

# Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien.

Von

**Dr. R. Wiedersheim,**

Prosector in Würzburg.

---

Mit Tafel XXIX.

Es ist das Verdienst GEGENBAUR's, auf die morphologische Stellung des von ihm so genannten *Os centrale* zuerst die Aufmerksamkeit der Anatomen gelenkt zu haben. Als Resultat seiner über die vier höheren Wirbelthierklassen sich erstreckenden Untersuchungen<sup>1)</sup> stellte sich heraus, dass dieses Skeletstück einen typischen Bestandtheil jener Grundform des Carpus und Tarsus bildet, wie sie uns bei den niedersten Repräsentanten der Urodelen resp. im Larvenstadium der Salamandrinen entgegentritt. Daraus lässt sich die Bildung der Hand- und Fusswurzel höherer Thierklassen bis zum Menschen hinauf (vergl. E. ROSENBERG: Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und des *Os centrale carpi* des Menschen. Dieses Jahrbuch I. 1) entweder auf directem oder indirectem Wege ableiten und dadurch wird ein weiterer Gesichtspunct für die phylogenetische Auffassung der genannten Abtheilungen des Wirbelthierreiches gewonnen.

Viel grössere Schwierigkeiten traten GEGENBAUR entgegen bei dem Versuch, auch nach abwärts zu den Fischen Anknüpfungspuncte

---

<sup>1)</sup> Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Carpus und Tarsus.

zu erhalten und es war erst nöthig, eine richtige Deutung der anatomischen Verhältnisse des Flossenskelets anzubahnen.

Ausgehend von der, den indifferentesten Zustand darbietenden Brustflosse von *Ceratodus*<sup>1)</sup>, wo sich ein gefiedertes d. h. ein zwei Radienreihen besitzendes Archipterygium vorfindet, gelang es dem genannten Forscher, Reste hiervon auch noch bei manchen Haien nachzuweisen. Diese sind allerdings nur spärlich vorhanden und nehmen beim Selachiergeschlecht überhaupt mehr nur eine Ausnahmestellung ein. Bei den meisten haben sie einen vollkommnen Schwund erfahren und man kann es hier als Regel betrachten, dass der vom Metapterygium ausgehende (Radial-)Strahl die Grenze des Handskeletes am hinteren Abschnitt der Flosse darstellt, dass wir also mit anderen Worten das hier vorherrschende einzeilige Archipterygium als einen secundären, von dem zweizeiligen Typus ableitbaren Zustand anzusehen haben.

Von jener radialen Knochenreihe geht nun, wie GEGENBAUR weiterhin gezeigt hat, in distaler Richtung ein System von gegliederten Strahlen ab und wegen dieses Umstandes wurde jene mit dem zutreffenden Namen »Stammreihe« belegt. Eine solche lässt sich auch mit leichter Mühe an der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere nachweisen und ist hier 1) durch den Humerus, 2) Radius, 3) Radiale carpi, 4) Carpale<sup>1</sup>, 5) Metacarpale<sup>1</sup> und 6) durch den ersten Finger gegeben. Die übrigen Knochen der Extremität (Ulnare, die übrigen Carpalia und Metacarpalia sammt Phalangen) bilden die secundären Strahlen, worauf ich später noch einmal zurückkommen werde.

Welche Triumphe diese scharfsinnige Auffassung GEGENBAUR'S feierte, beweisen uns die Resultate einer späteren Arbeit aus der Feder des verdienten Anatomen: über das Flossenskelet der Enaliosaurier (Jen. Zeitschr. V).

Die vorher auf rein hypothetischem Wege erschlossene Doppelnatur des Centrale wird hier durch die anatomischen Verhältnisse selbst zur unumstösslichen Gewissheit erhoben, insofern sich nämlich bei diesem alten Geschlecht aus dem Lias wirklich zwei Centralia vorfinden. Zugleich erfahren wir, dass die fundamentale Anordnung der Skelettheile bei der Gliedmaasse von *Ichthyosaurus* aus demselben Verhalten ableitbar ist, welches der Selachierflosse zu Grunde liegt.

<sup>1)</sup> GEGENBAUR: Ueber das Archipterygium. Jen. Zeitschr. VIII.

Die Ergebnisse oben genannter Untersuchungen mussten natürlicherweise auch für mich den Ausgangspunct des vorliegenden Aufsatzes bilden und ich war damit bereits zum Abschluss gelangt, als ich durch einen freundlichen Wink GEGENBAUR's, wofür ich ihm zum grössten Danke verpflichtet bin, zu einer Revision meiner Arbeit bewogen wurde. Er theilte mir mit, dass sich in letzter Zeit gegen seine frühere Darstellung des Extremitätenskelets von Seiten HUXLEY's in einem, gleich näher zu bestimmenden Punkte ein Einwurf erhoben hätte und dass er überhaupt schon seit längerer Zeit mit einer Neubearbeitung dieses Capitels der vergl. Anatomie beschäftigt sei.

