

Wie *Ornithorhynchus* in Gefangenschaft lebt.

Im Zoologischen Garten zu Melbourne (Victoria, Australien) hielt man im Jahre 1888 *Ornithorhynchi* in Gefangenschaft, wo sie ungefähr 5 Wochen lebten; rasch siechten sie, bis sie, vollends abgemagert, zu Grunde giengen, weil es unmöglich war, ihnen die natürliche Nahrung auf irgend eine künstliche Art zu ersetzen.

2. Über den Bau und die Entwicklung des Skelettes der freien Gliedmaßen des *Isodactylum Schrenkii* Strauch.

Von B. M. Shitkov, Assistent am Zool. Mus. der Universität Moskau.

(Mit 8 Figuren.)

eingeg. 2. Mai. 1899.

Die folgenden Zeilen bieten einige Daten, welche ich beim Studium des Baues und der Entwicklung des Skelettes von *Isodactylum Schrenkii* Strauch erhielt, nämlich eine kurze Beschreibung einiger Eigenthümlichkeiten im Bau der Gliedmaßengürtel, sowie des Baues und der Entwicklung des Skelettes der freien Gliedmaßen.

Der Schultergürtel von *Is. Schrenkii* besteht, wie auch bei den übrigen Urodelen, aus drei Elementen: den dorsalen Scapula und Suprascapulare, und zwei ventralen, einem schmalen Procoracoideum und einer breiten Platte, dem Coracoideum, welches den Haupttheil des Gürtels bildet. Das Coracoideum der rechten Seite liegt der entsprechenden Platte der linken Seite auf und bedeckt einen bedeutenden Theil derselben. Die hinteren Theile beider Coracoidea sind von der ventralen Seite vom Sternum bedeckt, das eine knorpelige, durchsichtige, fünfeckige Platte darstellt mit gut differenzierten Rändern, welche eine interessante morphologische Eigenthümlichkeit bietet: von den vorderen Ecken derselben gehen zwei dünne Knorpelstränge aus, welche an der Basis der Procoracoidea, nahe der Grenze derselben, mit dem Coracoideum befestigt sind. Der Beckengürtel ist ziemlich typisch. Die Partes iliacae sind an den gut entwickelten Querfortsätzen des 19. Körperwirbels befestigt; die Ischiopubial-Platten beider Seiten sind in der Mittellinie durch einen schmalen Streifen Knorpel verbunden, und ähneln in ihrer Form dem Ischiopubicum des Wasser- und Erdsalamanders. Die gut entwickelte Cartilago epipubica besitzt eine asymmetrisch entwickelte Gabel.

In Bezug auf den Bau des Skelettes der vorderen und hinteren Gliedmaßen muß Folgendes hervorgehoben werden: Das Basalelement der Vordergliedmaßen — der Humerus — stellt einen leicht gebogenen Knochen dar, wobei das proximale Ende desselben bis zur Mitte,

ebenso wie der Gelenkknopf, von vorn nach hinten (parallel der Längsachse des Körpers des Thieres) stark zusammengedrückt ist. Das distale Ende dagegen, welches zur Gelenkbildung mit den Knochen des Vorderarmes bestimmt ist, erscheint stark zusammengedrückt in perpendicularer Richtung zu ersterem und bildet keinen Gelenkknopf, sondern bloß eine schaufelförmige Erweiterung, welche an die ähnliche Bildung beim Axolotl erinnert. Diese Form, wie auch die Form der mit dem Oberarmknochen ein Gelenk bildenden Ulna- und Radius-theile, hängt mit dem Fehlen eines echten Gelenkes zusammen: diese Knochen sind unter einander durch ein biegsames, durchsichtiges Knorpelstück verbunden, das als eine Art unmittelbarer Fortsetzung der Knochenepiphysen erscheint. Bei dem obersten Gelenkknopf befindet sich auf der vorderen Oberfläche des Knochens eine stark entwickelte Crista humeri anterior; an der hinteren Knochenoberfläche, etwas entfernter vom Gelenkknopfe und näher zur Mitte des Knochens, liegt eine schwach entwickelte Falte, die Crista humeri posterior. Von den zwei Armknochen ist der Radius länger und reicht weiter in das Gebiet des Carpus hinein. Auch Ulna und Radius sind der ganzen Länge nach in dorsoventraler Richtung stark zusammengedrückt und verbreitert im Gebiet des Ellbogen- und Carpalgelenkes, wobei diese Verbreiterung beim Radius bedeutender ausgeprägt ist, welcher mit seinem distalen Ende die Ulna, das Radiale und Centrale 1, sowie das Indermedium berührt.

