss das Gleiche für den Praehallux im Fuss gelten. Beide sind zweifellos gleichwerthige Gebilde. Die Textbilder Fig. 12 und 13 werden die besprochene Aehnlichkeit ad oculos demonstriren. Wenn man nun weiter mit mir die auf Fig. 57 abgebildete und mit *ph* bezeichnete Anlage als die des Praehallux von *Aepyprymnus* deutet, so kommt ihre Aehnlichkeit mit der ebenso rudimentären Anlage des Hallux sehr zu Gunsten der primitiven Strahlen-Natur des Praehallux. Es ist dieses besonders bemerkenswerth, da *Aepyprymnus* im ausgebildeten Zustand zwar einen Daumen und einen Praepollex (Textfigur 12 C), aber vom Hallux nur das Tarsale und vom Praehallux keine Spur besitzt.

Ich meine deswegen, dass die Ergebnisse der Anatomie und Ontogenie ganz entschieden dafür sprechen, dass Praepollex und Praehallux rudimentäre Strahlen des Gliedmaassenskelets darstellen. Ihre verspätete Bildung ist eine Folge ihres Reducirtseins. Weil sie aber reducirt sind, so folgt daraus nicht, dass sie functionslos seien: ihre actuelle Form verdanken sie zweifellos ihren Beziehungen zu Bändern und Sehnen, sowie zu Tastballen des Handtellers und der Fusssohle; sie sind zu einer actuellen Function angepasst.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Praehallux und Randknochen des Fusses sind nicht Synomym. Der Praehallux ist ein ganz bestimmter Randknochen oder -knorpel; seine Bedeutung wurde in Folge der kritiklosen Vermengung verschiedenartiger Skeletgebilde oft verkannt. Es war ein Verdienst Tornier's (91), die Verhältnisse der Randknochen des Fusses der Säugethiere genauer untersucht zu haben. Es scheint mir aber, dass er in der Unterscheidung verschiedener solcher Stücke zu weit gegangen ist. Nicht weniger als 5 Arten von tibialen Randknochen des Fusses werden von ihm beschrieben und nach ihren Lagebeziehungen benannt, obschon bis jetzt von keinem Säugethier mehr als zwei solche Knochen bekannt worden sind. Tornier's Resultate sind eine logische Consequenz seiner sonst nicht genügend auf die Ontogenie begründeten Anschauung, dass jene Skeletstücke als Verknöcherung von Sehnen und Ligamenten entstanden sind. Ist diese als festgestellt angenommen, so dürfen an verschiedenen Sehnen und Bändern, ja sogar an ungleichen Abschnitten eines solchen fibrösen Gebildes entstandene Knochen nicht mit einander homologisirt werden. Ob es wirklich solche Sehnenverknöcherungen am Fussrande giebt, namentlich bei Affen, muss ich bis auf weitere Untersuchungen dahingestellt lassen.

Aber meine Untersuchungen haben, die Ergebnisse Baur's und Lebouco's bestätigend, bestimmt bewiesen, dass der proximale Randknochen am Fuss der Ratte und die ihm homologe Tuberositas navicularis medialis von *Didelphys*, *Phascolarctus* und anderen Säugethieren nicht nur aus frühzeitig und manchmal selbständig verknorpelnden Anlagen gebildet werden, sondern, dass sie einen wichtigen morphologischen Bestandtheil des Tarsus darstellen, nämlich das im Fuss der Säugethiere sonst nicht erscheinende Probasale (Tibiale). — Für diesen Skelettheil, es mögen seine Beziehungen zu Sehnen und Bändern sein, wie sie wollen, ist also der, wie mir scheint, endgültige Beweis geliefert, dass er kein syndesmo- oder tenontogenes Sesamoid ist, sondern ein echtes, typisches Element des Tarsus.

