

Herp.
QL
669.2
.G54
1879

UEBER
ENTWICKELUNG UND REGENERATION
DES
GLIEDMASSENSKELETS
DER MOLCHE

VON
DR. ALEXANDER GOETTE

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU STRASSBURG

MIT VIER PHOTOGRAPHISCHEN UND EINER LITHOGRAPHISCHEN TAFEL.

LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.

1879.

Alex. Agassiz.

Library of the Museum

OF

COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

Founded by private subscription, in 1861.

Deposited by ALEX. AGASSIZ.

No. 7398

UEBER
ENTWICKELUNG UND REGENERATION
DES
GLIEDMASSENSKELETS
DER MOLCHE

VON

DR. ALEXANDER GOETTE

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU STRASSBURG

MIT VIER PHOTOGRAPHISCHEN UND EINER LITHOGRAPHISCHEN TAFEL.

LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.

Sm 1879.

Vorbemerkung.

Ich habe die Untersuchungen über die Entwicklung und Regeneration der Gliedmaßen der Moleche an *Triton cristatus* und *Tr. taeniatus* angestellt und mich dabei einer Methode bedient, welche ich nach mehrfachen Versuchen zur Erzielung befriedigender Präparate als die günstigste kennen lernte. Ich ließ die frisch abgeschnittenen Extremitäten eine ganz kurze Zeit in reinem Wasser liegen und brachte sie dann mit demselben unter das Deckglas. Dort löste sich die Epidermis in ihre einzelnen Zellen auf und ganz rein von der subepidermoidalen Masse ab, welche völlig intakt und meist ohne jede erkennbare Quellung zurückblieb. Sie erhielt sich dabei krystallhell mit Ausnahme der Skeletanlagen, welche selbst im jüngsten Zustande nach jener Behandlung in dunklerer Zeichnung hervortraten. Sobald diese Zeichnung den relativ höchsten Grad von Deutlichkeit erreicht hat, ist es Zeit, sie durch eine vorsichtige Färbung zu fixiren. Unterbleibt die letztere und wird das Präparat der Wirkung des Wassers zu lange ausgesetzt, so büßt es unter Quellung und Trübung seine Klarheit ein; anderseits wird bei der Anwesenheit von zu wenig Wasser unter dem Deckglase der Druck des letzteren für das zarte Objekt zu stark, sprengt dann die festere Kutisschicht, welche die weichere Innenmasse einschließt, und lässt diese hervorquellen. Endlich macht ein zu früher oder zu plötzlicher Zusatz des Färbe- und Konservierungsmittels das Ganze ebenfalls unkenntlich. Kurz, diese Methode ist allerdings keine sichere zu nennen, da bestimmte Regeln zur Vermeidung aller Uebelstände nicht anzugeben und daher einige Misserfolge unvermeidlich sind: ihre Vortheile bestehen aber einmal in der Schnelligkeit und Leichtigkeit der Operation und dann in der Vollkommenheit der gelungenen Präparate, welche nicht nur die allgemeinen Formverhältnisse, sondern bei den jüngeren und zarteren Extremitäten, wo es insbesondere darauf ankommt, auch die Klarheit der feineren Textur betrifft. Um dies zu beweisen, habe ich einige meiner Präparate direkt unter dem Mikroskop photographiren lassen: eine gleiche Darstellung aller erforderlichen Figuren war aus manchen technischen Gründen (ungleiche Dicke, wechselnde Größe und Färbung der Objekte) unthunlich und hätte anderseits nicht leicht den Vortheil der Uebersichtlichkeit gewährt, den ich dadurch zu erreichen suchte, dass ich alle

bezüglichen Bilder in zu einander passenden Größenverhältnissen und in kongruenter Lage, d. h. die rechten Extremitäten von der Dorsal-, die linken von der Volarseite zeichnete. — Um die Zahl der Figuren zu beschränken, habe ich die Bildungen der vorderen und hinteren Extremität, der primären Entwicklung und der Regeneration, so weit sie wirklich mit einander übereinstimmen, nur je einmal dargestellt.

Noch sehe ich mich veranlasst, der Verlagshandlung meinen besonderen Dank auszusprechen für die Bereitwilligkeit, mit der sie allen meinen Wünschen hinsichtlich der äußeren Ausstattung dieser Abhandlung entgegenkam.

A. Die primäre Entwicklung des Arm- und Handskelets.

Die erste Anlage der vorderen Extremität der Molche zeigt sich als ein Zellenhaufen innerhalb der von mir sogenannten äußeren Segmentseicht*, hinter dem Kiemenapparat und etwas unter der Seitenlinie. Als bald tritt dieser Zellenhaufen unter Verdrängung der Oberhaut warzenförmig an der Körperoberfläche hervor und wächst alsdenn horizontal nach hinten in einen kegelförmigen Fortsatz aus, während seine unter dem Niveau der Körperoberfläche bleibende Basis sich auf- und abwärts zur Anlage des Schultergürtels ausbreitet. Jene kegelförmige Anlage der freien Gliedmaße flacht sich darauf von außen nach innen etwas ab, und erhält ihr Ende einen von zwei Zinken eingefassten Ausschnitt (vgl. Taf. I Fig. 1, 6). Während diese beiden Zinken zu den zwei ersten Fingern länger auswachsen, und die übrigen Finger dazu kommen, biegt sich der ebenfalls verlängerte Arm zuerst ummerklich, dann immer stärker in der Mitte seiner Länge so, dass seine zwei Hälften einen nach unten offenen stumpfen Winkel bilden, die proximale nach hinten etwas aufsteigt, die distale absteigt, und die Hand der Körperseite flach anliegt, also sich in einer sagittalen Ebene ausbreitet (Taf. IV Fig. 22—24). Die weiteren Drehungen des Armes und der Hand, welche in dem Maße eintreten, als die Extremität zu functioniren beginnt, werden erst später betrachtet werden.

1. Stadium. Das Innere der zapfenförmigen Anlage des Armes besteht aus gleichartigen rundlichen Zellen, welche in einer spärlichen, klaren und ziemlich konsistenten Zwischensubstanz eingelagert sind. Eine Differenzierung dieser Zellenmasse zeigt sich zuerst in der proximalen Hälfte der Anlage in Gestalt einer festeren, d. h. aus dichter zusammengedrängten Zellen gebildeten Axe — der Anlage des Humerus. — Sobald die Gabelung am freien Ende der Extremität eben sichtbar geworden, wird jene Humerusanlage deutlicher, indem das umgebende Gewebe in Folge einer Lockerung klarer und zarter wird, die Elemente der Skeletanlage aber sich unter stärkerer Aufhellung und Festigung der Zwischensubstanz quer zu strecken beginnen, während die dadurch gebildete kurze Säule außen von einer dichteren Schicht längsgelagerter Zellen begrenzt wird, — der Anlage des Perichondriums und des späteren Röhrenknochens (Fig. 1). Bevor aber die Humerusanlage den eben geschilderten Charakter eines Knorpelbildungsgewebes** erlangt hat, sind schon weitere Skeletanlagen in der distalen Hälfte der Extremität entstanden.

* Vgl. meine „Entwicklungsgeschichte der Unke“. Leipzig 1875, S. 468, Taf. XVI Fig. 299, Taf. XVII Fig. 319.

** Bezüglich der Histiogenese des Knorpels verweise ich auf meine früheren, diesen Gegenstand behandelnden Arbeiten, insbesondere die „Entwicklungsgeschichte der Unke“, S. 361, 367—371 377, u. s. w.

Das distale Ende der Humerusanlage geht kontinuierlich in eine ebensolche dichte und dunkle Zellenmasse über, woraus die erstere anfangs bestand. Diese Gewebsverdichtung setzt sich aber nun nicht einfach axial fort, sondern tritt in zwei Aeste auseinander, welche dem oberen oder ulnaren und unteren oder radialen Rande der nach hinten gerichteten Extremität entsprechend bis in die eben hervortretenden zwei Zinken hinein verlaufen (Fig. 1, 6). Vom Humerus aus divergiren diese beiden Aeste, um sich auf der Mitte ihres bogenförmigen Verlaufes einander bis zur Berührung zu nähern und dann wieder unter einem spitzen Winkel auseinanderzufahren. Man könnte daher diese Anlage der zwei Aeste, solange ihre divergirenden Enden noch kurz sind, eine leiertörmige nennen.