Die von dem genannten Forscher erhobenen Bedenken betreffen die morphologische Stellung der »Stammreihen«, welche jëner zum Unterschied von GEGENBAUR nicht auf der radialen, sondern auf der ulnaren Seite der Extremität sucht. Der Einwurf des englischen Anatomen stützt sich auf die postaxiale Lagerung des Metapterygiums, dem nur wieder »postaxiale Elemente der höheren Wirbelthiere entsprechen können«, und diese sind nichts anderes als Ulna, die ulnaren Carpalknochen und Finger.

GEGENBAUR hat diese Thatsache, wie ich aus seinem, mir in zuvorkommendster Weise zur Einsicht überlassenen Manuscript entnehme, aufs Genaueste erwogen und konnte sich in diesem Punkte HUXLEY anschliessen. Ich gestehe, dass es mir schwer geworden ist, mich in die neue Auffassung einzuleben; ich vermochte dies erst, als ich die mir von GEGENBAUR näher bezeichneten Drehungen der Selachierflosse mit eigener Hand am Präparate ausführte. Erst dadurch gelingt es, die — ich möchte sagen, bereits in Fleisch und Blut übergegangenen früheren Ansichten über die topographischen Beziehungen der Stammreihe im Gliedmaassenskelet der niederen Wirbelthiere abzustreifen.

Die Sache hier näher zu begründen, steht mir nicht zu und ich verweise damit auf die in Aussicht stehende Arbeit GEGENBAUR's. Es genüge, wenn ich bemerke, dass ich nicht nur von der Richtigkeit der neuen Deutung vollkommen überzeugt bin, sondern dass ich gerade in den hier zur Sprache kommenden anatomischen Verhältnissen eine weitere Stütze für dieselbe liefern zu können hoffen darf. Dass aber hierdurch die Basis der GEGENBAUR'schen Theorie, insofern sie uns durch die Aufstellung eines Stammstrahles und daran sich reihender Secundärstrahlen überhaupt erst einen Einblick in den inneren Zusammenhang des Gliedmaassenskelets der Wirbelthiere

erschlossen hat, nicht im mindesten alterirt wird, sondern dass sie nur in anderer Weise zur Anwendung kommt, liegt auf der Hand.

Was nun die Parallelisirung der bei den obgenannten Sauriern auftretenden, einzelnen Carpalstücke mit jenen der Urodelen anbelangt, so muss ich auf die betreffende Arbeit selbst verweisen. Nur so viel sei erwähnt, dass der decamere Typus beiden gemeinschaftlich ist, was sofort in die Augen springt, wenn man dem Urodelen-Carpus den verlorenen Finger, ein weiteres Carpale anfügt und das Centrale in zwei Theile spaltet. Noch viel kleiner ist der Sprung zu dem ungleich conservativeren Tarsus der geschwänzten Amphibien, da hier die Pentadactylie beibehalten ist.

Wir begegnen somit in den Gliedmaassen der Ichthyosauern einer Form, »die zwar noch manches aus einem niederen Zustand bewahrt hat, die aber dennoch bereits alle Elemente höherer Gliedmaassenformen in sich trägt.«

Erst vor wenigen Jahren zeigte HYRTL, dass *Cryptobranchus* das einzige Wirbelthier ist, dessen Tarsus ebenfalls zwei Centralia bewahrt hat. Ich werde im Laufe dieser Abhandlung darthun, dass sich diese Eigenthümlichkeit der untergegangenen Sauriergeschlechter ausserdem noch auf eine zweite japanesische und auf drei ost-sibirische Salamandrinen, welche ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. STRAUCH in Petersburg verdanke, fortvererbt hat. Es wirft dies zugleich ein neues Licht auf die Thiergeographie insofern, als gerade die Urodelen Ost-Asiens es sind, welche die ältesten Formverhältnisse bei sich bewahrt haben. Wie sehr sich auch das Studium der Anatomie des Kopfes dieser Thiere gelohnt hat, soll eine demnächst erscheinende grössere Arbeit über den Urodelenschädel im Allgemeinen beweisen.

### ***Ranodon sibiricus.***

#### a. Carpus.

Der Carpus (Fig. 2) besteht aus neun Stücken, während die höchste Zahl der Carpuselemente jetzt lebender Urodelen (z. B. bei *Spelerpes fuscus*, vergl. meine Monographie über *Sal. persp.* und *Geotriton fuscus*. 1875) nur acht beträgt.

In Erwägung der Thatsache, dass eine Vermehrung der Carpalglieder in der Regel als ein Zeichen einer niedrigen Organisationsstufe überhaupt aufgefasst werden muss, könnte man auch versucht

sein, auf eine knorpelige Natur der Carpalia zu schliessen, wie sie uns bei den Perennibranchiaten und sämtlichen Spelerpes-Arten entgegentritt. Dem ist nun aber nicht so; sämtliche Theile sind stark verkalkt und besitzen nur einen äusserst dünnen, hyalinen Knorpelsaum. Ihre dorsale und volare Fläche ist leicht convex und nur das Carpale<sup>2</sup> (<sup>3</sup> nach bisheriger Auffassung) macht davon eine Ausnahme, indem es von oben her eingedrückt oder geradezu schüsselförmig vertieft erscheint. Es erinnert das an die von GEGENBAUR erwähnten, dellentartigen Vertiefungen in den Tarsusstücken von *Proterosaurus*.