Es sind also mindestens nicht alle von Tornier aufgezählten Randknochen des Fusses als Sehnen- oder Bänder-Verknöcherungen aufzufassen. Künftige ontogenetische Untersuchungen werden lehren, ob irgendwelcher (vielleicht keiner) von solchen Knochen in jenem Sinn gedeutet werden darf; ferner ob wirklich so viele verschiedenartige Randknochen angenommen werden sollen, oder ob nicht secundäre Verlagerungen derselben Gebilde stattgefunden haben mögen. Die verschiedenen Möglichkeiten für die einzelnen Fälle zu discutiren, scheint mir ohne Grundlage von neuen Thatsachen eine nutzlose Arbeit, da nur die Untersuchung eines schwer zusammenzustellenden Materials die Entscheidung der complicirten Fragen ermöglichen würde.

Schluss.

Um die Bedeutung der Randstücke am Hand- und Fussskelet festzustellen, haben neuere Forscher auf diesem Gebiet den Beziehungen dieser Gebilde zu Weichtheilen und besonders zu Muskeln und Nerven ihre Aufmerksamkeit zugewandt. Es galt hauptsächlich, nachzuweisen, ob jene Skelettheile typische Beziehungen zu bestimmten anderen Organen besitzen und welche. Dieser Richtung verdanken wir werthvolle Arbeiten von v. Bardeleben (94a), Carlsson (91) und Tornier (91). Als Resultat ihrer Untersuchungen ergab sich, dass den Randknochen gewiss eine höhere Bedeutung zukommt als die von blossen Sesamoiden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aber was die ursprüngliche Natur dieser Knochen betrifft, so darf der Erfolg der Arbeit als ein negativer bezeichnet werden, denn es ergab sich daraus wohl, was die Randknochen nicht gewesen sein können, nicht aber, was sie gewesen sind.

Ganz richtig scheint mir daher der Schluss Carlsson's, dass die Randknochen weder echte Sesambeine noch echte rudimentäre Finger und Zehen sind. Aus ihren Beziehungen zu den Weichtheilen allein liesse sich also nicht feststellen, ob echte Sesambeine in Folge höherer Entwickelung sich gegenwärtig als Finger- und Zehen-Rudimente verhalten, so dass die einfacheren Bildungen den complicirten gegenüber als primitive gelten müssen oder umgekehrt. Verf. entscheidet sich für die erstere Alternative, weil die Urodelen, deren Gliedmaassen als die primitivsten gelten, keine Spur von Randknochen besitzen. Ich bin entgegengesetzter Meinung, weil ich die Gliedmaassen der Urodelen als stark reducirte, ja beinahe rudimentäre betrachte, wie ich in einer früheren Schrift (94) nachzuweisen versucht habe. — Aber sonst stimme ich mit Carlsson und den übrigen Gegnern der Fingernatur des Praepollex und Praehallux darin überein, dass ich die fünf Strahlen von Menschenhand und -fuss allein als echte Finger und Zehen bezeichne. Die typischen Gliedmaassen der Landthiere, d. h. die Gliedmaassen der Vorfahren aller uns bekannten jetzt lebenden und fossilen Amphibien, Sauropsiden und Mammalien, hatten nie mehr als fünf mit dem Mesopodium articulirende Strahlen; das Propodium und Metapodium, d. h. die Reihe von Skeletstücken, welche den rostralen und caudalen Rand des Gliedmaassengerüstes zusammensetzen, behielten an ihrem Ende je einen rudimentären Strahl: solche Endstrahlen sind der Praepollex (Praehallux) und das Pisiforme (resp. dessen Aequivalent im Fuss).

Wird angenommen, dass die Rückbildung dieser Strahlen bereits vor der Differenzirung der einzelnen in den lebenden Thierformen bestehenden Muskeln begonnen hat, so müssen ihre Beziehungen zu solchen Muskeln nicht als primäre, sondern als von späteren Anpassungen herrührende betrachtet werden. Derart lässt sich begreifen, dass die in Frage stehenden Skeletgebilde, obschon sie uralte, von den Fischen her stammende Erbstücke sind, sich in mancher Beziehung wie dem Organismus jüngst zugekommene Theile verhalten. Sie sind es auch thatsächlich, insofern ihre Beschaffenheit und ihre in gewissen Thieren hochgradige Ausbildung nur auf ihre gegenwärtige Function bezogen werden dürfen.