Allerdings ist die Unabhängigkeit beider Aeste von einander an den jüngsten eben ausgeschlüpften Larven insofern nicht ganz rein zu erkennen, als ihre Berührung in der Mitte ihres Verlaufes gleich anfangs, wenn die ganze Anlage noch nicht scharf begrenzt ist, eine innige ist, und aus dieser Verbindung sehr bald ein einfacher Skelettheil hervorgeht (Fig. 1, 2). Ein Blick auf die regenerirten Extremitäten älterer Larven, deren Skeletanlagen in dem entsprechenden Stadium histiologisch weiter entwickelt und daher schärfer begrenzt sind (Taf. III Fig. 14, 15), lehrt aber, dass beide Aeste wirklich getrennt angelegt werden, worauf ich noch ausführlicher zurückkomme. — Ich habe dieselben ferner immer nur gleichzeitig entstehen sehen, sodass ich sie zunächst, vorbehaltlich einer späteren Erörterung dieser Frage, als koordinirte Bildungen ansehen muss. Endlich traf ich ihre Anlagen nur in Kontinuität mit der Humerusanlage, als ununterbrochene Fortsetzungen derselben. Diese Auffassung kann dadurch nicht beeinträchtigt erscheinen, dass die Gewebsbildung der genannten Theile, des Humerus und seiner beiden Aeste, nicht gleichzeitig dieselbe ist. Denn einmal bestand der Humerus vorher durchweg aus demselben Gewebe wie die eben angelegten Aeste, und ist ferner seine Knorpelbildung am distalen Ende anfangs nicht irgendwie scharf begrenzt, sondern verliert sich ganz allmählich in das noch weiche dunkle Gewebe, welches sowohl jenes Ende als die kontinuierliche Fortsetzung desselben, die beiden Aeste, bildet und sich vom übrigen Bildungsgewebe der Extremität, wenn auch nicht scharf, so doch sehr deutlich abhebt (Fig. 1—h, u). Die Humerusanlage und die beiden von ihm ausgehenden Aeste kann ich daher nicht als völlig unabhängig von einander auftretende Bildungen ansehen; und wenn in der Folge die Knorpelbildung allerdings nicht kontinuierlich von der ersteren in die beiden Aeste fortschreitet, sondern an der Grenze, dem späteren Ellenbogengelenk, eine Unterbrechung erfährt, so sehe ich darin nur eine ebensolche, durch die genannte histiologische Differenzirung hervorgerufene Gliederung einer zusammenhängenden Anlage, wie sie sich z. B. auch in der Entwicklung der äußeren Chordascheide darstellt. Wird die Einheit der letzteren zugegeben, obgleich die Verwandlung ihrer ersten Anlage in Knorpel anfangs nur in getrennten vertebralen Abschnitten erfolgt, so muss, wenn man nicht inkonsequent sein will, auch dasselbe Schlussverfahren bei der Deutung der Anlagen des Extremitätenskelets zur Geltung kommen.

Auch in jedem der beiden Aeste beginnt die Knorpelbildung weder einheitlich noch etwa regelmäßig centrifugal fortschreitend. Ihre schon am Humerus bezeichnete Vorbereitung zeigt sich zuerst in den proximalen und distalen oder Fingerabschnitten, sodass die zwischenliegenden mittleren Abschnitte darin noch zurückbleiben. Doch fängt diese Gewebsumbildung in den entsprechenden Abschnitten beider Aeste nicht immer gleichzeitig an.

Im ersten Stadium entwickelt sich also zuerst die axiale Anlage des Humerus, und dann diejenige zweier kontinuierlicher Fortsetzungen desselben, eines radialen und eines ulnaren Astes oder Strahls, welche in Leierform sich einander nähern und darauf in die zwei ersten Finger auslaufen. Ihr ersterer Abschnitt, vom Humerus an bis zu ihrer Berührung, umfasst also den Vorderarm und die Handwurzel. Die Vorbereitung zur Knorpelbildung beginnt zuerst im Humerus, dann in den proximalen und distalen Abschnitten der Aeste mit getrennten Ausgangspunkten.

2. Stadium. Als Hauptmomente dieses Stadiums sind zu nennen: erstens die Sonderung der proximalen Hälften beider Aeste in Handwurzel und Vorderarm, zweitens die Anlage eines ulnaren Seitenastes der Hand.

Die erste Sonderung wird durch folgende Vorgänge herbeigeführt. Erstens verschmelzen beide Aeste an der Berührungsstelle gewöhnlich vollständig mit einander und diese Verschmelzung stellt das Vorderende der allerdings noch unvollständigen, weil erst den zwei ersten Fingern angehörigen Handwurzel dar (Fig. 2, 8). Dieses Vorderende zeigt sehr frühe die schon beschriebene Umbildung in embryonales Knorpelgewebe, welches bisweilen ohne merkliche Unterbrechung mit dem gleichen Gewebe der Finger zusammenfließt, um sich erst später wieder von demselben zu sondern (Fig. 8); gewöhnlich bleibt es aber von Anfang an von demselben durch eine dunklere weiche Zwischenschicht, d. h. die noch unveränderte indifferente Zellenmasse der ursprünglichen Anlage geschieden (Fig. 2—5). Diese bald dickere, bald schmalere Zwischenschicht bezeichnet das Gelenk der beiden ersten Mittelhandstücke mit dem sogenannten Carpale III aut. oder dem Carp. *rm* III nach der von mir vorgeschlagenen Bezeichnung (vgl. die Tabelle S. 10). Abgesehen von dieser histologischen Sonderung der Mittelhand und Handwurzel ist die Grenze zwischen beiden auch durch eine Einschnürung der Bildungsmasse an jener Gelenkstelle angedeutet, welche auch dort nicht zu verkennen ist, wo die Knorpelbildung ohne Unterbrechung von der Handwurzel in die Mittelhand übergeht. Endlich ist die Anlage des Carp. *rm* III gewöhnlich etwas schmaler als der quere Durchmesser beider Skeletäste, was auf eine wirkliche Zusammenziehung der Bildungsmasse während der Verschmelzung schließen lässt. Aehnlich wie gegen die Mittelhand ist jenes Stück auch in proximaler Richtung gegen die übrige Handwurzel durch eine leichte Einschnürung und meist auch durch die deutlich abgesetzte Knorpelbildung geschieden, sodass das Carp. *rm* III frühzeitig als ein besonderes rundes Knorpelstück hervortritt (Fig. 3—5, vgl. Taf. II Fig. 12). Bisweilen geht aber die Knorpelbildung dort entweder ebenfalls kontinuierlich in die indess knorpelig gewordenen karpalen Skeletäste oder ganz allmählich in deren noch weiches und dunkleres Gewebe über (Fig. 2 und 8), und zwar dies alles abwechselnd in Anlagen von dem gleichen Alter, sodass kein Grund besteht, den ersteren Befund, nämlich eine anfängliche Diskontinuität der Knorpelbildung der genannten Theile, für die Regel zu erklären. Vielmehr wird man mit Rücksicht darauf, dass die Sonderung aller Theile in der Folge unzweifelhaft fortschreitet, den Zustand der geringsten Sonderung für den ursprünglichen halten und alsdann die erwähnten Unregelmäßigkeiten daraus erklären müssen, dass die Sonderung bald schneller, bald langsamer verläuft und daher früher oder später zur Wahrnehmung kommt, oder dass umgekehrt die Knorpelbildung zu verschiedenen Zeiten beginnt und daher in den schon in der Sonderung begriffenen Theilen diskontinuierlich, in der jüngeren aber mehr kontinuierlich erscheint.

Die eben beschriebene Entwicklung des Carp. *rm* III, welche sich zunächst nur auf Triton *eristatus* bezieht, könnte es aber unter Umständen zweifelhaft erscheinen lassen, dass dieses im knor-

peligen Zustände einfach gebildete Handwurzelstück in der That aus zwei ursprünglich getrennten Theilen hervorgehe. Denn wenn es auch feststeht, dass das Carp. *rm* III ganz allein den Zusammenhang zwischen den proximalen und distalen Hälften der beiden Skeletäste vermittelt, in den Verlauf beider gleichsam eingeschaltet ist, so könnte doch deren unvollkommene Trennung an derselben Stelle noch vor der Bildung jenes Carpale die Ansicht hervorrufen, dass dort überhaupt keine Sondernung bestehe, also nicht zwei nebeneinander verlaufende, nur an einer Stelle sich berührende und dort später verschmelzende Aeste, sondern ein dem Humerus angeschlossener länglicher Ring und zwei distale Fortsätze desselben die erste einheitlich zusammenhängende Anlage des Vorderarm- und Handskelets bildeten. Wenn ich aber schon hinsichtlich jener unvollkommen sichtbaren Sondernung auf andere überzeugendere Bilder verweisen konnte, so lässt sich auch die Auffassung, dass das Carp. *rm* III einer Doppelanlage entspreche, direkt bestätigen, wenn man die betreffende Entwicklung von Triton *cristatus* mit homologen Erscheinungen vergleicht. Schon die Regeneration an denselben jungen Larven zeigt einen etwas abweichenden Bildungsmodus; und ganz denselben habe ich in der normalen Entwicklung des Carp. *rm* III und des homologen Tarsale *tm* III bei Triton *taeniatus* angetroffen. In allen diesen Fällen erfolgt die vollkommene Verschmelzung der beiden Skeletäste zu einem morphologisch und histiologisch einheitlichen Carp. *rm* III nicht so früh wie in der ersten Beschreibung von Triton *cristatus* angegeben war. Allerdings zeigt sich auch dort alsbald die Anlage eines runden halbknorpeligen distalen Handwurzelstückes (Fig. 7, 12, 16, 18); dasselbe gehört aber nicht gleichmäßig beiden Aesten und Fingern an, sondern liegt ausschließlich im Verlaufe des ulnaren Astes, während der radiale Ast noch gerade daran vorbeizieht und trotz der innigen Anlagerung an jenes Carpale häufig noch in einem nicht knorpeligen weichen Zustande sich befindet. Aber selbst nachdem dieses Stück des radialen Astes knorpelig geworden, erscheint es noch einige Zeit vom runden Umfange jenes Carpale bis zu einem gewissen Grade gesondert; ja, in einem Falle habe ich diesen Zustand noch an einer etwas älteren Hand von Triton *taenitatus* angetroffen, wo die Abgliederung jenes vordersten Karpalstückes des radialen Astes sowohl distal gegen den ersten Metacarpus wie proximal gegen den übrigen Karpaltheil desselben Astes bereits eingetreten war, sodass jeder der beiden Aeste ein besonderes vorderstes Karpalstück, je für den ersten und den zweiten Finger besaß (Fig. 9). Gewöhnlich verschmilzt aber das betreffende Stück des radialen Astes (Carp. *r* III) schon früher mit dem anderen Carp. (*m* III), nachdem es sich so gegen dasselbe zusammengezogen hat, dass die äußere Grenzlinie des ganzen Astes dort eingebuchtet erscheint.* Alle diese, an den homologen Stücken des Fufses (Fig. 12) sich wiederholenden Erscheinungen bestätigen es zur Genüge, dass das Carp. *rm* III aus zwei genetisch zu trennenden Stücken entstanden zu denken ist. Doch möchte ich nicht annehmen, dass die mir zunächst bekannt gewordene Vertheilung der beiderlei Bildungsweisen jenes Carpale und des homologen Tarsale auf die verschiedenen Species eine durchgreifende Regel darstellt; bei weiteren Untersuchungen dürften sich Ausnahmen nach beiden Seiten hin finden.