Bei der Beschreibung der specielleren Verhältnisse der Handwurzel folge ich fürs Erste der bis jetzt gültigen Auffassung des Urodelen-Carpus, wonach das Carpale<sup>1</sup> und der ganze erste Finger ausgeworfen sein soll. Man setze zu diesem Zweck an die Stelle der Zahlen 1—4 die Zahlen 2—5 und ändere dem entsprechend die Zahl der Metacarpen. Metacarpus<sup>II</sup> und <sup>III</sup> stösst dann an das Carpale<sup>3</sup>, von dem vierten und fünften Metacarpus besitzt jeder sein eigenes Carpale. Das zweite Carpale liegt mit dem Radiale am inneren, das mächtige Ulnare, wie überall, am äusseren Rande der Handwurzel. Zwischen den beiden letztgenannten Knochen liegt nun nicht, wie bei allen anderen geschwänzten Amphibien ein einziger Knochen, das Intermedium, sondern zwei, wovon der eine eine proximale der andere eine distale Stellung einnimmt. Ersterer ist das Intermedium, letzterer das Centrale<sup>1</sup>.

Radiale, Centrale<sup>1</sup> und Intermedium ruhen in proximaler Richtung auf der ulnarwärts stark abfallenden Gelenkfläche des Radius. Das Centrale<sup>1</sup> stösst ausserdem noch an das Carpale<sup>4</sup> und nach vorne und einwärts an das ziemlich ähnlich gestaltete Centrale<sup>2</sup>. Letzteres berührt noch sämtliche Carpalia und das Radiale, stimmt somit in seiner Lage mit dem einfachen Centrale der übrigen Urodelen ungefähr überein.

Auf den ersten Blick sieht man, dass es sich bei *Ranodon* um keine Querlagerung der Carpuselemente handelt, dass diese vielmehr in drei Parallelreihen angeordnet sind, welche in schräger Richtung von aussen und hinten nach vorne und einwärts ziehen und somit mit der Axe des Vorderarmes einen nach der radialen Seite zu weit offenen Winkel erzeugen, oder anders ausgedrückt in der Axenverlängerung der Ulna (Fibula) liegen. Dass dieser Umstand jedoch nicht wohl, wie man glauben könnte, zu Gunsten

des HUXLEY'schen Ulnarstrahles aufzufassen ist, soll später klar werden.

Erwähmenswerth ist vielleicht noch eine, den inneren Rand der distalen Radiushälfte einnehmende, messerartig zugespitzte, wie gesägt aussehende Knochenlamelle, deren physiologischer Zweck mir unbekannt geblieben ist. Sollte es sich vielleicht um einen Haltapparat für das Weibehen handeln? Ich kann hierüber nicht entscheiden, da mir nur ein einziges Exemplar (Männchen) zur Verfügung stand.

### b. Tarsus.

Obgleich es sich um eine beträchtliche Vermehrung der Gelenkstücke handelt, so lässt sich doch auch der beim Carpus geschilderte Grundplan hier nachweisen, ja er erstreckt sich, wie ich der Kürze halber gleich hinzufügen will, auch auf die Hand- und Fusswurzelbildung von *Salamandrella* Keys. und *Isodaetylium* Wosness. Fig. 4, 5, 6. Das befremdet um so weniger, als alle drei Arten auch in Beziehung auf den Schädelbau nur äusserst geringe Differenzen zeigen.

Auch im Tarsus von *Ranodon* Fig. 3 finden sich zwei Centralia, die starke Vermehrung der Tarsalia ist aber ausserdem durch eine Anzahl kleiner Stückchen am fibularen Fussrand bedingt, worauf ich später zurückkomme. Will man nun bei Aufrechthaltung der bis jetzt gebräuchlichen Bezeichnungen der Elemente des Carpus, letztere mit jenen des Tarsus homologisiren, so ergeben sich total gestörte topographische Beziehungen der Centralia, wie man bei Betrachtung der Figuren 2 und 3 erkennen wird. Fasst man diesen Umstand genau ins Auge, erwägt man also, dass das Tarsale<sup>4</sup> genau dieselben Beziehungen zum Centrale<sup>1</sup> hat, wie dies beim Carpus von Seiten des Carpale<sup>5</sup> der Fall ist, denkt man sich ferner die auf der fibularen Seite des Tarsus liegenden Stückchen 5, 6 und 7 entfernt, so hat man bis ins Einzelne die getreueste Copie des Carpus.

Dieses Alles richtig erwogen, kann ich mich nur schwer mit dem Gedanken vertraut machen, dass es, wie bei den Anuren, so auch bei den Urodelen der erste Finger sei, der verloren gegangen sein soll.