In Folge dieser Betrachtungen nahm ich bereits früher (90) und bewahrte später (94) und noch jetzt zwischen den Autoren, welche wie v. Bardeleben den Praepollex als echten Finger betrachten, und denen, welche ihn wie Gegenbaur (88) und Tornier (91) zum Sesambein herabsetzen, eine vermittelnde Stellung, worin ich mich zunächst an Kollmann (88) anschliesse.

Die primitive Form des Chiridiums, wie sie von den Ahnen aller bekannten Landwirbelthiere ausgebildet wurde, war also weder polyaktinot noch heptaktinot; sie war typisch pentaktinot, besass aber ausser den fünf Mesopodiumstrahlen noch mehr oder weniger ausgebildete Reste von Strahlen des Propodiums und Metapodiums. Die Zahl der echten Finger und Zehen ist und war immer auf fünf beschränkt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Literatur.

(Chronologisch geordnet.)

1872. Coues, On the osteology and myology of *Didelphys virginiana*, in: Mem. Boston Soc., Vol. XIX, Suppl. (citirt nach Carlsson).

1878. Ruge, G., Zur vergl. Anatomie der tieferen Muskeln in der Fusssohle, in: Morph. Jahrb., Bd. IV, p. 644, ff.

1881. Cunningham, D. J., Report on some points in the anatomy of the *Thylacine, Cuscus and Phascogale*, with an account of the comparative anatomy of the mammalian pes, in: Voyage Challenger, Zool., Vol. V.

1884. Lebouco, H., Recherches sur la morphologie du carpe chez les Mammifères, in: Arch. Biol., T. V, p. 35—102, t. 3—5.

— Baur, G., a) Zur Morphologie des Tarsus der Säugethiere, in: Morph. Jahrb., Bd. X, p. 458—461, T. 27.

— Derselbe, b) Ueber das Centrale carpi der Säugethiere, ibid. p. 455—456.

1885. Derselbe, Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Wirbelthiere, in: Zool. Anz., Bd. VIII, p. 326—329.

— Kollmann, J., Handskelet und Hyperdaktylie, in Verh. Anat. Ges. in Würzburg; in: Anat. Anz., Bd. III.

1886. Baur, G., Ueber den Astragalus und das Intermedium tarsi der Säugethiere, in: Morph. Jahrb. Bd. XI, p. 468—483, T. 27.

— Lebouco, H., Sur la morphologie du carpe et du tarse, in: Anat. Anz., Bd. I, p. 17.

1888. Flower, W. H, Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Nach der dritten (1885) unter Mitwirkung von D. Hans Gadow durchgesehenen Originalausgabe. Leipzig, Engelmann.

— Gegenbaur, C., Ueber Polydaktylie, in: Morph. Jahrb., Bd. XIV, p. 394—406.

1890. Barneleben, K. v., Ueber die Hand- und Fussmuskeln der Säugethiere, besonders die des Praepollex (Praehallux) und Postminimus, in: Anat. Anz., Bd. V. p. 435—444.

— Emery, C., a) Studi sulla morfologia dello scheletro delle estremità dei Vertebrati terrestri, in: Rend. Accad. Lincei, Anno VI, Sem. 1, p. 229—236.

— Derselbe, b) Zur Morphologie des Hand- und Fussskelets, in: Anat. Anz., Bd. V, p. 283—294.

1891. Carlsson, A., Untersuchungen über die weichen Theile der sog. überzähligen Strahlen an Hand und Fuss, in: Bih. Svenska Ak., Bd. XVI, Afd. 4, No. 8, 40 Fig., 4. T.

— Rosenberg, E., Ueber einige Entwickelungsstadien des Handskelets der *Emys lutaria* Marsili, in: Morph. Jahrb., Bd. XVIII, p. 1—34, T. 1.

— Tornier, G., Ueber den Säugethier-Praehallux, in: Arch. Naturg., p. 113—204, T. 7.

1892. Emery, C., a) Studi sulla morfologia dei membri dei Mammiferi, in: Mem. Acc. Bologna (5), Vol. II, p. 673—688, 2 tav.