Während dieser Vorgänge ändert sich auch der proximale Verlauf der beiden Skeletäste. Im ersten Stadium waren sie vom Humerus an bis zu ihrer Verbindungsstelle konkav gegen einander

* Bei der Besprechung der Regenerationsvorgänge werde ich auf diese Erscheinung, welche auf eine gewisse Verkümmernng des Carp. *r* III zu beziehen sein dürfte, zurückkommen.

gebogen (Fig. 1); in dem Maße nun, als sie sich zur Anlage des Carp. III zusammenziehen, rücken sie auch in den unmittelbar angrenzenden proximalen Abschnitten dicht zusammen, bleiben aber noch weiter aufwärts bis zum Humerus durch eine weite, spindelförmige Lücke getrennt (Fig. 2, 4, 7). Da nun diese letzteren weit getrennten Abschnitte sich in die beiden Vorderarmknochen, den Radius und die Ulna, verwandeln, so ist durch jenen Vorgang auch eine proximale Grenze der Handwurzel gegeben. Doch erfolgt jene Veränderung im Verlaufe der beiden Skeletäste nicht gleichmäßig; der radiale Ast behält vielmehr seine frühere Lage und scheint bloß der Handwurzelschnitt des ulnaren Astes sich gegen den ersteren zu verschieben, sodass gerade an ihm die Biegung beim Uebergange vom Vorderarm in die Handwurzel, wodurch beide geschieden werden, deutlich hervortritt. — Nicht gleich ebenso deutlich gibt sich diese Scheidung auch geweblich zu erkennen, indem die Knorpelbildung der beiden Vorderarmstücke anfangs sich ganz allmählich gegen die Handwurzel verliert (Fig. 2). In der letzteren selbst, d. h. zwischen dem Vorderarm und dem Carp. III beginnt die Knorpelbildung, wie schon erwähnt, später als in den übrigen Theilen des Hand- und Armskelets; doch muss ich auch hier die individuelle Verschiedenheit hervorheben, dass zwischen der eben angelegten, ich möchte sagen embryonalen Knorpelmasse jener proximalen Handwurzeltheile und derjenigen von Radius und Ulna einerseits und des Carp. III andererseits nicht immer gleich die dunklen Gelenkanlagen deutlich zu erkennen sind, sondern bisweilen eine Continuität der Knorpelanlagen sich zeigt, die erst nachträglich durch die Gelenkanlagen unterbrochen wird. Doch erstreckt sich dieses vorläufige Zusammenfließen der Knorpelanlagen nicht auf die beiden nebeneinandergelagerten proximalen Handwurzelstücke unter sich; denn wenn sie auch noch so dicht zusammenliegen, so vermisst man doch nicht eine Trennungslinie, in welcher die Zellen nicht quer ausgezogen sind wie in den beiden Ästen, sondern rund bleiben oder sich parallel zur Längsaxe der letzteren strecken (Fig. 3, 4). Ueberhaupt ist es wohl zu beachten, dass der Eindruck eines Zusammenfließens der knorpeligen Handwurzeltheile um so eher erzeugt wird, als an ihrer Oberfläche der faserige Ueberzug fehlt, den die langen, alsbald mit Knochenröhren sich umgebenden Knorpel des Armes und der Finger besitzen, und der ihnen schon frühe eine schärfere Abgrenzung verleiht.

Während der Handwurzeltheil des ursprünglichen ulnaren Astes sich dem radialen Aste nähert und anlagert, zeigt sich an seiner äußeren, ulnaren Seite eine Verdichtung des anliegenden Gewebes, welche sich alsbald vom Carp. III bis zum distalen Ende der Ulna erstreckt (Fig. 2, 4). Diese Bildung könnte in ihrem Anfange leicht übersehen werden, da sie alsdann nach außen noch keine scharfe Grenze hat und, solange in dem angrenzenden Skeletaste die Knorpelbildung noch nicht begonnen hat, als ein allmählicher Uebergang seiner Anlage in das benachbarte Gewebe der Hand erscheinen mag. Ist sie aber einmal als besondere Anlage zu erkennen, so beginnt die Knorpelbildung in ihr gewöhnlich später als in den älteren Handwurzeltheilen, sodass sie sich wie eine selbstständige, von ihnen genetisch unabhängige und nur sofort sich innig ihnen anschließende Bildung ausnimmt (vgl. Fig. 7). Und doch halte ich diese Auffassung nicht für die richtige. Denn in den von mir allerdings seltener beobachteten Fällen, wo die Knorpelbildung in den ursprünglichen Handwurzelstücken sich schnell, schon vor dem ersten Erscheinen des neuen ulnaren Stückes, entwickelte (Fig. 3), da sehe ich das letztere als eine kontinuierliche Fortsetzung der jungen Knorpelsubstanz des ursprünglichen ulnaren Astes an der bezeichneten Stelle entstehen, so zwar, dass der neugebildete

Knorpel sich zunächst ohne deutliche Grenze in dem unliegenden Gewebe verliert. Vergleichen wir damit endlich noch die entsprechenden Vorgänge bei der Regeneration der Hand älterer Larven, wo die Knorpelbildung stets an den noch einfachen beiden Skeletästen eingeleitet ist, so ergibt sich die Anlage des neuen ulnaren Handwurzeltheiles ebenso wie im letzten Falle der primären Entwicklung nur noch deutlicher und schärfer als eine knorpelige Wucherung an der Aufsenseite des ursprünglichen ulnaren Astes, welche von ihrer distal beschränkten Ausgangsstelle an sich sehr bald über dessen ganze Länge erstreckt und allmählich von ihm absondert (Fig. 15—18). Zum distalen Ende der Ulna, auf welches diese Wucherung in Folge der Abbiegung des ulnaren Astes gerade ausläuft, verhält sich dieselbe ebenso wie zu dem Knorpelstück, an dem sie sich bildete; ist die Knorpelbildung in beiden kontinuierlich und gleichzeitig, so steht die Neubildung auch mit der Ulna in gleicher Verbindung (Fig. 7); andernfalls geht die nichtknorpelige Zellenmasse der ersteren nur in die perichondralen Schichten der Ulna über (Fig. 4), um mit ihr erst sekundär knorpelig zusammenzufliessen (Fig. 5), oder durch eine nie ganz knorpelig werdende Gelenkanlage sich zu verbinden. Eine gleiche und ebenso wechselnde Verbindung zeigt sich anfangs auch zwischen dem distalen Ende der neuen Anlage und dem Carp. *rm III*, wogegen der Zusammenhang ihres proximalen Endes mit dem anliegenden Karpalast niemals ganz unterbrochen erscheint. In der Mitte zwischen beiden Enden erfolgt die Trennung beider Theile am frühesten und beständigsten.

Nach ihrer vollständigen Absonderung präsentirt sich die neue Bildung als ein vollkommenes Seitenstück zu den beiden Karpalabschnitten der zwei ursprünglichen Skeletäste (Fig. 5). Um aber ein übersichtliches Bild von der Zusammensetzung der in ihren Anlagen nunmehr fertigen Handwurzel zu gewinnen, muss man stets im Auge behalten, dass das Carp. *rm III* aus einer Verschmelzung der beiden ursprünglichen Skeletäste hervorging, also eine Fortsetzung ihrer proximalen Handwurzelabschnitte darstellt. Unter Hinzurechnung des an der Ulnarseite dieser primären Handwurzel entstandenen Stückes besteht also die definitive Anlage des Carpus aus drei nebeneinanderliegenden stabförmigen Skeletanlagen, welche aber allerdings nicht gleichzeitig entwickelt werden und daher wenigstens während der normalen oder primären Bildung der Extremität in jener einfachsten Gestalt nicht gleichzeitig nebeneinander angetroffen werden. Von diesen Stücken ist das eine eine direkte Fortsetzung des Radius und kann daher als radialer Karpalast bezeichnet werden; der darauf folgende mediane Karpalast ist ursprünglich eine ebensolche direkte Fortsetzung der Ulna, muss aber den Namen eines ulnaren Karpalastes dem von ihm sich abspaltenden Seitenast abtreten, sodass alsdann beide als eine dichotomische Fortsetzung der Ulna zu denken wären, mit welcher sie auch in Verbindung bleiben (Fig. 5, 11).