Ich bin mir wohl bewusst, eine vollständige Beweisführung für die Richtigkeit meiner Annahme hiermit nicht geliefert zu

haben; diese ist überhaupt nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte möglich, aber — kann ich meinerseits wiederum fragen — wer hat je auf ontogenetischem Weg an der Urodelenhand den Ausfall des Carpale<sup>1</sup> thatsächlich nachgewiesen? So viel ich weiss, ist dies bis dato noch von keiner Seite geschehen und ist vielmehr immer nur aus dem Anuren-Carpus erschlossen worden. Wie weit aber die geschwänzten und ungeschwänzten Batrachier gerade in den morphologisch fundamentalsten Punkten auseinander gehen, ist bekannt und dass wir mit der klaren Deutung der Hand- und Fusswurzelbildungen dieser Thiere speciell noch nicht im Reinen sind, beweist die kürzlich erschienene interessante Arbeit BORN'S über die sechste Zehe der Anuren (Dieses Jahrbuch I. 3). Ich bin daher der Ansicht, dass man hier nicht ohne Weiteres parallelisiren darf und zum Mindesten die Möglichkeit offen halten muss, dass der Entwicklungsmodus den von mir angedeuteten Weg eingeschlagen hat. Weiter zu meinen Gunsten spricht überdies der Umstand, dass während eine Reduction an der radialen Seite der Urodelen, wie oben bemerkt, bis jetzt nirgends nachgewiesen werden konnte, eine solche an der ulnaren Seite keineswegs zu den Seltenheiten gehört. Dies beweisen vor Allem die Enaliosaurier sowie der Tarsus von *Salamandrella Keys.* und *Isodaetylium Wosness.* und wie ich schon früher (l. c.) bewiesen habe, auch jener von *Salamandrina perspicillata* und *Batrachoseps attenuatus*.

Ja es wird diese Metamorphose der pentadaetylen Form in die tetradactyle durch den Tarsus von *Ranodon* und wie ich gleich hinzufügen kann, noch mehr durch denjenigen von *Isodaetylium Wosness.* fast zur unumstösslichen Gewissheit erhoben. Was hindert, den hier so klar vor Augen liegenden Modus des Schwindens eines fünften Fingers auch auf die vordere Extremität aller übrigen Urodelen auszudehnen?

Betrachten wir uns die Verhältnisse dieser Thiere etwas genauer, so spricht für den allmäligen Schwund des Tarsale<sup>5</sup> von *Ranodon* seine bedeutende Reduction gegenüber den übrigen Tarsalia (Fig. 3); dazu kommt die sehr zierliche Entwicklung der fünften Zehe. Was hier aber nur angebahnt ist, findet sich bei *Salamandrella Keys.* und *Isodaetylium Wosness.* zum grössten Theil vollendet. Das heisst, hier ist der Schwund der fünften Zehe wirklich eingetreten (Fig. 5). Dem entsprechend hat das Tarsale<sup>5</sup> noch eine weitere Rückbildung als bei *Ranodon* erfahren, indem es einen vollkommen hyalinen Character angenommen hat.

Es verkalkt nie mehr und liegt zwischen Fibulare und Tarsale<sup>4</sup> so eingekeilt, dass über seine morphologische Deutung kein Zweifel existiren kann. Der Unterschied zwischen den Carpal- und Tarsalknöchelchen von *Salamandrella* Keys. und denjenigen von *Ranodon* liegt also, wie aus Allem hervorgeht, nicht in ihrer Gruppierung und ihrem morphologischen Werth, sondern einfach in ihrer Zahl, und wenn wir anders diesen mehr nebensächlichen Umstand mit in Betracht ziehen wollen, in ihrer viel schwächeren Verkalkung und dem Knorpeligbleiben des Radiale, Tibiale, Carpale und Tarsale<sup>1</sup> und Tarsale<sup>5</sup>. Auch der im Allgemeinen mit *Ranodon* und den beiden andern sibirischen Arten übereinstimmende Tarsus von *Salamandra nebulosa* (Japan) ist nur einer beschränkten Verknöcherung unterworfen, welche das Tarsale<sup>2</sup>, <sup>3</sup>, <sup>4</sup> und das Intermedium betrifft. Sehr auffallend war es mir, dass die mit *Salamandra nebulosa* in ihrem Schädelbau fast durchweg übereinstimmende *Salamandra naevia* gerade in einem so fundamentalen Punct, wie die Doppelnatur des Centrale, von jener abweicht. Letztere besitzt nämlich die gewöhnlichen 9 Tarsuselemente, während erstere wie *Cryptobranchus* deren 11 aufweist. Beides waren ausgewachsene Exemplare, was aus der Beschaffenheit der Geschlechtsorgane zu ersehen war.

Der Tarsus von *Isodaetylium* Wosness. stimmt nach Zahl und Anordnung der Theile vollkommen mit dem von *Salamandrella* Keys. überein, jedoch findet sich hier durchgehends jene starke Verkalkung wie bei *Ranodon*. Einzig und allein davon ausgeschlossen ist Tarsale<sup>5</sup>, für welches in Anbetracht der fehlenden fünften Zehe dieselben Gesichtspuncte, wie oben, aufrecht zu erhalten sind.