— Derselbe, b) Ulteriori studi sullo scheletro della mano degli Anfibi anuri, in: Atti Acc. Lincei, Rend., Anno I, Sem. 1, p. 203—206.

— Pfitzner, W., Beiträge zur Kenntniss des menschlichen Extremitätenskelets. Zweite Abth. IV. Die Sesambeine des menschlichen Körpers, in: Morphol. Arbeit., Bd. I, 4 (citirt nach Thilenius 95).

1883. Derselbe, Bemerkungen zum Aufbau des menschlichen Carpus, in: Anat. Anz., Bd. VIII, Ergänzungsheft, p. 186—192.

1894. v. Barneleben, C., a) On the bones and muscles of the mammalian hand and foot, in: P. Zool. Soc. London, p. 354—376, Pl. 20, 21.

— Derselbe b) Hand und Fuss, Referat, in: Verhandl. Anat. Ges., Bd. VIII, p. 257—337.

— Nobsa, E., Alcune ricerche sulla morfologia dei membri anteriori degli Uccelli, in: Ricerche Lab. Anat. Roma, Vol. IV, p. 137—156, t. 8.

— Emery, C., Studi sulla morfologia della mano degli Anfibi e sulla filogenia del Chiropterigio; ibid. p. 1—31, t. 1, 2.

1895. Derselbe, Sulla morfologia del tarso dei Mammiferi, in: Atti Acc. Lincei, Rend., Anno IV, Sem. 2, p. 270—274.

1895. Thilenius, G., a) Zur Entwicklungsgeschichte der Sesambeine der menschlichen Hand, in: Morphol. Arbeit, Bd. V, p. 309—340, T. 17.

— Derselbe, b) Das Os intermedium antebrachii des Menschen, ibid. p. 1—16, T. 1.

1896. Derselbe, Untersuchungen über die morphologische Bedeutung accessorischer Elemente am menschlichen Carpus (und Tarsus), ibid. p. 464—554, T. 21—24.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXXIII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Für alle Figuren auf den Tafeln gemeimsame Bezeichnungen:

Vordere Extremität.

R. Radius
U. Ulna
sc. Scaphoid
l. Lunatum
tr. Triquetrum
pi. Pisiforme
c. 1. Multangulare majus (Carpale 1)
c. 2. Multangulare minus (Carpale 2)
cap. Capitatum
h. Hamatum
pp. Praepollex
Mc. 1—5. Metacarpale 1—5
Ph. 1—5. Phalanx (1ª) digiti 1—5
I—V. Digitus 1—5
s. m. 1—5. Os sesamoideum metacarpo-phalangeum mediale digiti 1—5
s. l. 1—5. Os sesamoideum metacarpo-phalangeum laterale digiti 1—5

Hintere Extremität.

T. Tibia
F. Fibula
as. Astragalus (Talus)
ca. Calcaneum
na. Naviculare
t. 1. Entocuneiforme (Tarsale 1)
t. 2. Mesocuneiforme (Tarsale 2)
t. 3. Ectocuneiforme (Tarsale 3)
t. 4. Tarsale 4 } Anlagen
t. 5. Tarsale 5 }
cu. Cuboideum (Tarsale 4 + 5)
tib. Tuberositas navicularis medialis (Tibiale)
ce. 1. Centrale 1 seu tibiale } Anlagen
ce. 2. Centrale 2 seu fibulare }
t. ca. Tuberositas calcanei; Anlage
trig. Trigonum tarsi
ph. Praehallux
Mt. 1—5. Metatarsale 1—5
Ph. 1—5. Phalanx (1ª) digiti 1—5
cp. 4. Cartilago plantaris metatarsi 4
cp. 5. Cartilago plantaris metatarsi 5
s. m. 1—5. Os sesamoideum metatarso-phalangeum mediale digiti 1—5
s. l. 1—5. Os sesamoideum metatarso-phalangeum laterale digiti 1—5
lig. pl. Ligamentum plantare, oder dessen Anlage
m. per. l. Tendo musculi peronaei longi
m. per. br. Tendo musculi peronaei brevis
m. cont. 4—5. Mm. contrahentes digiti 4 seu 5
a. p. m. Arteria perforans mesopodii
s. v. m. Sinus venosus marginalis.