An den Hintergliedmaßen erscheint der Oberschenkel als leicht gebogener Knochen mit regelmäßig-kugeligem Knopfe, der in der Richtung von vorn nach hinten zusammengedrückt ist. Die bei den Urodelen gewöhnlich schwach ausgeprägte Crista femoris ist hier zu einem stark entwickelten, unmittelbar unter dem Gelenkknopf liegenden Knochenauswuchs — dem Processus femoris — umgebildet. Am distalen Ende ist der Oberschenkel ebenso gebaut wie der Oberarmknochen. Tibia und Fibula sind ihrer Form nach den Knochen des Armes ähnlich, nur sind sie kürzer (bei gleicher Länge des Oberschenkels und Oberarmes) und ihre distalen verbreiterten Enden sind von einander entfernt, so daß sie sich nicht berühren, wie das bei den entsprechenden Knochen der Vordergliedmaßen der Fall ist. Der letztere Umstand hängt von der verschiedenen Größe und Stellung des Indermediums ab. Die Lage der Achse der Hintergliedmaßen, in Hinsicht auf die Achse des Körpers, ist eine etwas andere, als die Lage der Vordergliedmaßen und nähert sich einigermassen der Lage der Flossen bei der Larve, deren Achse parallel zur Körperachse liegt, wobei die radiale Seite der Gliedmaßen nach unten gerichtet ist.

Gehen wir nun zum Bau des carpalen und tarsalen Theiles der

Gliedmaßen über, so müssen wir wenigstens mit einigen Worten der dieser Frage gewidmeten Litteraturstellen gedenken. Über den Bau von Carpus und Tarsus der Repräsentanten des Genus *Isodactylum* giebt es Hinweise in den Arbeiten von Wiedersheim (Die ältesten Formen d. Carpus u. Tarsus der heutigen Amphibien. Morph. Jahrbuch II. 1876) und Kehler (Beiträge zur Kenntnis d. Carp. u. Tars. der Amphib., Rept. und Säugeth. Berichte d. Naturw. Gesellsch. Freiburg, Bd. I. 1886). Der erstere von diesen Autoren beschreibt für den Carpus von *Is. Schrenkii* und *Is. Wosnessenskii* 9 Elemente, wegen der Existenz eines doppelten Centrale — für den Tarsus 10, wobei als überflüssiges Element ein kleines Knorpelchen nach außen vom Tarsale 4 erscheint. Wiedersheim hält diesen Knorpel für einen Rest eines Tarsale 5. Das Radiale und Carpale 1, wie die entsprechenden Elemente der Hintergliedmaßen, wurden von Prof. Wiedersheim bei *Is. Schrenkii* unverknöchert gefunden. Das *Is. Wosnessenskii* unterscheidet sich nach Wiedersheim's Beobachtungen von der vorhergehenden Art dadurch, daß die beiden oben erwähnten Elemente des Carpus und Tarsus hier verknöchern, und daß außerdem im Carpus das Ulnare mit dem Intermedium und das Centrale 1 mit dem Carpale 4 verwächst, während das Centrale 2 eine Neigung zeigt mit dem Carpale 3 zu verwachsen.

Kehler beschreibt zwei kleine Knorpel vorn vor dem ersten Tarsale bei *Is. Schrenkii*, und hält sie für Überbleibsel des Praehallux. Dem 5. Tarsale und Praehallux ähnliche Bildungen bei *Isodactylum* fand Wiedersheim auch an der Fibularseite der Hintergliedmaßen von *Ranodon* (2 Knorpel) und bei *Cryptobranchus* (1 Knorpel). Er sieht diese Knorpel als Reste eines sechsten Fingers an und hält daher *Ranodon* für eine Form mit niedriger organisierten Gliedmaßen, die die höchste Zahl von Elementen (12) im Tarsus besitzen. Ein anderer Umstand, auf den Wiedersheim seine Aufmerksamkeit concentrirt, ist das Vorhandensein und die Lage zweier Centralia, welche bei *Is. Schrenkii* und *Is. Wosnessenskii* in einer Längsreihe zwischen dem Intermedium und Carpale des 2. Fingers liegen. Nach Wiedersheim's Meinung erscheint 1) die Anwesenheit zweier Centralia als Kennzeichen einer niedrigeren Organisation der Gliedmaßen (bei anderen Formen verschmelzen sie mit einander oder mit den benachbarten Knochen und es bleibt nur 1 Centrale übrig; 2 Centralia sind für *Cryptobranchus*, *Menopoma*, *Ranodon* und den *Axolotl* nachgewiesen); 2) das Centrale erscheint in den Gliedmaßen von *Isodactylum* vom Platz gerückt, während die ursprüngliche Lage dieses Knochens in den Hintergliedmaßen von *Cryptobranchus japonicus* vorhanden ist, wo beide Centralia

in einer Querreihe liegen und streng dem von Gegenbaur vorgeschlagenen Schema für das Archipterygium entsprechen.

Zu den eben berührten Thatsachen werde ich zurückkehren im Laufe der Behandlung der von mir beim Studium des Baues und der Entwicklung der Gliedmaßen von *Is. Schrenkii* gefundenen Daten, zu deren Besprechung ich jetzt übergehe.