Der ulnare Karpalast hört nun aber neben dem Carp. *rm III* nicht auf, sondern erhält schon gleich im Anfange seiner Bildung eine stab- oder säulenartige Fortsetzung, welche schräg vor- und ulnarwärts gerichtet, das umgebende Gewebe der Hand und die vorliegenden Oberhauttheile in derselben Richtung zu einem stumpfen Höcker hervortreibt (Fig. 4, 7); daraus entwickelt sich der dritte Finger, dessen Axe eben von jener Fortsetzung des ulnaren Karpalastes oder der Anlage des dritten Metacarpus und der zugehörigen Phalangen eingenommen wird (Fig. 5). Die Knorpelbildung dieses Metacarpus erfolgt so wie an den anderen, bald im Zusammenhange mit derjenigen des zugehörigen Carpale, bald getrennt davon; bei den regenerirten Extremitäten ist ersteres die Regel. Natürlich sind aber die beiden ersten Finger sowohl im Wachstum wie in der Knorpel-

bildung dem dritten Finger anfangs weit voraus; ehe dieser hervortritt, lässt sich an jenen selbst schon eine Gliederung in Metacarpus und Phalangen unterscheiden in Form von zwei dunkleren queren Scheiben von dicht gehäuften quer gezogenen Zellen, welche die anfangs kontinuierliche Knorpelsäule jedes Fingers durchsetzen (Fig. 2, 4, 5).^{*} Diese Gelenkanlagen erscheinen in jedem Finger entweder gleichzeitig oder die proximale zuerst, und bald in dem einen, bald im anderen Finger früher. Die Larven von Triton taeniatus haben sowohl kürzere Endglieder der Finger, als auch im ersten Finger ein Gelenk weniger (Fig. 9).

Die voranstehend beschriebenen Vorgänge des zweiten Entwicklungsstadiums sind also folgende:

1. die zwei ursprünglichen Skeletäste des Unterarmes und der Hand verschmelzen an ihrer Berührungsstelle zum Carp. *rm III*, wodurch Handwurzel und Finger geschieden werden.
2. Auf der Strecke zwischen dem Carp. *rm III* und dem Humerus bleiben die beiden Aeste proximalwärts durch eine weite Lücke geschieden (Radius, Ulna), rücken aber ihre bezüglichen distalen Abschnitte im Anschlusse an jenes Carpale dicht zusammen (Carpus); die Biegung des ulnaren Astes zum Zwecke der Anlagerung an den radialen Ast bezeichnet die Grenze von Unterarm und Handwurzel.
3. Vom Handwurzeltheile des ulnaren Astes sondert sich durch Wucherung und Abspaltung ein Seitenast, der jenem entlang verlaufend neben ihm mit der Ulna, distal mit dem Carp. *rm III* sich verbindet und in den dritten Finger auswächst.
4. Die Handwurzel besteht darnach aus drei parallel und dicht nebeneinander gelagerten Aesten, dem radialen, medianen und ulnaren, von denen der erstere mit dem Radius in Verbindung steht und in den ersten Finger ausläuft, die zwei letzteren mit der Ulna zusammenhängen und den zweiten und dritten Finger tragen.

3. Stadium. Es folgt jetzt in der Entwicklung die Gliederung der Knorpeläste und die Bildung des vierten Fingers.

Nachdem das Carp. *rm III* als erstes von den definitiven Handwurzelstücken und zwar aus den miteinander verbundenen distalen Enden des radialen und medianen Astes entstanden ist, gliedert sich der noch übrige Theil der letzteren in je zwei, der ganze ulnare Ast in drei annähernd gleich große Stücke, sodass im Grunde genommen jeder von ihnen in eine gleich große Anzahl von Stücken zerfällt (Fig. 5, 9, 10, 11). Dabei zeigt sich an jeder Gliederung zuerst eine allseitige Einschnürung des Knorpels und in der Ebene derselben eine Erweichung seiner Masse, sodass er von einer dunkeln queren Schicht durchsetzt wird. Zugleich wölbt sich die Außenfläche des auf diese Weise abgegrenzten Stückes nach außen vor, sodass dessen ursprünglich kurz cylindrische Form in eine rundliche übergeht.

Diese Gliederung beginnt bald im medianen, bald im ulnaren Aste zuerst; die Zweitheilung des noch übrigen radialen Astes scheint im allgemeinen zuletzt einzutreten. Lässt sich also eine bestimmte Reihenfolge in der Gliederung aller Aeste nicht feststellen, so verdient es doch Beobachtung, dass, sowie im radialen und medianen Aste die Bildung des distalen Carp. *rm III* derjenigen ihrer anderen Glieder ausnahmslos vorausgeht, ebenso im ulnaren Aste stets das distale Ende sich zuerst abgliedert.

^{*} Nur ausnahmsweise habe ich am 1. Finger von Triton cristatus nur eine Phalanx gefunden.

Zu den genannten Unregelmäßigkeiten der Gliederung kommt noch ferner hinzu, dass nicht selten noch bei ausgewachsenen Larven die eine oder andere Gliederung aussteht, sodass man annehmen kann, dass sie wahrscheinlich auch nach der Metamorphose unterblieben wäre.

Da die proximalen Enden des medianen und ulnaren Astes dort, wo sie gemeinsam mit der Ulna zusammenhängen, sich niemals von einander völlig trennen, so werden auch die proximalen Theilstücke beider Aeste nur unvollständig getrennt sein und sich vielmehr wie ein einziges von vorn her tief eingeschnittenes Stück darstellen (Fig. 9, 10). Ein Gefäß habe ich in diesem Einschnitte aus den jüngsten Stadien nur an frischen Objekten, an konservirten Präparaten nur bei etwas vorgeschrittener Entwicklung erkennen können.

Mit den eben beschriebenen Vorgängen hat die Gliederung der Handwurzel ihr Ende erreicht und können nunmehr alle ihre Stücke ihre definitiven Namen erhalten. Die bisher üblichen, von GEGENBAUR eingeführten Bezeichnungen der Handwurzelstücke beziehen sich nur auf die definitive Lage der letzteren, wogegen es mir wünschenswerth scheint, deren genetische Beziehungen zu einander schon im Namen anzudeuten. Ich schlage daher eine entsprechende Abänderung jener Bezeichnungen auf folgender Grundlage vor. — Die drei Skeletäste, aus denen die Handwurzel hervorgeht, habe ich bereits als radialis, medianus und ulnaris bezeichnet; die durch Quertheilung derselben entstehenden kleineren Stücke sollen daher stets den Namen desjenigen Astes führen, dessen Glieder sie sind, also: Carpalia radialis, mediana, ulnaris, oder abgekürzt: Carp. r, Carp. m, Carp. u. Die Reihenfolge der Glieder jedes Astes wird ferner durch römische Zahlen vom Unterarm anfangend bezeichnet, sodass also die bisher sogenannten Radiale, Intermedium, Ulnare — Carp. r I, m I, u I zu nennen wären, das Centrale Carp. m II — u. s. w. Die Verschmelzung zweier ursprünglichen Stücke zu einem wird ebenso wie bisher durch Zusammenziehung der Zeichen angezeigt, wie in der von mir schon häufig gebrauchten Formel Carp. m III für das zuallererst, aus den distalen Enden des radialis und medianus Astes (r III, m III) gebildete Handwurzelstück. In der folgenden Tabelle habe ich GEGENBAUR'S und meine Bezeichnungen für dieselben Stücke und zwar zur besseren Uebersicht schon hier vom Carpus und Tarsus zugleich untereinander gestellt; die Anordnung nach den queren Reihen geschah nur mit Rücksicht darauf, dass die Verschmelzungskomponenten nebeneinanderstehen mussten.

Carpalia	GEGENBAUR	Radiale	Intermedium	Ulnare	Carp. ²	Centrale	Carp. ⁵	Carp. ³	Carp. ⁴
	GOETTE	r I	$\frac{m I \quad u I}{m u I}$		r II	m II	u II	$\frac{r III \quad m III}{r m III}$	u III
Tarsalia	GEGENBAUR	Tibiale	Intermedium	Fibulare	Tars. ⁴	Centrale	Tars. ^{4,5}	Tars. ²	Tars. ³
	GOETTE	t I	m I	f I	t II	m II	f II	$\frac{t III \quad m III}{t m III}$	f III

Doch muss hier gleich hervorgehoben werden, dass die eben bezeichnete Gliederung des Carpus und Tarsus der Molche nur die Regel darstellt; eine nicht ungewöhnliche Erscheinung ist die Verminderung der genannten Stücke durch das Unterbleiben der Gliederung in dem einen oder anderen Aste, worauf ich noch zurückkommen werde.

Wenn die Gliederung der Handwurzel in den jungen Larven schon nahezu vollendet ist, besitzen ihre Stücke noch die alten Verbindungen, d. h. sie hängen in der Richtung der ihnen zu Grunde liegenden Skeletäste noch fest zusammen, während die Glieder der verschiedenen Aeste, mit Ausnahme der Verbindung von Carp. *rmIII* mit *uIII* und dem später verschmelzenden *mI—uI*, nur locker aneinanderhaften, sodass sie beim leisesten Drucke auseinandertreten, oder selbst im intakten Zustande durch deutliche Lücken getrennt sind (Fig. 11). Allmählich schliessen sie sich aber auch dort dicht zusammen (Taf. V), worauf die dadurch entstehenden schmalen dunkeln Zwischenschichten von den ursprünglichen Gelenkanlagen jedes einzelnen Astes sich nicht unterscheiden. — Während des Wachstums der Carpalia vollzieht sich aber eine gewisse Verschiebung ihrer ursprünglichen Lage, und zwar in Verbindung mit der Entwicklung des vierten Fingers. Anfangs reicht nämlich der ulnare Karpalast distalwärts nicht so weit wie der mediane, steht also das Carp. *uIII* ein wenig hinter dem Carp. *rmIII* zurück (Fig. 5). In dem Maße aber, als der vierte Finger vom Carp. *uII* aus hervorzuwachsen beginnt, rückt auch das Carp. *uIII* weiter vor und schliesslich in die gleiche Linie mit Carp. *rmIII* (Fig. 9—11). Die Ursache dieser Lageveränderung scheint mir die gleichzeitige Verlängerung der Anlagen von Carp. *uI* und *uII* zu sein (Fig. 11), welche das Carp. *uIII* verschieben, worauf sogar das Carp. *uII* etwas zur Seite anbiegt und dadurch aus seiner Stellung hinter dem Carp. *uIII* hervortritt, um nun mit diesem und dem Carp. *rmIII* eine quere Bogenlinie zu beschreiben.