Es wurde bei den einzelnen Figuren meist nicht angegeben, ob sie auf die rechte oder linke Extremität sich beziehen. Ich hielt es für unwesentlich; für die Vergleichung der Bilder ist es nur nöthig, zu wissen, wo der radiale (tibiale) und der ulnare (fibulare) Rand liegen, was leicht zu erkennen ist. Die meisten Bilder betreffen die rechte Extremität und Flächenschnitt-Präparate. Dabei ist zu bemerken, dass, aus technischen Gründen, die Serien von der Hand an der dorsalen Fläche, die vom Fuss an der plantaren Fläche beginnen. So entspricht die Stellung der Theile in den Bildern der vom Rücken betrachteten Hand und dem von der Sohle gesehenen Fuss.

Tafel XXXIII.

Fig. 1—3. *Phascolarctus cinereus.* Embryo von $12^1/_2$ mm, vordere Extremität. Schnitte 34, 40 und 45 der Serie (Schnittdicke 15 μ) in dorso-palmarer Folge. Capitatum bereits mit Hamatum verbunden, sonst alle Stücke des Carpus noch frei. 40 : 1.

„ 4. *Phascolarctus cinereus.* Embryo von $14^1/_2$ mm, vordere Extremität. Der Schnitt zeigt die Verwachsung von Triquetrum und Pisiforme. 40 : 1.

„ 5, 6. *Phascolarctus cinereus.* Embryo von $14^3/_4$ mm, vordere Extremität. Schnitte 20 und 23 der Serie in dorso-palmarer Folge. Scaphoid, Capitatum und Hamatum basal mit einander verbunden; Triquetrum und Pisiforme noch verschmolzen; ein Rudiment von Lunatum mit dem Radius verbunden. 40 : 1.

„ 7, 8. *Phascolarctus cinereus.* Beuteljunges von 25 mm; vordere Extremität; zwei auf einander folgende Schnitte. * Anhang des Hamatum, auf Fig. 7 als besonderes Stück erscheinend.

„ 9. *Petaurus sciureus.* Beuteljunges von $9^1/_2$ mm; vordere Extremität. Die Knorpelstücke sind noch durch Bildungsgewebe getrennt. 40 : 1.

„ 10. *Petaurus sciureus.* Beuteljunges von 31 mm; vordere Extremität; Schnitt Nr. 46. Carpus völlig ausgebildet, mit scharf begrenzten Gelenkspalten. 25 : 1.

„ 11. Aus derselben Schnittserie wie Fig. 9, die erste Anlage des Praepollex zeigend. 40 : 1.

„ 12. *Petaurus sciureus* von 25 mm; der Schnitt ist sehr nahe an der vorderen Fläche der Hand geführt; links Epidermis mit Haaranlagen; rechts Epidermis des radialen Tastballens. Doppelte Anlage des Praepollex bereits knorpelig. 40 : 1.

„ 13, 14. Aus derselben Serie wie Fig. 10. Schnitte 56 und 64. Die Bilder erläutern die definitive Form des jetzt einheitlichen Praepollex und seine Beziehungen zum Scaphoid. 25 : 1.

„ 15—17. *Perameles obesula.* Beuteljunges von 22 mm; vordere Extremität; Schnitte 21, 31 und 36 der Serie in dorso-palmarer Folge (Schnittdicke 25 μ). *x* Anhang des Lunatum, welcher einem Centrale 2, d. h. dem Kopf des Capitatum (Triangulare carpi, Bardeleben) zu entsprechen scheint. 25 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXXIV.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXXIV.

Fig. 18. *Phascolarctus cinereus.* Embryo von $12^1/_2$ mm; hintere Extremität; 36. Schnitt in planto-dorsaler Folge (Schnittdicke 15 μ). Die als *lig. pl.* bezeichnete Anlage bildet auch zum Theil die Sehne des M. peronaeus longus. Proximal vom Praehallux erstreckt sich ein Streif von dunklerem Bildungsgewebe, welcher einem Theil der Tibiale-Anlage entspricht. 40 : 1.