Wenn wir uns mit dem Bau des Tarsus beim erwachsenen Thiere bekannt machen, fällt vor allen Dingen die regelmäßige säulnartige Anordnung der den Mittelfuß bildenden Knochen in die Augen, eine Anordnung, wie wir sie ähnlich nur in den Gliedmaßen weniger Urodelen, z. B. von *Ranodon* und *Axolotl*, finden. Die erste (innere) Reihe ist durch das Tibiale und erste Tarsale, die zweite durch das Intermedium, zwei Centralia und das zweite Tarsale, die dritte durch das Fibulare, vierte und dritte Tarsale gebildet. Diese beiden letzten Elemente sind ein wenig verschoben und zeigen eine Neigung zur Bildung jener kreisförmigen Anordnung, wie sie den Elementen der fibularen Seite bei vielen anderen Urodelen eigenthümlich ist. Die Partien des durchsichtigen Knorpels, welcher die einzelnen Elemente des Mittelfußes verbindet, sind in den Zwischenräumen jeder Säule oder verticalen Reihe breiter, als zwischen den einzelnen Knochen, welche ein und derselben Reihe angehören. Das Tibiale und Tarsale 1 erweisen sich bei den von mir untersuchten Exemplaren als verknöchert, wie auch die übrigen Elemente. Der Knorpel, welcher nach Wiedersheim's Ansicht das fünfte Tarsale vorstellt, findet sich nicht bei allen Exemplaren, und dort, wo ich ihn fand, war er viel schwächer ausgeprägt, im Vergleich zu dem, wie er auf der Zeichnung, die der oben erwähnten Arbeit Wiedersheim's beigegeben ist, abgebildet ist. Bei nicht vollkommen erwachsenen Exemplaren findet sich keine Spur dieses Knorpels. Die von Kehrer beschriebenen Knorpel, welche auf der tibialen Seite liegen und nach seiner Meinung Überbleibsel des Praehallux darstellen, fand ich bei den von mir untersuchten Exemplaren gar nicht, weder bei erwachsenen Formen, noch bei den Larven. An den Vordergliedmaßen fand ich die Carpalia 3 und 4 etwas mehr verschoben als an den Hinterextremitäten, und außerdem ist bei der Mehrzahl der Exemplare zwischen Ulnare und Intermedium, Centrale 1 und Carpale 4, Centrale 2 und Carpale 3 dieselbe Verwachsung in geringerem oder größerem Maße ausgedrückt, wie sie von Wiedersheim für *Is. Wosnessenskii* beschrieben ist. Radiale und Carpale 1 verknöchern. Die von Wiedersheim hervorgehobene Verschiedenheit im Bau der Gliedmaßen existiert also nicht, und man muß aller Wahrscheinlichkeit nach dieses Versehen durch den Umstand erklären, daß der erwähnte Autor, welcher nur ein spärliches Material zur Ver-

fügung hatte, ein junges Exemplar von *Is. Schrenkii* und ein altes von *Is. Wosnessenskii* untersuchte.

Bei einer Vergleichung des Carpus und Tarsus bietet das Intermedium bedeutende Unterschiede nach seiner Lage, Größe und Beziehung zu den benachbarten Knochen. An der Vorderextremität wird dieses Element durch einen sehr kleinen Knochen repräsentiert, der Neigung zur Verwachsung mit dem Ulnare zeigt, wobei er, sozusagen, ganz in den Complex der Handwurzel eintritt und niedriger liegt als die unter einander sich berührenden distalen Enden des Radius und der Ulna. Das Intermedium der Hinterextremität dagegen erscheint als sehr großer (an Größe dem mächtig entwickelten Fibulare gleicher) Knochen, der mit seiner oberen Hälfte außerhalb des Gebietes des eigentlichen Tarsus liegt, indem er sich zwischen die distalen Enden der Knochen des Unterschenkels hineinschiebt und sie aus einander treibt, so daß die inneren Winkel der verbreiterten Enden der Tibia und Fibula sich nicht unter einander, sondern mit dem Intermedium berühren. Der Umstand, daß bei allen Amphibien die Hinterextremitäten in ihrem Erscheinen und ihrer Entwicklung stark hinter den vorderen zurückbleiben (bei den Larven von *Isodactylium Schrenkii* erscheinen die Hintergliedmaßen in Gestalt von schwach entwickelten Höckern am 6.—7. Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei, wenn die Vordergliedmaßen, die schon an eben erst ausgeschlüpfen Larven bemerkbar sind, als gut entwickelte Flossen sich erweisen), ferner auch die von mir oben erwähnte Lage der Achse dieser Extremitäten im Verhältnis zur Achse des Körpers, welche sich im Vergleich zu den Vorderextremitäten mehr der Lage der Flosse bei der Larve nähert, geben uns, wie mir scheint, das Recht, die Hinterextremitäten als Organe anzusehen, die phylogenetisch jünger sind als die vorderen und zugleich die Merkmale für die primären zu halten, durch welche sich die Hinterextremitäten von *Is. Schrenkii* von den vorderen unterscheiden, nämlich: 1) die klarer ausgesprochene säulenartige Anordnung der Elemente des Tarsus, 2) die Verkürzung der Knochen des Unterschenkels im Vergleich mit den Knochen des Vorderarmes und 3) die Größe (Länge) des Intermediums und die Lage seines oberen Theiles zwischen den Knochen des Unterschenkels. Alle diese Merkmale sind auch bei vielen anderen Formen der geschwänzten Amphibien klar ausgeprägt. Hinsichtlich der Lage und Größe des Intermediums weise ich z. B. auf *Ranodon sibiricus* und *Salamandra atra* hin.