Ich sagte eben vom vierten Finger, dass er aus dem Carp. *uII* hervorzuwachse. Anders kann ich wenigstens die erste Entstehung desselben nicht auffassen: es bildet sich anfangs ein kleines Wärtchen an der Oberfläche jenes Carpale, indem die konzentrisch und dicht gelagerten Zellen seiner dunkeln und weichen Rindenschicht sich vermehren und schräg nach außen und vorn verschieben, sodass ihre quere Lage und Schichtung den Auswuchs viel deutlicher, als es beim dritten Finger der Fall war, von dem umgebenden Gewebe sondern (Fig. 9). Das Wachstum und die weitere Entwicklung des vierten Fingers gleicht ganz derjenigen des dritten: nur sehe ich seine Gliederung relativ früher eingeleitet (Fig. 10). — Bei dieser Gelegenheit möchte ich die Aufmerksamkeit auf die successive Abänderung in der Entwicklung der einzelnen Finger lenken. Die zwei ersten entstehen gleichzeitig mit den zugehörigen Karpalstücken und dem Unterarm: die Anlage des dritten Fingers zeigt sich, wenn auch um ein Geringes später als diejenige des dritten Karpalastes, dann aber gleich als eine nicht unbedeutliche Fortsetzung desselben: der vierte Finger endlich wächst augenscheinlich sekundär aus dem viel weiter entwickelten Carp. *uII* hervor. Während also die zwei ersten Finger ursprüngliche Theile der beiden ersten Skeletäste darstellen, der vierte als sekundärer Auswuchs eines Karpalstückes erscheint, bildet die Entwicklung des dritten Fingers einen Uebergang von der einen zur anderen Ursprungsweise.

Ueber die Verknöcherung des Armes und der Hand unserer Tritonen habe ich nur wenig zu bemerken. Sie beginnt mit der Bildung von dünnen periostalen Knochenröhren um die Mittelstücke der langen Skelettheile, und zwar in derselben Reihenfolge wie die letzteren entstehen, also zuerst am Humerus, dann am Unterarm, zuletzt an der Mittelhand und den Phalangen (Fig. 5, 9, 10).

Diese Knochenröhren sind anfangs kurz und cylindrisch, und ihre verdünnten Ränder gehen unmerklich in das Perichondrium der Epiphysen über (Fig. 21). Mit dem Längenwachsthum des Knorpels schreitet auch die Verknöcherung in seinem Perichondrium vor: da aber der vom Knochen noch nicht bedeckte Knorpel zugleich auch in die Breite wächst, wird der sich über ihn vorschiebende Knochenrand ebenfalls breiter und nimmt folglich die ganze Knochenröhre alsbald die Form eines Doppelkegels oder Stundenglases an, ähnlich wie dies an den Wirbelkörpern geschieht. Diese Form wird in der Folge an der Innenseite der Knochenröhre noch auffälliger als an äusseren Umrisse, indem der Knorpel in der Mitte an Dicke gar nicht zunehmen kann, also gegenüber den Epiphysen sich andauernd relativ verschmälert, während der Knochen an derselben Stelle sich immer stärker verdickt als an den Rändern. Die Ersetzung des eingeschlossenen Knorpels durch Markhöhlen und Knochenmasse erfolgt erst nach der Metamorphose der Larven. Die Epiphysen bleiben knorpelig, mit Ausnahme der freien Enden der letzten Phalangen, deren Knorpel in eigenthümlicher Weise verschwindet. Es wurde schon hervorgehoben, dass diese Endphalangen namentlich an den Larven von Triton cristatus durch ihre Länge auffallen (Fig. 4, 5): anfangs übertreffen sie darin nicht selten die anderen Glieder desselben Fingers, Metacarpus und Phalangen zusammengenommen. In der späteren Larvenzeit wachsen sie weniger schnell, sogar langsamer als die anderen Glieder, behalten aber ein lang und spitz ausgezogenes Ende, welches auch der ganzen Fingerspitze die gleiche Form verleiht. Sie erhalten auch wie die übrigen langen Knorpel eine äussere Knochenhülse, welche aber den dickeren proximalen Theil des Gliedes nicht überschreitet, sodass die grössere Hälfte des Knorpelfadens daraus frei hervorbängt (Fig. 21a). Zur Zeit nun, wenn die allgemeine Larvenmetamorphose sich vorbereitet, und wohl mit als eine Theilerscheinung derselben, tritt eine rapide Veränderung der Fingerspitzen ein: sie vertauschen ihre dünnen spitzen Enden mit breiteren abgerundeten Kuppen und verkürzen sich beträchtlich, was aber äusserlich nicht gleich auffällt. Präparirt man aber das Skelet dieser Theile frei, so findet man den distalen freien Knorpelfaden geschwunden und die Knochenhülse am distalen Ende mehr oder weniger vollständig geschlossen, sodass die Phalanx nunmehr stumpf endet (Fig. 21a, b). Um zu veranschaulichen, dass diese Umbildung wirklich nur durch die Atrophie des freien Knorpelfadens und nicht etwa durch ein Vorrücken der Verknöcherung zu Stande kommt, theile ich einige Messungen mit, aus denen auch die beträchtliche Grösse der Verkürzung erhellt. Diese Messungen beziehen sich auf die sämmtlichen Endphalangen von zwei annähernd gleich grossen Händen, von denen die eine in der beschriebenen Weise metamorphosirt war, die andere noch nicht.* Von den Zahlen in jeder Abtheilung der Tabelle bezeichnen die über dem Strich befindlichen die Länge der Endphalangen, und zwar die erste Zahl die Länge des verknöchern den Theiles, die zweite eingeklammerte die Länge des freien Knorpelfadens, welcher bei der zweiten Hand eben ganz fehlte; die Zahl unter dem Strich gibt die Gesamtlänge der übrigen Glieder desselben Fingers an. Ueberall wurde einfach die Zahl der Theilstriche des Mikrometers beibehalten, da eine Berechnung der wirklichen Grössen von keiner Bedeutung ist, dagegen

* Da es zur schnelleren Uebersicht wünschenswerth erscheint, nur annähernd gleich grosse Hände miteinander zu vergleichen, die grosse Variabilität derselben im ganzen und im Verhältnisse der einzelnen Finger zu einander es aber erschwert, mehrere solcher gleichen Objekte zusammenzubringen, so habe ich mich hier auf den Vergleich von nur zwei Händen beschränkt. Es kehrt aber, wie ich mich an einer grösseren Zahl von Messungen überzeugte, stets dasselbe Verhältniss wieder.

weniger übersichtliche Zahlen ergibt. Die Tabelle belehrt uns nun, dass (wenn wir von den unvermeidlichen kleinen Schwankungen beim Vergleiche von zwei Händen absehen) die Endphalangen nach der Metamorphose gerade so lang sind, als es vorher der proximale, mit einer Knochenhülse versehene Abschnitt allein war: der freie Knorpelfaden ist also trotz seiner Länge vollständig atrophirt.

	1. Finger	2. Finger	3. Finger	4. Finger
1. Vor der Metamorphose	$\frac{12 + 14}{45}$	$\frac{17 + 23}{74}$	$\frac{20 + 22}{89}$	$\frac{17 + 13}{49}$
2. Nach der Metamorphose	$\frac{11}{42}$	$\frac{17}{65}$	$\frac{18}{79}$	$\frac{15}{43}$

Die Carpalia bleiben bis nach der Metamorphose knorpelig und verknöchern dann bekanntlich nur im Innern, sodass eine knorpelige Rindenschicht übrig bleibt. Dies steht natürlich im Zusammenhange mit der innigen Verbindung der Carpalia unter sich, welche theils flache Gelenkhöhlen, theils mit Bandmassen ausgefüllte Lücken zwischen sich fassen. Der tiefe Einschnitt, welcher die Carp. uI und mI anfangs schied, verwächst noch vor der Verknöcherung bis auf den schrägen Kanal, durch welchen das schon bezeichnete Blutgefäss hindurchtritt; der erwachsene Triton besitzt also ein einfaches Carp. muI.

B. Die primäre Entwicklung des Bein- und Fufsskelets.

Dieselbe stimmt im allgemeinen so sehr überein mit derjenigen des Arm- und Handskelets, dass ich mich darauf beschränken kann, unter Hinweis auf den vorigen Abschnitt die Hauptzüge der dort beschriebenen Vorgänge kurz zu wiederholen und dabei die wenigen in der Entwicklungsgeschichte des Fufses etwas abweichenden Punkte besonders hervorzuheben.