Der Carpus dieses Thieres (Fig 6) ist ebenfalls stark verkalkt und zeigt eine Reduction insofern als das Intermedium und Ulnare, wie dies bekanntlich für die Mehrzahl der erwachsenen Urodelen Regel ist, zu einem sogenannten Intermedio-Ulnare zusammengeflossen sind. Die früher stattgehabte Trennung wird noch durch das auch am Carpus und Tarsus der anderen zwei Arten eingezeichnete Gefäss (Fig. 6 G) ausgedrückt.

Ausserdem sind noch zusammengeflossen Centrale<sup>1</sup> und Carpale<sup>4</sup>, ein Vorgang, der bei Centrale<sup>2</sup> und Carpale<sup>3</sup> ebenfalls schon angebahnt ist. Bei Anwendung leichter Gewalt lassen sich jedoch die beiden letztgenannten Knöchelchen noch trennen, man sieht aber, dass zwischen ihnen bereits jeder Knorpel resorbirt

ist. Ob man in dem Zusammenfluss des Centrale<sup>1</sup> mit dem Carpale<sup>2</sup> einen Fingerzeig für den Verbleib dieses Carpusstückes bei den übrigen Urodelen zu erblicken habe, oder ob man es, was mir in Anbetracht des langen, fast wurstförmigen Intermedium im Tarsus der Spelerpesarten fast natürlicher erscheint, als in letzterem Knochen aufgegangen betrachten darf, wage ich fürs erste nicht sicher zu entscheiden. Jedenfalls weist das Verhalten von *Isodactylum* Wosness. darauf hin, dass man in dieser niederen Wirbelthierklasse wohl nicht an ein einfaches Verschwinden des Centrale<sup>2</sup> zu denken hat, wie dies von ROSENBERG (a. a. O.) für den Menschen mit Sicherheit nachgewiesen worden ist.

Es erübrigt noch, auf zwei kleine, stets knorpelig bleibende Stücke am Fibularrand des Tarsus von *Ranodon* hinzuweisen. Das eine davon (Fig. 3, <sup>6</sup>) findet sich auch bei *Salamandra nebulosa* ganz an derselben Stelle, ist jedoch hier um vieles stärker entwickelt, als dort. Es besitzt ungefähr eine dreieckige Form und liegt in dem Winkel zwischen Tarsale<sup>5</sup> und Fibulare. Seiner Kleinheit wegen wird es leicht übersehen und man muss deshalb mit dem Ablösen der Sehnen und Muskeln an diesem Punkte sehr vorsichtig zu Werke gehen. Durch Hinzukommen dieses Theils verliert der Tarsus seine decamere Form, indem sich die Zahl der Elemente bei Beiden auf 11 erhöht. Ausserdem erreicht nur *Cryptobranchus* diese reiche Entfaltung der Handwurzelknochen und HYRTL (*Schediasma anatomicum*. 1865) hat das elfte Stück als einen »peronealen Sesamknorpel« bezeichnet.

Ich verdanke es der grossen Liberalität KÖLLIKER's, dass ich mich über die Anatomie der Hand- und Fusswurzel eines 75 Centim. langen Riesensalamanders durch eigene Studien unterrichten konnte.

Der durchaus hyaline Tarsus ist von HYRTL im Grossen und Ganzen richtig abgebildet; kleine Ungenauigkeiten, die sich bei ihm eingeschlichen haben, suchte ich durch Anfertigung der Figur 7 richtig zu stellen. Im Gegensatz zu den ortsibirischen Salamandern muss hier vor Allem die Lagerung der beiden Centralia auffallen, die fast eine vollkommen quere genannt werden darf. Dem entsprechend lassen sich die Radien mit leichter Mühe einzeichnen, was bei den übrigen in Frage stehenden Urodelen nicht mehr oder nur mit Schwierigkeiten zulässig erscheint. Es hat hier, wie ein Blick auf die Figuren 2—6 zeigt, eine »Verwerfung« der Elemente stattgefunden; die beiden Centralia sind aus der Querlagerung mehr in

die Verlängerung der Fibular- resp. Ulnaraxe, also des Stammstrahles gerückt. Dadurch ist das Centrale<sup>2</sup> mit dem Carpale (Tarsale)<sup>4</sup> in unmittelbare Berührung gerathen und das Centrale<sup>1</sup> von dem seinem Strahl zugehörigen Carpale (Tarsale)<sup>3</sup> weggerückt, wodurch jener unterbrochen scheint. Auf eben dieser Lagerung beruht auch die Schwierigkeit für die Einzeichnung desjenigen Strahles, der das Intermedium, das Centrale<sup>2</sup> und das Carpale (Tarsale)<sup>2</sup> durchsetzt. Er ist durch das Centrale<sup>1</sup> unterbrochen und müsste um das Centrale<sup>2</sup> zu erreichen, zwischen Tibiale und Centrale<sup>1</sup> hindurchgehen. Für den radialen (tibialen) Strahl ergeben sich keine Schwierigkeiten. Er geht von den betreffenden Vorderarmknochen durch das Radiale und das Carpale<sup>1</sup>, und beim Unterschenkel durch das Tibiale und Tarsale<sup>1</sup>.