Indem wir uns den verschiedenen Stadien der Entwicklung der Extremitäten von *Is. Schrenkii* zuwenden, finden wir sogar schon bei verhältnismäßig späten Stadien — bei Larven mit Kiemen, die schon begonnen haben zu atrophieren, oder die schon ganz atrophiert sind,

und die keine Spur mehr von irgend einem Überbleibsel der Flosse an den Gliedmaßen haben — an deren Skelet der Vorderextremitäten die Eigenthümlichkeiten scharf ausgeprägt, welche die Hinterextremitäten der erwachsenen Form characterisieren. Fig. 3 stellt die Vorder-

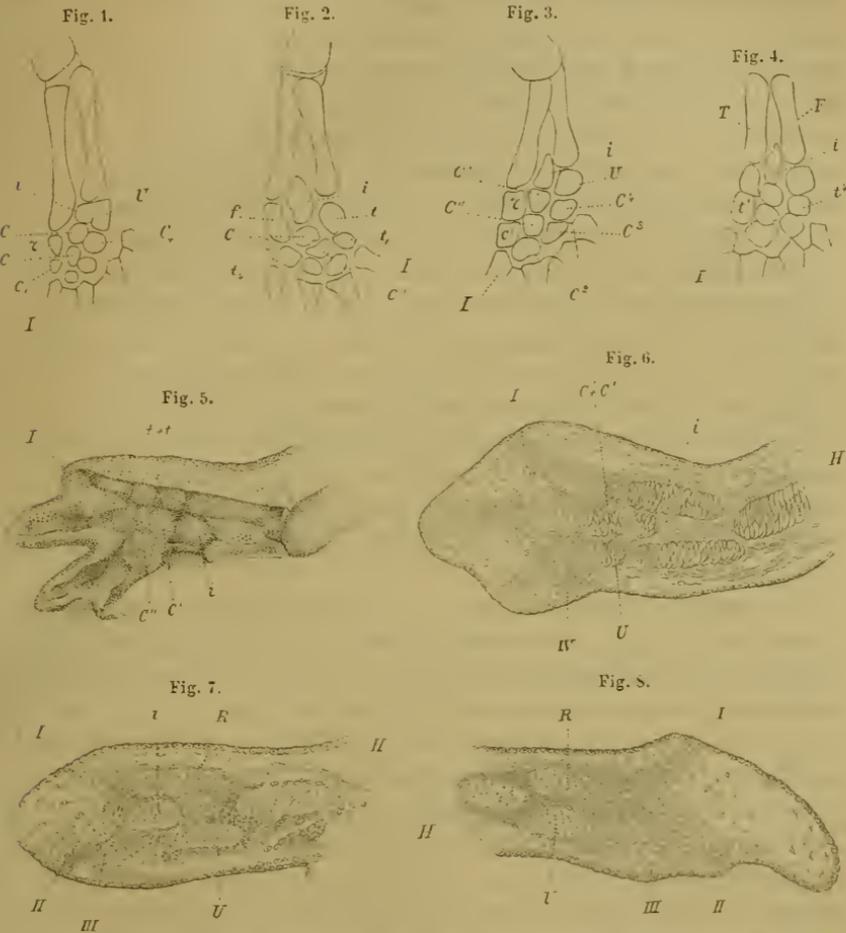


Fig. 1 und 2. Skelet der Vorder- und Hinterextremität eines erwachsenen *Isodaectylum* (Flächenpräparate).

Fig. 3 und 4. Skelet der Vorder- und Hinterextremität eines 40 mm langen Exemplares (Flächenpräparate).

Fig. 5. Schnitt durch die Hinterextremität einer Larve von 30 mm Länge.

Fig. 6. Schnitt durch die Vorderextremität einer Larve von 22 mm Länge.

Fig. 7. Schnitt durch die Vorderextremität einer Larve von 16 mm Länge.

Fig. 8. Schnitt durch die Vorderextremität einer Larve von 14 mm Länge.