Die Hinterbeine der Tritonen entwickeln sich bekanntlich etwas später als die Vorderbeine; sie erscheinen unterhalb der Schwanzwurzel ebenfalls als kleine Würzchen, welche nach hinten zapfenförmig auswachsen und sich dann von außen nach innen etwas abplatteln. Die Kniebeuge erfolgt aber nicht nach oben wie am Ellenbogen, sondern nach außen. Sobald die Gabelung des freien Endes eben sichtbar wird, erkennt man im Innern die Skeletanlage wie am Arme in Gestalt eines proximalen axialen Stammes — Femur, welcher sich in zwei bogenförmig konvergierende und nach der Berührung divergierend in die zwei ersten Zehen auslaufende Aeste fortsetzt, der obere, dem ulnaren entsprechende ist der fibulare, der untere, dem radialen Skeletast homologe, ist der tibiale Ast. An der Berührungsstelle entsteht aus der Verschmelzung beider Aeste das Tarsale fm III, das Homologon des Carp. rm III; dahinter rücken beide Aeste zur ersten Anlage des Tarsus zusammen, bleiben aber zwischen dieser und dem Femur durch eine weite Lücke getrennt — Tibia und Fibula. An der oberen oder fibularen Seite der primitiven Fufswurzel entsteht durch Wucherung und Abspaltung von dem betreffenden Skeletaste ein dritter, in die dritte Zehe auslaufender Tarsalast, sodass also auch der Tarsus aus drei nebeneinander liegenden Skeletästen hervorgeht, der einfachen

Fortsetzung der Tibia (tibialer Tarsalast) und der dichotomischen Fortsetzung der Fibula (medianer und fibularer Tarsalast). Die Gliederung dieser Aeste erfolgt ebenso wie im Carpus, nur unterbleibt die Verschmelzung der dem Carp. muI homologen Tars. mI und fI (vgl. die Tabelle auf S. 10). Die vierte Zehe entsteht in derselben Weise wie der vierte Finger aus dem distalen Ende des dem Carp. nuI entsprechenden Tars. fII, sodass letzteres dahinter noch die fünfte Zehe produciren kann (Fig. 13); dies erfolgt aber erst dann, wenn die vierte Zehe in ihrer Entwicklung die drei ersten bereits eingeholt hat, also ziemlich spät.

Aus der Uebereinstimmung der vier ersten Finger und vier ersten Zehen folgt ganz natürlich, dass an der Hand nicht ein Homologon der ersten, sondern der fünften Zehe fehlt. GEGENBAUR schloss ersteres aus dem Verhalten der Anuren, deren vierfingerige Hand noch ein Rudiment eines ersten Fingers trage*, während WIEDERSHEIM auf Grund der entsprechenden Lagebeziehungen der Carpalia und Tarsalia bei den Urodelen das von mir eben nachgewiesene Verhalten für das wahrscheinlichere hielt.**

Die Verknöcherung verläuft an den hinteren Extremitäten genau so wie an den vorderen. Auch der Fuß von Triton cristatus ist, ähnlich wie es die Hand zeigt, durch die Länge des aus der Knochenhülle frei hervortretenden und später atrophirenden Knorpelfadens der Endphalangen und durch die Dreitheilung der Skeletaxe der ersten Zehe (ein Metatarsus, zwei Phalangen) von dem Fuß von Triton taeniatus unterschieden, der bei kürzeren Endphalangen nur eine Zweitheilung der ersten Zehe (ein Metatarsus, eine Phalanx) besitzt (Fig. 12). Die folgende Tabelle, welche die vollständige Atrophie jenes freien Knorpelendes der Endphalangen am Fuße von Triton cristatus beweisen soll, ist in derselben Weise angeordnet, wie die auf die Finger der Hand bezügliche Tabelle (vgl. S. 13).

	1. Zehe	2. Zehe	3. Zehe	4. Zehe	5. Zehe
1. Vor der Metamorphose	12 (+ 8) 12	18 (+ 15) 72	18 (+ 15) 112	18 (+ 15) 92	15 (+ 10) 45
2. Nach der Metamorphose	13 37	18 71	18 90	20 90	16 44

Ich habe eben als Bildungen, welche den Fuß vor der Hand auszeichnen, die Entwicklung der fünften Zehe und die bleibende Trennung der Tars. mI und fI, die Homologa des Carp. muI angegeben; dazu käme noch die Entwicklung von Tars. tuIII, welche von derjenigen des Carp. rm III, wie bereits hervorgehoben wurde (S. 6), etwas verschieden ist. Doch will ich erst bei der Besprechung der Regenerationsvorgänge darauf zurückkommen. — Dagegen muss ich hier darauf aufmerksam machen, dass die Abbildung Taf. II Fig. 12, welche die erste Anlage des Tars. tuIII sowie alle übrigen bereits in der Knorpelbildung begriffenen Theile der gesamten Skeletanlage sicher erkennen lässt, deren noch weiche Partien meist ganz unbestimmt im Grundgewebe des ganzen

* GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig 1864—72. Heft I, S. 4.

** WIEDERSHEIM, Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien, in: Morphologisches Jahrbuch. Bd. II, S. 426, 427, 432.

Fufses verschwommen zeigt. Aus solchen Bildern lässt sich natürlich die von mir beschriebene Entwicklung des Extremitätenskelets unmöglich entnehmen; sie rühren aber auch nicht von Triton cristatus, auf dessen Untersuchung sich meine Beschreibung in erster Linie stützt, sondern von Triton taeniatus her, dessen jüngere Larven nach meinen Erfahrungen stets (wohl in Folge von reichlichem diffusen Pigment) jene dunkeln unklaren Ansichten der ersten Skeletanlagen in den Extremitäten liefern und daher zu Untersuchungen dieser ersten Stadien wenig tauglich sind. Lediglich um dies zu veranschaulichen, habe ich die Abbildung Fig. 12 gewählt; bei den Larven von Triton cristatus stellt sich die Entwicklung des Fufses zu jeder Zeit mit derselben Deutlichkeit dar wie diejenige der Hand.

C. Die Regeneration des Extremitätenskelets.

Die Regeneration der Extremitäten bei den Molchen ist bekanntlich von SPALLANZANI, BONNET, TODD, PHILIPPEAUX* und gelegentlich von manchen Anderen (BLUMENBACH, TREVIRANUS, v. SIEBOLD u. s. w.) beobachtet und beschrieben worden, ohne dass dabei auf die Entwicklung des Skelets oder anderer innerer Theile sonderlich Rücksicht genommen wurde. Es handelte sich dabei stets mehr um physiologische und biologische Fragen über die Regenerationsfähigkeit überhaupt, über ihre Grenzen, ihre Dauer, den Einfluss verschiedener äußerer Umstände, während die Wiederherstellung der einzelnen Theile nur soweit beachtet wurde, als sie sich äußerlich kund gab. Und diese äußeren Erscheinungen konnten nicht einmal richtig verwerthet werden, indem z. B. die regenerirten Finger erwachsener Molche äußerlich viel später und bisweilen in einer anderen Reihenfolge sichtbar werden, als ihre eigentlichen Anlagen, nämlich die Skelettheile im Innern des flossenförmigen Endabschnittes der Extremität gebildet werden (vgl. Fig. 17, 18, 20). Daher rühren die ungenauen oder unrichtigen Angaben SPALLANZANI'S und TODD'S über jene Reihenfolge. SPALLANZANI scheint übrigens die Regeneration des Skelets allerdings verfolgt zu haben; leider ist aber eine ausführliche Mittheilung über seine bezüglichlichen Beobachtungen unterblieben. — So kann ich von den genannten Arbeiten hier um so weniger Gebrauch machen, als der Zweck meiner Untersuchungen über die Regeneration wesentlich der war, ihre Erscheinungen bezüglich der Skelettbildung mit denen der primären Entwicklung zu vergleichen.

Als allgemeines Resultat dieser Untersuchungen kann ich angeben, dass die Skelettbildung bei der Regeneration im wesentlichen ebenso verläuft wie bei der primären Entwicklung und daher als eine Wiederholung der letzteren bezeichnet werden kann. Dies gilt insbesondere für die Fälle, wo die Regeneration an ganz jungen Larven herbeigeführt wurde (Fig. 7) und das oft in wenigen Tagen regenerirte Glied sich alsbald in nichts mehr von den anderen in Entwicklung begriffenen Extremitäten unterscheidet. Je später jedoch die Regeneration, sei es noch in der Larvenzeit oder nach der Metamorphose eintritt, desto mehr zeigen sich gewisse Abweichungen in der bezüglichlichen Skeletentwicklung, welche freilich nicht den allgemeinen Bildungstypus, der immer derselbe bleibt,

* SPALLANZANI. Physikalische und mathematische Abhandlungen. Leipzig 1769. — BONNET. Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie. Neuchâtel 1779—83. Vol. I. 1. — TODD. On the Process of Reproduction etc. in: Quarterly Journal of Science, Literature and Arts. Vol. XVI. — PHILIPPEAUX in: Comptes rendus de l'Acad. des sciences de l'Institut de France. Année 1866, 1867.

sondern nebensächliche Momente betreffen. Ich werde daher im Folgenden vorherrschend die Regeneration an älteren Larven und völlig ausgebildeten Individuen berücksichtigen. Nach dem aber, was ich über die normale Entwicklung des Armes und des Beines mitgetheilt habe, brauche ich sie bei der Beschreibung der Regenerationserscheinungen nicht getrennt zu behandeln.