„ 19. Aus derselben Serie; Schnitt 50; besonders die Beziehungen der Anlagen des Talus und Calcaneum zur Tibia und zur Arteria perforans darstellend. 40 : 1.

„ 20. Aus derselben Serie; Schnitt 46; doppelte Anlage des Cuboids. 40 : 1.

„ 21. *Phascolarctus cinereus.* Embryo von $14^1/_2$ mm; hintere Extremität; 15. Schnitt der Serie in planto-dorsaler Folge (Schnittdicke 20 μ). Die Sehne des M. tibialis post. ist aus einem anderen Schnitt hineingezeichnet. 40 : 1.

m. fl. l. Musculus flexor digitorum longus.
m. abd. V. „ abductor digiti V.
m. t. p. „ tibialis posticus.
n. pl. e. Nervus plantaris externus (Cunningham).

Fig. 22. Aus demselben Schnitt: Anlage des Tibiale bei starker Vergrösserung; links ein mit rothen Blutzellen gefülltes Gefäss. 270 : 1.

„ 23. Aus derselben Serie: Schnitt 27, die Verhältnisse der Praehallux-Anlage zu *t. 1* darstellend. Bei Untersuchung der Schnitte, welche zwischen diesem und dem auf Fig. 21 abgebildeten liegen, lässt sich die Continuität der Praehallux- und Tibiale-Anlage erkennen. 40 : 1.

„ 24. Aus derselben Serie: Schnitt 24: lässt die gemeinsame Herkunft von Lig. plantare longum und Sehne des M. peronaeus long. erkennen. 40 : 1.

„ 25—28. *Phascolarctus cinereus.* Embryo von $14^3/_4$ mm. Hintere Extremität; Schnitte 37, 40, 42, 44 in planto-dorsaler Folge (Schnittdicke 15 μ). 54 : 1.

„ 29. *Didelphys aurita.* Beuteljunges von 9 mm; hintere Extremität, die Verhältnisse der Praehallux- und Tibiale-Anlage darstellend. 54 : 1.

„ 30. *Didelphys aurita.* Beuteljunges von 12 mm; hintere Extremität: doppelte Anlage des Naviculare und des Cuboid. 50 : 1.

„ 31. *Didelphys aurita.* Anderes Exemplar in demselben Stadium; doppelte Anlage des Cuboid. 50 : 1.

„ 32, 33. Zwei Schnitte aus einer anderen Serie von demselben Stadium, zur Darstellung der Verhältnisse der Anlage von Tibiale und Praehallux 50 : 1.

„ 34. *Didelphys aurita.* Beuteljunges in weit vorgerücktem Stadium (70 mm); stellt besonders die Gelenkverbindung der Tuberositas navicularis medialis mit der Tibia und des Praehallux mit Tarsale 1 und Naviculare dar. 17 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXXV.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXXV.

Fig. 35, 36. *Petaurus sciureus.* Beuteljunges von 25 mm; hintere Extremität. 2 Schnitte aus einer Serie: Fig. 35 stellt besonders die Gelenkverbindung der Tuberositas navicularis medialis mit der Tibia dar; Fig. 36 zeigt das Trigonum. 25 : 1.

„ 37. *Perameles obesula.* Beuteljunges von $13\,^1/_2$ mm; hintere Extremität: Flächenschnitt. Die Epidermis dunkel schattirt. 25 : 1.

„ 38. Aus derselben Schnittserie. 40 : 1.

„ 39—42. *Perameles obesula.* Beuteljunges von 30 mm; hintere Extremität; 4 auf einander folgende Schnitte zur Darstellung des lateralen Plantarknorpels und seiner Beziehungen zum Metatarsale 5. 25 : 1.

„ 43. Combinirtes Bild (Reconstruction) aus mehreren Schnitten derselben Serie. Plantaransicht.

„ 44. *Perameles obesula.* Beuteljunges von 22 mm; hintere Extremität; Flächenschnitt. 25 : 1.