H, Humerus; *R*, Radius; *U*, Ulna; *T*, Tibia; *F*, Fibula; *r*, Radiale; *u*, Ulnare; *t*, Tibiale; *f*, Fibulare; *i*, Intermedium; *C'*, *C''*, erstes und zweites Centrale; *c*¹, *c*², *c*³, *c*⁴, Carpalia des ersten, zweiten etc. Fingers; *t*¹, *t*², *t*³, *t*⁴, die entsprechenden Tarsalia; *I*, *II*, *III*, *IV*, erster, zweiter, dritter, vierter Finger; *t'* + *t*, unpaare Keim-
anlage des Tibiale und ersten Tarsale; *c''* + *c'*, unpaare Keimanlage beider Centralia.

gliedmaßen einer Larve von 40 mm Länge dar, Fig. 4 die linke Hinterextremität derselben Larve. Wir sehen, daß die Vorderextremität hinsichtlich der Lage und Größe des Intermediums gleichsam das Stadium des Hinterfußes des erwachsenen Thieres durchmacht. Das Intermedium ist hier nicht mit dem Ulnare verwachsen, ist gestreckt und im Vergleich zu den übrigen Elementen der Handwurzel und des Vorderarmes groß (im Vergleich zu den Verhältnissen dieser Knochen bei dem erwachsenen Thiere) und schiebt sich mit seinem Proximalende zwischen die Enden der Ulna und des Radius hinein. Das Carpale 4 und 3 ist weniger verschoben im Verhältnis zu dem, was wir beim erwachsenen Thiere sehen. Zugleich sind die Knochen jeder vertikalen Längsreihe der Handwurzel unter einander enger verbunden als bei dem erwachsenen Thiere. Diese Merkmale treten in den Hintergliedmaßen schärfer hervor. Was nun die relativen Maße des Intermediums und der Elemente des Vorderarmes, sowie Unterschenkels anbetrifft, so hat bei der beschriebenen Vorderextremität, bei einer Länge des Carpus (vom Anfang des Intermediums bis zur Wurzel des 2. Fingers) von 5,3 mm und einer Breite desselben von 5 mm, das Intermedium eine Länge von 2 mm, der Radius (welcher die Ulna an Länge übertrifft) 8,5 mm; an der Hinterextremität aber hat das Intermedium, bei einer Länge und Breite des Tarsus von 4 mm, 2,2 mm Länge, die Tibia 5 mm.

In einem jüngeren Stadium der Entwicklung der Hintergliedmaßen, welche noch mit einer Schwimnhaut versehen sind, die als Überbleibsel der Flosse erscheint (Länge der Larve 30'''), ist das Intermedium relativ noch stärker entwickelt (die Tibia ist hier nur zweimal so groß wie das Intermedium), Tibia und Fibula sind nicht nur in der distalen Partie aus einander geschoben, sondern auch im Gebiete der proximalen Gelenkverbindung, und der strahlenförmige Character der Anordnung der Elemente des Unterschenkels und Tarsus ist sehr klar ausgeprägt, besonders auf der tibialen Seite der Extremität (I. Strahl), wo am Praeparat die Tibia, das Tibiale, Tarsale I, Metatarsale und der Finger gleichsam als massiver Knorpelstrahl erscheinen, der stellenweise von sich intensiv färbendem faserigem Knorpel unterbrochen ist, wobei Tibiale und Tarsale 1 als ein einziger ungetheilte Knorpel erscheinen, der in späteren Stadien der Entwicklung der Extremität in zwei Knorpel zerfällt, die dem Tibiale und Tarsale 1 entsprechen; die Grenze zwischen den beiden Centralia ist ebenfalls undeutlich, und schon in diesem Stadium sieht man, daß beide Centralia als unpaares Element angelegt werden. Die enge Beziehung, in welcher in den aufgezählten Stadien das Intermedium zur Fibula und dem entsprechenden Vorderarmknochen steht (es ist mit diesem Knochen

durch Knorpelgewebe verbunden, als ob es aus ihnen hervorwüchse), erscheint, wie jüngere Stadien der Entwicklung zeigen, als secundäres Merkmal, das nur älteren Entwicklungsstadien eigenthümlich ist.

Verfolgen wir den Entwicklungsgang des Intermediums in noch jüngeren Stadien, so finden wir (an Schnitten durch Vorderextremitäten von Larven von 20—22" Länge), daß es zwischen den in ihrer ganzen Länge weit aus einander geschobenen Radius und Ulna liegt, in einer Linie mit dem Oberarmknochen (die Extremität ist hier noch sehr wenig gebogen und daher bildet die Achse des Vorderarmes und der Handwurzel mit dem Oberarmknochen eine fast gerade Linie), indem es vorn mit kaum bemerkbarer, undeutlicher Grenze (die von einer Partie prochondralen Gewebes gebildet wird, das sich später in faserigen Knorpel verwandelt) in einen unpaaren Knorpeltheil übergeht, durch welchen in diesem Stadium beide Centralia dargestellt werden.