Wenn wir die Lagerung der Centralia von *Cryptobranchus* einerseits mit derjenigen der *Enaliosaurier*, andererseits mit der von *Ranodon*, *Salamandrella Isodactylum* und *Salam. nebulosa* vergleichen, so weist jene auf eine phyletisch ältere Stellung des Riesensalamanders hin, als wir sie den letztgenannten Arten, wo schon eine Umlagerung der Theile (vielleicht in Folge der Anpassung an das Landleben) stattgefunden hat, zuerkennen können.

Gerade dieser Umstand, welcher die Lagerung der Carpal- und Tarsalelemente in der Verlängerung der Ulnar- (Fibular-)Axe (vergl. oben) als etwas secundär Erworbenes erscheinen lässt, macht, wie ich glaube, die Verwerthung derselben im Sinne des HUXLEY'schen ulnaren Stammstrahles illusorisch, wenn auch immerhin betont werden muss, dass *Carpus* und *Tarsus* in proximaler Richtung einen weit stärkeren Stützpunkt in der Ulna haben als im Radius.

Doch kehren wir nach dieser Abschweifung zu den am fibularen Rand gelegenen Tarsalstücken zurück. Ausser dem obgenannten hyalinen Partikelchen findet sich ein zweites in dem Winkel zwischen Fibulare und Fibula (Fig. 3 \*). Es zeigt eine ovale Form mit nach vorn ausgezogener Spitze und kommt nur *Ranodon* zu. *Salamandra nebul.* besitzt hiervon keine Spur. Nur schwer gelingt es, dies minimale Körperchen zur Anschauung zu bringen, da es in eine fibröse Membran eingeschlossen ist, welche sich zwischen dem distalen Ende der Fibula und dem Fibulare ausspannt; ja ich vermochte es nur an dem rechten Fuss zur Anschauung zu bringen, obgleich ich bei dem der anderen Seite dieselben

Vorsichtsmassregeln anwandte, die fibröse Membran sogar in toto ausschnitt und mit schwacher Aetzkalilösung aufhellte.

Da ich trotz alledem nichts zu entdecken vermochte, so kann ich nicht annehmen, dass ich es übersehen hätte und ich möchte vielmehr die positive Behauptung aussprechen, dass es linkerseits überhaupt nicht vorhanden war.

Ganz abgesehen von seiner verschwindenden Kleinheit und seiner knorpeligen Beschaffenheit liegt schon in dieser Inconstanz seines Vorkommens ein Beweis für seinen rudimentären Character; letzterer muss auch für das Stückehen 6 aufrecht erhalten werden, obgleich dieses beiderseitig vertreten war.

Durch das Hinzukommen dieses zwölften Tarsaltheiles ist die höchste Zahl der Fusswurzelstücke aller jetzt lebenden Thiere<sup>1)</sup> der vier höheren Klassen erreicht und es erhebt sich nun die Frage, wie sind die beiden als »rudimentär« bezeichneten Stücke zu deuten?

Der Schlüssel zur Beantwortung liegt, wie ich glaube, im Tarsusbau von Plesiosaurus, wo sich bekanntlich zwei, in ihren Lagebeziehungen aufs Genaueste mit den Bildungen bei Ranodon übereinstimmende Theile am ulnaren Rand zeigen. Sie sind von GEGENBAUR im Sinne eines sechsten Strahles, also nicht als Neubildungen, sondern als Anklänge an die polydactyle Selachierflosse gedeutet worden. Er war zu dieser Auffassung um so mehr berechtigt, als er nach aussen von der Stelle, wo der Ulnarstrahl vom Humerus abbiegt, ein drittes Stück nachzuweisen im Stande war. Bei Ranodon vermochte ich hiervon nichts zu finden.

Bei Zugrundelegung des biserialen Archipterygium von Ceratodus würde dieser Strahl als alleiniger Repräsentant jener zahlreichen bei der Flosse jenes Fisches auf der ulnaren Seite des Stammstrahles liegenden Secundärstrahlen zu deuten sein.

Eine vollkommene Ergänzung zu dem Carpus von Plesiosaurus bietet derjenige des Ichthyosaurus, wo sich die Hexadactylie

---

<sup>1)</sup> In meiner Arbeit über die südeuropäischen Urodelen wird man die Bemerkung finden, dass ich die unter normalen Verhältnissen in der Zahl Sieben vorhandenen Carpalia der Salamandrina perspicillata in einem Falle beiderseitig auf 10 erhöht fand. Es waren nämlich dort ebenfalls zwei Centralia vorhanden und das Intermedio-Ulnare zeigte sich in seine zwei Componenten aufgelöst!

Durch die vorliegenden Studien ist es erlaubt, diese Anklänge an den decameren Typus im Sinne des Atavismus, also als Rückschlagsbildungen aufzufassen. Aehnliches habe ich auch von Triton cristatus gezeigt.

nicht wie dort, durch Carpalstücke, sondern durch eine Reihe von Phalangen am äusseren Rand der Hand ausgesprochen findet.