Sobald an der Amputationsstelle — bei meinen Experimenten in der Regel am Oberarm oder Oberschenkel — ein konischer mit zarter Epidermis überzogener Zapfen hervorgewachsen ist, erscheinen in seiner mehr oder weniger indifferenten Innenmasse die ersten Spuren des sich neubildenden Skelets. War die amputirte Extremität noch sehr jung, also auch die Knorpelbildung in dem durchschnittenen Humerus (Femur) noch sehr wenig vorgeschritten, so wird die neue an dessen Stumpf sich anschließende Bildungsmasse keinen auffällenden Unterschied und Uebergang zu seinem Gewebe aufweisen, und in kurzer Zeit jede Spur der Stelle verwischt sein, wo die Regeneration begann, da auch die Größe der Neubildung in richtigem Verhältnisse zu den erhalten gebliebenen Theilen steht (Fig. 7). An etwas älteren Larven tritt der Unterschied der Neubildung von dem sie tragenden ursprünglichen Abschnitte der Extremität in Größe und Gewebe bereits deutlicher hervor (Fig. 6). An der Amputationsstelle geht der fertige Knorpel des Humerus (Femur) ziemlich jähl in das zellenreichere, erst knorpelähnliche Gewebe des distalen Endes über, welches zudem durch eine merkliche Verschnälerung und den Mangel der periostalen Knochenrinde vom ursprünglichen proximalen Abschnitt gesondert ist. Dem entsprechend sind die übrigen neuangelegten Skelettheile, obgleich in Kontinuität unter sich und mit dem regenerirten Humerusende, histiologisch noch nicht so weit entwickelt als letzteres, und auch noch in der Größe zurückgeblieben. Es wird daher in solchen Fällen länger als bei den jüngsten Larven dauern, ehe das regenerirte Glied das ursprüngliche der andern Seite vollständig eingeholt hat.

Anders wiederum erscheint die Regeneration des Extremitätenskelets dort, wo dieselbe an bereits völlig ausgebildete, verknöcherte Theile sich anschließt, also nach der Amputation des Ober- oder Unterschenkels, des Ober- oder Unterarmes von ausgewachsenen Larven oder von Thieren nach der Metamorphose. Von einem allmählichen Uebergange der indirekt entstandenen Knochensubstanz in die nothwendig aus einer weichen Bildungssubstanz entstehende Neubildung kann natürlich nicht die Rede sein. Die letztere entwickelt sich allerdings im Anschlusse und in Fortsetzung der alten knöchernen Theile, doch so, dass die weiche Masse der Neubildung die Amputationsenden der Knochen vollständig umwächst und fest einschließt, daher den Zusammenhang derselben mit den sich regenerirenden Skelettheilen in der Art eines Callus herstellt (Fig. 20). Die völlige histiologische Kontinuität zwischen den beiderlei Theilen wird erst durch die Verknöcherung der neugebildeten Stücke herbeigeführt. Die von jener Ansatzstelle ausgehende neue Anlage erscheint aber schon zu einer Zeit, wann der ganze regenerirte Abschnitt der Extremität erst eine ruderförmige Gestalt und eine Länge von wenigen Millimetern hat, sodass also der Größenunterschied zwischen den alten und neuen Theilen anfangs ein sehr bedeutender ist und erst durch das lange Zeit andauernde Wachsthum der letzteren aufgehoben wird. Ferner ist für diese Regeneration des Extremitätenskelets an älteren Thieren bemerkenswerth, dass die neuen Anlagen viel früher und viel mehr in ununterbrochenem Zusammenhange, als es bei den primär entstehenden der Fall ist, knorpelig werden und daher auch manche Einzelvorgänge weit klarer zur Anschauung bringen (Taf. III). Anderseits ist nicht zu verkennen, dass, indem solche in der späteren Lebenszeit sich regenerirende Theile viel weniger schlank au-

gelegt werden als bei der primären Entwicklung, die nebeneinander liegenden Stücke nicht selten frühzeitig in innige Berührung miteinander kommen und geradezu verschmolzen zu sein scheinen (Fig. 20): und selbst die Reihenfolge der Erscheinungen kann, wie ich zeigen werde, abgeändert sein. Doch lehrt eine genauere und vergleichende Untersuchung aller betreffenden Regenerationserscheinungen, dass es sich dabei nicht um wesentliche, sondern mehr äußerliche Unterschiede von der primären Entwicklung handelt, und die grundlegende Bildung überall dieselbe bleibt.

Die erwähnte frühe und kontinuierliche Knorpelbildung bei der Regeneration der Gliedmaßen älterer Larven und ausgebildeter Tritonen bringt es mit sich, dass alsdann die beiden Skeletäste, welche in Fortsetzung des Humerus oder Femur die Grundlage des übrigen Extremitätenskelets bilden, sich in ihrer ganzen Wesenheit besonders deutlich darstellen (Fig. 14, 15). Die Kontinuität der Bildungsmasse innerhalb jedes Astes und mit derjenigen des Humerus (Femur), sowie anderseits das ursprüngliche Getrenntsein beider voneinander, sind in den betreffenden Präparaten ganz unzweideutig* und bestätigen somit die Auffassung, welche sich aus der primären Entwicklung der gleichen Theile, wenn auch nicht ebenso einfach ergibt. Dort nämlich beginnt die Knorpelbildung nicht kontinuierlich in der ganzen zusammenhängenden Anlage, sondern getrennt in verschiedenen Abschnitten (Fig. 2, 4, 7, 12), und könnte daher von denjenigen Forschern, welche wie z. B. HASSE und BORX**, die genetischen Beziehungen der Skelettheile zu einander nur aus dem knorpeligen Zustande derselben glauben erschließen zu dürfen, auf eine Mehrheit von selbstständig nebeneinander entstehenden Anlagen des Extremitätenskelets bezogen werden. Und diese Ansicht würde vielleicht auch angesichts jener kontinuierlichen Knorpelbildung bei der Regeneration aufrecht erhalten werden, indem man erklärte, die Regenerationsvorgänge seien eben nicht im wesentlichen Wiederholungen der primären Entwicklung, sondern von derselben gerade durch die begleitenden Umstände — als bloße Ergänzung schon vorgebildeter Theile am völlig ausgebildeten Organismus — so sehr verschieden, dass eine Abänderung der primären Vorgänge gar nicht zu verwundern sei, diese Abänderung dann aber auch zur Deutung der primär ontogenetischen Erscheinungen nicht benutzt werden dürfe. Gegen eine solche sehr wohl denkbare Argumentation würden sich aber sehr gewichtige Einwände erheben lassen.

Wollte man auch zunächst zugeben, dass für die genetischen Beziehungen der Skelettheile zueinander der Zustand maßgebend sei, in dem sich ihre primären Anlagen im Beginne der Knorpelbildung darstellen, so wäre damit in unserem Falle noch lange keine bestimmte Grundlage für die gesuchte Deutung gefunden, da jener für maßgebend gehaltene Zustand eben kein für alle Individuen gleicher ist, sondern, wie ich schon im ersten Abschnitte dieser Abhandlung angab, bald in diesem, bald in jenem Punkte abweicht. Zunächst hebe ich noch einmal hervor, dass nach meinen Erfahrungen nicht alle Arten von Triton, ja vielleicht nicht einmal alle Individuen derselben Art für die betreffende Untersuchung gleich geeignet sind, dass im besonderen die Larven von Triton taeniatus viel weniger durchsichtige und klare Bilder von den Skeletanlagen der Extremitäten liefern,

* Die Trennung des radialen Astes vom Humerus in dem Taf. III Fig. 14 dargestellten Präparate ist durch einen unvorsichtigen Druck bei der Herstellung des letzteren künstlich entstanden; dagegen ist der ursprüngliche Zusammenhang von Ober- und Unterarm noch auf späteren Entwicklungsstufen zu erkennen. Ich will noch hinzufügen, dass ich ganz solche Präparate, wie die hier abgebildeten, auch von ganz alten Thieren besitze.

** Vgl. Zoologischer Anzeiger, Jahrg. 11, Nr. 21, S. 84.

als die Larven von *Triton cristatus*. Die ersteren zeigen allerdings meist in einer dunkeln, scheinbar ungesonderten Grundmasse getrennte hellere Knorpelpartien, deren Zusammenhang nicht zu erkennen ist (Fig. 12); die letzteren lehren dagegen, dass nicht nur in allen Fällen eine von der übrigen Masse der Extremitäten deutlich gesonderte kontinuierliche Grundlage für alle einzelnen Knorpelbildungsheerde besteht (Fig. 1), sondern dass ferner die letzteren zu verschiedener Zeit und an verschiedenen Stellen bald getrennt, bald ungesondert verbunden auftreten (Fig. 2—8). Ich habe dies bezüglich des Carpus und seiner Verbindungen mit den Fingern und dem Vorderarm (und Gleiches gilt für den Tarsus) schon eingehender erörtert (S. 5—8); weitere Beispiele liefern die unter sich zu vergleichenden Skeletaxen der einzelnen Finger. — In welcher Weise soll nun bei solchen wechselnden Befunden entschieden werden, ob die Kontinuität oder die Diskontinuität der Knorpelbildung das Ursprüngliche, Primäre sei? Soll die grössere Häufigkeit der letzteren den Ausschlag geben, die erstere also als Abnormität zu betrachten sein, so ständen dem eine ganze Reihe von Schwierigkeiten im Wege. Einmal wäre nicht zu verstehen, dass jene abnorme Kontinuität in der Anlage zweier voneinander eigentlich völlig unabhängiger Skeletstücke, wenigstens in vielen Fällen, ohne jeden Einfluss auf die spätere Ausbildung der Anlage bliebe, da ich gewisse entsprechende Abnormitäten an den weiter entwickelten Extremitäten, z. B. Gelenkmangel am distalen und proximalen Ende des Carpus und Tarsus und in den Fingern stets vermisst habe. Ferner würde eine nothwendige Konsequenz jener Annahme die sein, dass, da die Skeletaxen der drei ersten Finger und Zehen wie es scheint ohne Ausnahme eine kontinuierliche, diejenige der vierten und fünften Finger und Zehen aber eine diskontinuierliche Knorpelanlage besitzen, jene beständig eine abnorme Entwicklung darböten, obwohl sie morphologisch und physiologisch mit den anderen völlig übereinstimmen (Fig. 4, 9, 10). Oder sollen wir etwa annehmen, dass die besprochene Kontinuität auch ontogenetisch nur scheinbar primär, in der That aber der Folgezustand einer vorausgegangenen und nur wegen ihrer kurzen Dauer übersehenen diskontinuierlichen Knorpelanlage sei? — Die Möglichkeit einer solchen Täuschung für einzelne Fälle zugegeben, so würde dieselbe doch, um nur eins hervorzuheben, in dem zuletzt erwähnten Beispiele geradezu an das Wunderbare grenzen. Denn warum sollte wohl der Zustand, der bei den vierten und fünften Fingern und Zehen sich der Beobachtung niemals entzieht, bei den drei ersten konsequent unsichtbar bleiben? —