Über dem Intermedium (zwischen Ulna und Radius) liegen Mesodermzellen, welche einen in der Mitte unterbrochenen Strang bilden, der das Intermedium mit dem Humerus verbindet. In jüngeren Stadien ist dieser Strang deutlicher ausgeprägt und erscheint massiv. Die Zellen seiner distalen Partie, oder wenigstens ein Theil dieser Zellen, bilden einen durchsichtigen Knorpel, der in späteren Stadien das Intermedium mit dem Ulnare verbindet, während die am Proximalende dieses Stranges gelegenen Zellen, zwischen den aus einander geschobenen proximalen Enden der Vorderarmknochen, den Mitteltheil des Knorpels liefern, welcher ein Gelenk zwischen dem Humerus und dem Vorderarm bildet, und auch an der Bildung des inneren Theiles der verbreiterten Basis des Radius theilnehmen.

Bei Larven von 16" Länge, bei denen die Hinterextremitäten kaum angedeutet sind, in Form von schwach entwickelten, saugwarzenähnlichen Auswüchsen, und die Vorderextremitäten noch als Flossen erscheinen, finden wir an Schnitten durch die Vordergliedmaßen einen isolierten Humerusknoorpel (der im Knorpelstadium früher als alle übrigen Elemente des Extremitätenskelettes auftritt); vor demselben, parallel mit ihm, liegen die aus einander gerückten Knorpel des Vorderarmes.

Zwischen ihren distalen Enden, in der Linie der Fortsetzung des Humerusknoorpels, befindet sich ein gestreckter Knorpel, der das Intermedium vorstellt und mit dem Humerus durch einen Strang von Mesodermzellen verbunden ist. Vor diesen Knorpeln liegt ein Haufen Zellen, welche die übrigen Elemente der Handwurzel repräsentieren, welche in Verbindung mit drei innerhalb der Flosse angelegten Strängen von embryonalen Zellen stehen, die als Anlage von Fingern er-

scheinen, wobei die Keime des 2. und 3. Fingers etwas später sich differenzieren, als die Trennung des ersten Fingers von einer Gruppe von Zellen stattfindet, durch welche der 2. und 3. Finger repräsentiert wird. Diese Stränge entstehen durch Anhäufung von Mesodermzellen innerhalb der distalen Bindegewebsparte der Flosse in der Periode, wo die Theilung derselben in einen Basaltheil, die Anlage des zukünftigen Cheiropterygiums, und den später durch Resorption schwindenden distalen Theil beginnt.

Innerhalb der Platte, welche in den ersten Perioden der Entwicklung den ganzen Carpus vorstellt, differenzieren sich außer dem in dem Knorpelstadium ungefähr gleichzeitig mit den Elementen des Vorderarmes erscheinenden Intermedium, die Knorpelsäulen, welche als Fortsetzungen des nach vorn wachsenden Radius, Ulna und Intermediums erscheinen und zugleich in späteren Stadien der Entwicklung ein Ganzes bilden, mit immer deutlicher innerhalb des Gewebes hervortretendem Skelet der drei Finger. Diese Säulen beginnen bei der Verwandlung des weichen prochondralen Gewebes in Knorpelgewebe in einzelne Knorpel zu zerfallen, wobei die Grenzpartien der prochondralen Strahlen zwischen den zukünftigen Carpal- und Tarsalelementen sich nicht in Knorpel verwandeln, sondern einen faserigen Character anzunehmen anfangen. Annähernd gleichzeitig (die beiden letzten bleiben etwas zurück) differenzieren sich das Ulnare, beide Centralia und das Radiale mit seinem Tarsale, die vier letzteren in Form von 2 unpaaren Knorpeln, die später dann jeder wieder in zwei Knorpel zerfallen. Später als alle anderen Elemente — parallel der späteren Anlage und Entwicklung des 3. Fingers — geht die Differenzierung der Carpale 3 und 4 (und der entsprechenden Tarsalia) vor sich, von denen das letztere in zeitweilige enge Verbindung mit dem 4. Finger tritt. Diese beiden letzten Elemente erscheinen schon bei ihrem ersten Auftreten als selbständig differenzierte Knorpel etwas verschoben, indem sie keine so vollständige Reihe bilden, wie die den 1. und 2. Strahl vorstellenden Elemente. Die Vorderpartien der Strahlen zerfallen gleichzeitig mit der Verwandlung des Gewebes in Knorpelgewebe in die Metacarpalia und die Phalangen, wobei hinsichtlich dieses Processes der erste und zweite Finger den dritten überholen.