Alle diese Befunde an den sibirischen und japanesischen Urodelen erregten mein Interesse in um so höherem Grade, als durch die oben erwähnte Arbeit BORN's auch bei den Anuren Reste einer sechsten Zehe nachgewiesen werden konnten. Hier handelt es sich jedoch um eine Vermehrung der Secundärstrahlen auf der tibialen Seite. Die Resultate meiner Untersuchung lassen sich in folgenden Punkten zusammenfassen.

- 1) Das in der heutigen Wirbelthierwelt bis jetzt nirgends beobachtete, doppelte Centrale carpi hat sich auf die ostsibirischen Urodelen fortvererbt.
- 2) Das unter den heutigen Amphibien bis jetzt nur bei Cryptobranchus bekannte doppelte Centrale tarsi kommt noch bei 4 anderen asiatischen Urodelen vor, hat aber hier eine Lageänderung erfahren.
- 3) Die bei *Ranodon sibiricus* existirende Zahl (12) der Tarsalia ist die höchste unter den jetzt lebenden Vertretern der 4 oberen Wirbelthierklassen, was auf ein sehr hohes Alter jener Gattung schliessen lässt.
- 4) Die bei andern Klassen (Reptilien, Säuger) vorkommenden, früher als Sesambildungen, später richtiger als Reste eines »sechsten Strahles« gedeuteten Knöchelchen am fibularen (ulnaren) Fussrand lassen sich auch bei den geschwänzten Amphibien nachweisen (*Ranodon sib.*, *Salamandra nebulosa*). Bei *Ranodon* lassen sie sich ihrer topographischen Beziehungen wegen mit dem Gliedmaassenskelet der Enaliosaurier in Parallele bringen.
- 5) Alles weist bei den sibirischen Urodelen darauf hin, dass die Reduction der Finger nicht auf der radialen, sondern auf der ulnaren Seite stattgefunden hat, dass man also nicht, wie bisher angenommen wurde, den ersten, sondern den fünften Finger als ausgeworfen betrachten darf.

Man könnte vielleicht versucht sein, die beigebrachten That-sachen in dem Sinne eines Anschlusses jener asiatischen Thierformen an die Enaliosaurier zu verwerthen. Es wäre dies um so schöner, als derartige Bindeglieder zwischen den heute lebenden Amphibien und den ausgestorbenen Geschlechtern zu den grössten Seltenheiten gehören. Erwägt man jedoch die ungeheure Differenz in der Gesamtorganisation von Beiden, so wird man von einem

derartigen Versuch abstehen müssen und nur von Aehnlichkeiten in den betreffenden Punkten reden können.

Ich hoffe, dies in der von mir oben in Aussicht gestellten Arbeit über den Urodelenschädel des Näheren erläutern zu können, indem ich dort den Beweis beibringen werde, dass der den jetzt lebenden Urodelen zu Grunde liegende Organisationsplan in allen wesentlichen Zügen schon in der ersten Hälfte der permischen Formation (»Roth-Todt-Liegendes«) zum Ausdruck gekommen ist. Will man daher nach dem rothen Faden suchen, so wäre viel eher hier der Anfang damit zu machen, als bei den erst im nächsten Zeitalter erscheinenden Meersauriern, welche überdies gleich von ihrem ersten Auftreten an eine ganz andere Entwicklungsrichtung verfolgen.

Würzburg, im Juli 1876.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIX.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

<i>t</i> = Tibiale	<i>r</i> = Radiale
<i>i</i> = Intermedium	<i>ui</i> = Intermedio-Ulnare
<i>f</i> = Fibulare	<i>u</i> = Ulnare
<i>c</i> <sup>1</sup> <i>c</i> <sup>2</sup> = Erstes und zweites Centrale	
<i>1—6</i> = Erstes bis sechstes Tarsale (Carpale)	
<i>I—V</i> = Erster bis fünfter Metatarsus (Metacarpus)	
<i>T</i> = Tibia	<i>R</i> = Radius
<i>F</i> = Fibula	<i>U</i> = Ulna.

---

Fig. 1. Schema für die Hand- und Fusswurzel des Landsalamanders.

Fig. 2. Carpus von *Ranodon sibiricus*.

Fig. 3. Tarsus von *Ranodon sibiricus*. \* und 6 sind die Theilstücke des sechsten Strahles.

Fig. 4. Carpus von *Salamandrella Keyserlingii*.

Fig. 5. Tarsus - - -

Fig. 6. Carpus von *Salamandrella (Isodaetylum) Wosnessenskyi*.

Bei Figur 2—6 sind die Knochenzonen hellbraun, die knorpeligen Partien blau gehalten. *G* bedeutet überall ein Blutgefäss.

Fig. 7. Tarsus von *Cryptobranchus japonicus*.