„ 45. *Perameles obesula.* weit entwickeltes Beuteljunges (50 mm); hintere Extremität; Flächenschnitt zur Darstellung der Verhältnisse der Plantarknorpel. 25 : 2.

m. cont. 4 Musculi contrahentes digiti 4.

m. cont. 5 „ „ „ 5.

„ 46. Plantare Ansicht eines Theiles des Fussskelets desselben Exemplars; graphische Reconstruction aus der Schnittserie. 17 : 1.

„ 47—49. *Didelphys aurita.* Beuteljunges von 20 mm; vordere Extremität; Schnitte 55, 59, 64 der Serie in dorso-volarer Folge; zur Darstellung des Praepollex, des Randknochens und der metacarpo-phalangealen Sesamoiden. 25 : 1.

y proximaler Randknochen.

„ 50—52. *Trichosurus vulpecula.* Beuteljunges von 20 mm; hintere Extremität. 3 auf einander folgende Schnitte, zur Darstellung des Verhältnisses des Praehallux zum tibialen Ende (Tuberositas medialis) des Naviculare und dieses letzteren zur Tibia. 40 : 1.

„ 53—56. *Perameles obesula.* Beuteljunges von 22 mm, hintere Extremität, vierte Zehe. 4 Schnitte durch das metatarso-phalangeale Gelenk und die Sesamoiden. 40 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

35.

36.

38.

37.

39.

40.

41.

42.

43

44.

Mt 5 Mt 4 Mt 3 Mt 2

45.

46.

53.

47

48.

49.

54.

55.

56.

50

51.

52.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXXVI.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXXVI.

Fig. 57. *Aepyprymnus rufescens.* Embryo von 9 $^1/_2$ mm; hintere Extremität, Flächenschnitt; die Skeletanlage noch unbestimmt. 25 : 1.

„ 58. *Aepyprymnus rufescens.* Embryo von 13 $^1/_2$ mm; hintere Extremität, Flächenschnitt. 25 : 1.

„ 59. Aus derselben Schnittserie wie voriges Bild; stärker vergrössert; zeigt die Anlagen von 5 tarsalia und 2 centralia. 40 : 1.

„ 60. *Aepyprymnus rufescens.* Embryo von 14 $^1/_2$ mm; hintere Extremität, Flächenschnitt; das Skelet zum Theil aus anderen Schnitten hineingezeichnet. 25 : 1.

„ 61, 62. Zwei Schnitte aus derselben Serie. Das centrale ist viel kleiner als auf Fig. 59. 40 : 1.

„ 63, 64. *Betongia cuniculus.* Beuteljunges von 38 mm (von der Schnauze zur Schwanzbasis). Erste indifferente Anlage des Plantarknorpels. 25 : 1.

„ 65. *Betongia cuniculus.* Beuteljunges von 50 mm (Maass wie oben): linker, in der Entwicklung etwas zurückgebliebener Fuss. Der Plantarknorpel von Metatarsale 4 durch indifferentes Bildungsgewebe getrennt. 25 : 1.

„ 66. *Betongia cuniculus.* Beuteljunges von 60 mm, hintere Extremität; die Gelenkspalten überall ausgebildet; der Plantarknorpel vom Metatarsale 4 durch Gelenkhöhle getrennt. 17 : 1.

„ 67. *Aepyprymnus rufescens.* Embryo von 9 $^1/_2$ mm; vordere Extremität; Flächenschnitt: rudimentäre Anlage des Lunatum. 40 : 1.

„ 68. *Betongia cuniculus.* Beuteljunges von 38 mm; Schnitt durch den Carpus: kleines Lunatum mit dem Scaphoid verbunden. 25 : 1.

„ 69—73. *Dasyurus hallucatus.* Beuteljunges von 40 mm; vordere Extremität; Schnitte durch das metacarpo-phalangeale Gelenk und die Sesamoiden. 25 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena

Jahr/Year: 1894-97

Band/Volume: 5_1

Autor(en)/Author(s): Emery Carlo

Artikel/Article: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fussskelets der Marsupialier. 371-400