Die Entwicklung des 4. Fingers geht folgendermaßen vor sich: in frühen Entwicklungsstadien finden sich zu beiden Seiten der eben erst differenzierten Elemente des Vorderarmes und der Carpalplatte Anhäufungen von Zellen, von denen die auf der ulnaren Seite liegende als Fortsetzung der Zellenplatte erscheint, welche den Keim des 3. Fingers vorstellt. Bei Larven von 20—22 mm häufen sich, wenn die ersten drei Finger schon deutlich ausgesprochen sind, seitwärts

vom 4. Carpale die Zellen zu einer Gruppe, welche den Keim des 4. Fingers darstellt. Die die Basis dieser Anlage bildenden Zellen (d. h. das zukünftige Metacarpale) sind eng mit dem 4. Carpale verbunden, welches sich als selbständiges Element hervorzuheben beginnt, so daß der in der Entwicklung begriffene Finger in gewissen Stadien gleichsam aus dem 4. Carpale hervorzuwachsen scheint. Diese Verbindung schwindet aber mit der Zeit und bei dem erwachsenen Thiere ist das Metacarpale des 4. Fingers vom entsprechenden Carpale durch eine breite Schicht durchsichtigen Knorpels getrennt, der alle Elemente der Handwurzel von einander scheidet.

Indem ich mich den früheren Entwicklungsstadien der Extremitäten von *Is. Schrenkii* zuwende, welche von mir theilweise schon in meiner Bemerkung »Über die Fortpflanzung von *Is. Schrenkii* Strauch« (Zool. Anz. 1895. No. 474) beschrieben wurden, will ich hier Folgendes betonen: die Vordergliedmaßen der eben aus dem Ei geschlüpften Larven werden durch kaum bemerkbare Knospungen repräsentiert, durch Ausstülpungen der Hauttegumente, die innen von Mesodermzellen erfüllt sind; diese Ausstülpungen wachsen allmählich an, indem sie Zitzenform annehmen, dann sich in Flossen umwandeln, bei denen sich die Proximalpartien nach und nach differenzieren, indem sie allmählich eine runde Form annehmen und mit Mesodermzellen gefüllt sind. Diese Partien geben dann mit der Zeit die Musculatur und das Skelet der künftigen Gliedmaße. Das distale Ende der Flosse enthält nur ein geringes Quantum von Embryonalzellen, besteht aus durchsichtigem Bindegewebe und wird allmählich aufgesogen, wobei die Finger, die sich durch Differenzierung von Gruppen embryonaler, sich im Innern der Bindegewebspartige der Flosse, auf der Grenze zwischen ihrer proximalen und distalen Partie, bildender Mesodermzellen entwickeln, gleichsam sich aus der Flosse herausschieben, die in gewissen Stadien der Entwicklung als Schwimmhaut erhalten bleibt. Der erste und zweite Finger werden gleichzeitig angelegt, der dritte bleibt ein wenig zurück in der Entwicklung. Der Proceß der Entwicklung der Finger stellt hier genau dieselbe Knospung vor und verläuft ganz genau wie der, welcher für den Triton beschrieben ist; ein Unterschied liegt nur darin, daß bei *Isodactylum* der ganze Knospungsproceß innerhalb des Gewebes der Flosse verläuft.

Schon in den frühesten Entwicklungsstadien der Gliedmaßen bei Larven von 12—13 mm Länge, wenn eben erst die Gruppen von Zellen sich zu differenzieren anfangen, welche der Entstehung der Finger dienen, kann man im Innern der Flosse drei Zellenstränge unterscheiden, in denen im Proximaltheil des mittleren in Form eines selbständigen und im Knorpelstadium nicht mit den Knorpeln des Vorder-

arnes zusammenhängenden Elementes der Humerus, im distalen Theile des mittleren und in beiden Seitenbogen das Intermedium und beide Knorpel des Vorderarmes hervorgehen. Der Differenzierung dieser Elemente, in Form von Knorpelmassen, geht eine dichte Anhäufung von Embryonalzellen an den betreffenden Stellen der Flosse voraus, die dann die Anlage dieser Knochen liefern.

Die distalen Partien der drei schon in frühen Entwicklungsstadien der Flosse angelegten Strahlen, welche den ersten bis dritten Finger darstellen, sowie die entsprechenden Metacarpalia, zerfallen später in einzelne Elemente (Metacarpalia und Phalangen) wie die ihnen entsprechenden Partien (Säulen) der Hand- und Fußwurzel, so daß die Theilung der Strahlen also vom Proximaltheil der Gliedmaßen zum distalen fortschreitet.

Beim erwachsenen *Isodactylum Schrenkii* ist die Zahl der Phalangen an den Vordergliedmaßen (angefangen vom ersten Finger) 2, 2, 2, 2, an den Hintergliedmaßen 2, 2, 3, 2. Der dritte Finger der Hintergliedmaßen, welcher 3 Phalangen besitzt, übertrifft die übrigen Finger an Länge. Bei dem einen der von mir untersuchten Exemplare fand ich den dritten Finger der Vorderextremität nur aus einer Phalange bestehend, die nach Größe und Form zwei Phalangen eines normal gebildeten Fingers entsprach.