---

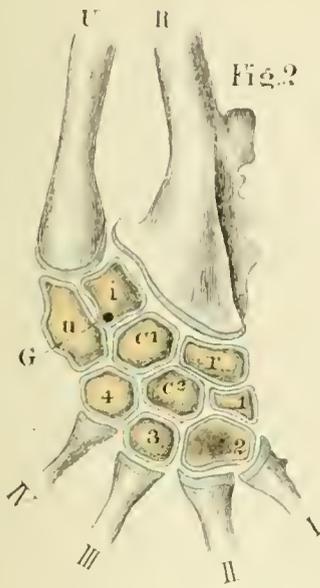


Fig. 2

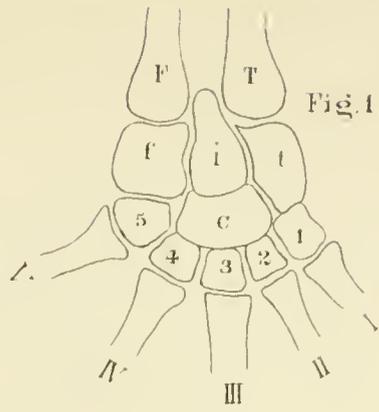


Fig. 1

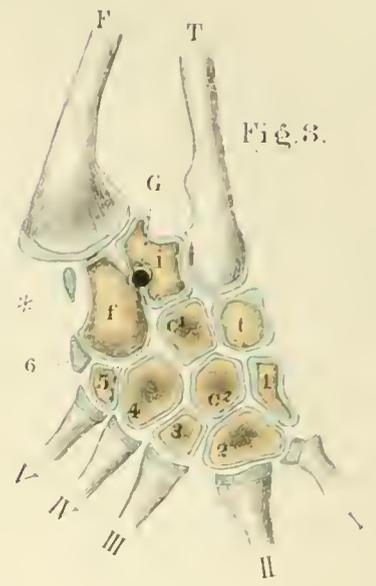


Fig. 3

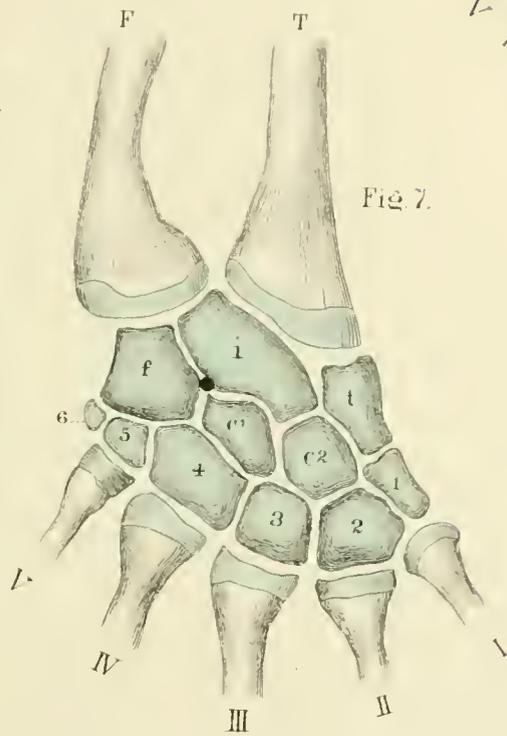


Fig. 7

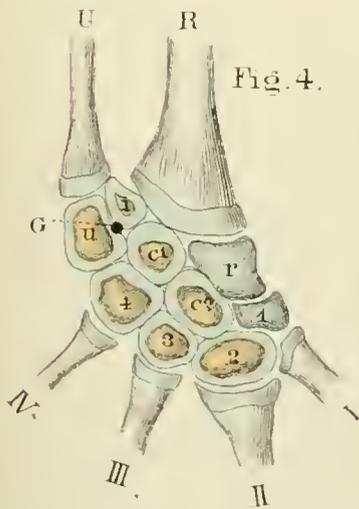


Fig. 4

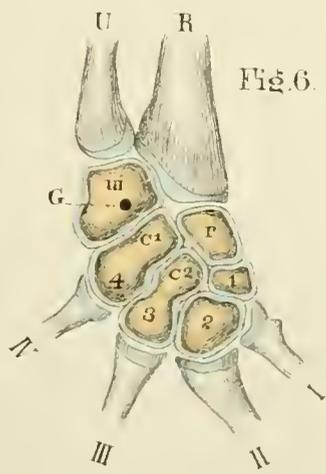


Fig. 6

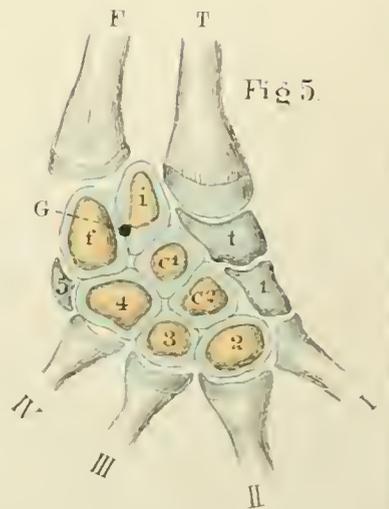


Fig. 5

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Wiedersheim Robert Ernst Eduard

Artikel/Article: [Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. 421-433](#)