Auf Grund der oben gebotenen Thatsachen komme ich zu folgenden Schlüssen:

1) Das Intermedium gehört nicht von Hause aus dem Gebiete des Carpus und Tarsus an, sondern dem Vorderarme und Unterschenkel und stellt ein Intermedium vor, welches im Laufe der phylogenetischen Entwicklung sich verkürzte und hinabstieg; früher stand es in engerer Beziehung zum Humerus und ist, sozusagen, morphologisch dem Radius und der Ulna (resp. Tibia und Fibula) gleichwerthig. Morphologisch kann man diesen Knochen als dem Mesopterygium der Haie und der Crossopterygier entsprechend ansehen. Die primitive Lage des Intermediums hat sich bis zu einem gewissen Grade in den Hinterextremitäten von *Isodactylum* und einigen anderen geschwänzten Amphibien erhalten.

2) Schon im Knorpelstadium der Entwicklung des Extremitätenskélettes giebt es Momente, wo das Tibiale und Tarsale 1 einerseits und beide Centralia andererseits durch unpaare Knorpel repräsentiert werden, die erst später jeder in die zwei entsprechenden Elemente zerfallen. Es ist also die Anwesenheit zweier Centralia in den Extremitäten einiger Amphibien das Resultat weiterer Differenzierung der Hand- und Fußwurzel und kann in keinem Falle als Beweis dafür gelten, daß die betreffende Form genetisch niedrig gestellt ist. Es ist sehr

leicht möglich, daß bei vielen erwachsenen Formen, die ein Centrale besitzen, als secundäre Erscheinung ein Verschmelzen der beiden früher sich getrennt habenden Centralia stattgefunden hat, oder die Verschmelzung des einen Centrale mit einem der benachbarten Knochen. (Den Beginn eines ähnlichen Verschmelzungsprocesses haben wir in den Vorderextremitäten von *Isodactylum*.) Aber ein solcher Vorgang kann nicht als allgemein gültig hingestellt werden. Da, wo er stattgefunden hat, kann er embryologisch nachgewiesen werden. In anderen Fällen wird man, ebenfalls auf embryologischem Wege, höchst wahrscheinlich nachweisen können, daß keine Verschmelzung zweier Centralia stattgefunden hat, sondern daß die Theilung ihrer unpaaren Embryonalanlage unterblieb.

Da beide Centralia in Gestalt unpaarer Knorpel angelegt werden und einem Strahle angehören, so wird ihre einfachste Lage die sein, in welcher sie sich in den Extremitäten von *Isodactylum* befinden. Eine andere Lage derselben kann sowohl von der Verschiebung eines dieser Knochen, wie auch von der Theilung ihrer unpaaren Uranlage in anderer Richtung als dies bei *Isodactylum*, *Axolotl* und anderen Formen statt hat, abhängen, bei denen diese Elemente die primäre Lage haben.

3) Der Umstand, daß Carpus und Tarsus im Verlaufe ihrer Entwicklung Stadien durchlaufen, in denen sie weniger Elemente enthalten als in späteren Stadien, macht die Voraussetzung möglich, daß den fünffingerigen Extremitäten der Amphibien eine Form von Gliedmaßen vorausging, die keine größere, sondern eine geringere Zahl von dieselbe zusammensetzenden Knochen besaß.

4) In frühen Stadien der Entwicklung der Flosse von *Isodactylum* ist die gegenseitige Lage von Humerus, Intermedium und der Elemente des Vorderarmes eine derartige, daß nach meiner Ansicht kein Grund vorliegt, den Humerus, das Intermedium, beide Centralia, das zweite Carpale und den zweiten Finger nicht als Elemente anzusehen, die den Hauptstrahl bilden, den Radius und Ulna mit den entsprechenden Knochen des Carpus und den Fingern für Seitenstrahlen, indem man so das Skelet der Flosse von *Isodactylum* als eine zweiseitige Anordnung der Strahlen besitzend ansieht.]

5) Zwei Prozesse spielen bei der Entwicklung der Extremitäten eine sehr wichtige Rolle: der Proceß der Knospung (Entwicklung der Finger) und der Theilungsproceß (Proceß des Zerfallens) der embryonal als massive Gebilde angelegten Strahlen in getrennte Elemente. Letzterer steht in Zusammenhang mit der Anpassung für den Ersatz der höchst einfachen Ruderbewegungen der Flosse durch die complicirten Bewegungen, welche einer fünffingerigen Extremität eigen sind.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Shitkov B.M.

Artikel/Article: [Über den Bau und die Entwicklung des Skeiettes der freien Gliedmassen des Isodacylium Schrenkii Strauch. 246-257](#)