Lassen wir aber den Begriff der supponirten abnormen Entwicklung ganz fallen und erklären, mit dem Zugeständnisse von einzelnen Täuschungen der letzterwähnten Art, den gerade vorliegenden Befund für den Ausdruck des ursprünglichen Verhaltens, so bleibt eben der wiederholte Wechsel von getrennter und kontinuierlicher Knorpelbildung der gleichen Theile (Handwurzel, Finger) als ungelöster Widerspruch zurück, da die genetische Bedeutung gleicher Theile natürlich nicht wechseln kann. Aus dem Zustande der primären Anlagen im Beginne ihrer Knorpelbildung lässt sich also eine Norm ihrer genetischen Beziehungen nicht ableiten, ohne den Thatsachen einen Zwang anzuthun. Allerdings ist aber damit die Frage nicht entschieden, ob wir desshalb die zuletzt beschriebenen Regenerationserscheinungen zur Erläuterung der primären Entwicklungsvorgänge benutzen dürfen; denn jene Erscheinungen unterscheiden sich von den letzteren gerade durch die Beständigkeit, mit welcher sich die Kontinuität der Knorpelbildung schon an den jüngsten Skeletanlagen zeigt. Ich muss hier aber daran erinnern, dass die Regeneration des Extremitätenskelets nur an älteren Larven und ausgebildeten Thieren in der fraglichen Weise verläuft, an jungen Larven aber durch-

aus so wie bei der primären Entwicklung derselben Theile (Fig. 7). Da man nun die Regeneration an jungen und diejenige an älteren Larven nicht wohl für zwei ihrem Wesen nach inkongruente Vorgänge erklären kann, so wird man auch die dabei sich ergebenden Unterschiede der Knorpelbildung für untergeordnete ansehen müssen. Und bei näherer Prüfung finden sich dem auch Thatsachen, welche diese Verschiedenheit zu erklären vermögen. Vergleicht man die regenerirten Arme aus jenen zwei Lebensaltern, wenn sie noch gleicherweise erst je zwei einfache Skeletäste vom Humerus abwärts enthalten, so muss es auffallen, dass in denen der jungen Larven noch keine Spur von Knorpelbildung zu entdecken ist, diejenigen der älteren Larven aber durchweg aus jungem Knorpel bestehen (Fig. 6, 14, 15). Aehnliches trifft man noch auf den nächsten Entwicklungsstufen: stets beginnt die Knorpelbildung in den älteren Larven relativ viel früher als in den jungen — eine Differenz, welche um so weniger eine wesentliche genannt werden kann, als sie, wie bemerkt, gelegentlich auch in der primären Entwicklung beobachtet wird. — Nun ist aber die Gliederung der Skeletanlagen nicht etwa, wie es manchmal scheinen könnte, eine Folge der getrennten Knorpelbildung, sondern sie erscheint ebenso gut in kontinuierlichen Knorpelanlagen (erster bis dritter Finger Fig. 2, 4, 7, 9) und zeigt sich nicht selten in noch völlig weichen, nichtknorpeligen Theilen deutlich angelegt (vierter Finger Fig. 10); und im letzteren Falle wird sie durch die folgende Knorpelbildung nicht verwischt, sondern trennt dieselbe vielmehr in so viel Abschnitte als Glieder angelegt waren. Auf diese Weise muss aber der an sich unwesentliche Zeitunterschied in dem Beginnen dieser Gewebsveränderung nothwendig die fraglichen Verschiedenheiten der darauf folgenden Erscheinungen bedingen: die früher eintretende Knorpelbildung wird im allgemeinen keine Vorbereitungen zur Gliederung der bezüglichen Skeletanlagen antreffen, also kontinuierlich erfolgen können, während die spätere Knorpelentwicklung durch die bereits vorhandenen Gelenkanlagen in getrennte Heerde gesondert wird.

Ist auf diese Weise dargethan, dass zwischen dem Zustande der Skeletanlagen der Gliedmaßen bei der primären Entwicklung und frühen Regeneration, und demjenigen bei der Regeneration an älteren Larven kein wesentlicher, principieller Unterschied besteht, so dürfen auch die Erscheinungen der letzteren Kategorie mit Vortheil dazu benutzt werden, um die gleichen, aber weniger evidenten Formverhältnisse in der primären Entwicklung zu bestätigen. Denn der knorpelige Zustand der jüngsten Anlagen im ersteren Falle lässt dieselben natürlich viel deutlicher hervortreten, als wenn sie sich, wie im anderen Falle, von dem umgebenden Gewebe nur durch den Grad der Dichtigkeit unterscheiden.

Von solchen uns hier interessirenden Befunden der Regeneration wurde zu Anfang der voranstehenden Erörterung bereits die Anwesenheit von zwei durchaus getrennten, aber in sich und mit dem Humerus oder Femur ununterbrochen zusammenhängenden Skeletästen, als den ersten Skeletanlagen des Unterarmes und der Hand (Unterschenkels und Fusses) hervorgehoben (S. 17). Obgleich sie bisweilen dicht nebeneinander liegen und dann mehr durch eine Spalte als durch eine offene Lücke voneinander getrennt sind, so habe ich letzteres doch mehrfach, selbst bei ganz alten Thieren beobachtet, und zwar mit einer Deutlichkeit, die bei den immerhin nicht ganz kleinen Objekten nach meiner Ansicht jeden Zweifel ausschließt (Fig. 14, 15). Die Verbindung beider Aeste im Bereiche des späteren Carp. *rm III* oder Tars. *tm III* wird freilich sehr bald angebahnt, vollzieht sich aber in einer Weise, dass jene Aeste auch an derselben Stelle noch deutlich unterschieden

werden können. Sie erscheinen nämlich dort nicht gleich anfangs eng zusammengeschoben und diffus verschmolzen, sondern wie durch eine kurze Brücke verbunden (Fig. 15), welche erst allmählich schwindet und einer stetig zunehmenden Zusammenziehung der verbundenen Massen Platz macht (Fig. 16). Wenn nun dieser ganze Verbindungstheil beider Aeste durch die Abgliederung ihrer getrennten proximalen und distalen Abschnitte ebenso unmittelbar und einfach in das genannte Carpale oder Tarsale übergeht, wie ich es zuerst von der primären Entwicklung beschrieb, so wäre das letztere immerhin als Verschmelzungsprodukt zweier, beiden ursprünglich getrennten Aesten angehöriger Theile anzusehen (vgl. Fig. 15 und 19). Dies geschieht aber nach meinen Erfahrungen in den selteneren Fällen. Häufiger sieht man an unseren Objekten den zweiten Modus der Bildung jenes Hand- und Fußwurzelstückes. Es lässt sich nämlich dann die deutliche Sonderung eines runden Knorpelstückes zuerst nur im Verlaufe des ulnaren (fibularen) Astes erkennen, während das damit verbundene Stück des radialen (tibialen) Astes noch ununterbrochen mit dem ersten Metacarpus (Metatarsus) und dem übrigen radialen Karpalast (tibialen Tarsalast) zusammenhängt (Fig. 16). Doch bleibt es dabei in der fortschreitenden Knorpelbildung etwas zurück und erscheint daher um einen Schatten dunkler als das erstgenannte runde Stück. Ein weiteres Merkmal einer Art von Rückbildung in jenem Theile des radialen (tibialen) Astes könnte man vielleicht darin erblicken, dass er ganz offenbar gegen den ulnaren (fibularen) Ast sich zusammenzieht und dadurch insbesondere die Einschnürung am radialen (tibialen) Rande der Handwurzel (Fußwurzel) erzeugt (vgl. Fig. 15—18). Dieser Prozess führt aber nicht etwa zu einem wirklichen und vollkommenen Schwunde des betreffenden Theiles, sondern gleichzeitig vergrößert sich das anliegende runde Knorpelstück auf Kosten des ersteren, indem die vollkommene Knorpelbildung in dessen Masse vorrückt, welche endlich in das definitive Carpale oder Tarsale ganz aufgeht (Fig. 18, 17). Daraus allein lässt sich verstehen, dass, sobald letzteres allseitig fertig gesondert ist, der erste Metacarpus (Metatarsus) keine unmittelbare Verbindung mit dem Reste des zugehörigen Karpal(Tarsal)astes mehr besitzt, sondern vom Carp. rII (Tars. tII) durch die vorspringende Ecke des Carp. rIII (Tars. tIII) getrennt wird und nur auf dieser aufsitzt (Fig. 19, Taf. V Fig. 27—30). — Also auch diese zweite Bildungsweise des letztgenannten Stückes bestätigt die Auffassung, dass es aus zwei ursprünglich getrennten Anlagen hervorgehe, lehrt aber zugleich die Möglichkeit kennen, dass unter Umständen der in jenem Stücke enthaltene Abschnitt des radialen (tibialen) Astes rIII (tIII) ganz verloren gehe und nur ein einfaches Carp. mIII (Tars. mIII) zurückbleibe, dem sich alsdann der erste Finger (die erste Zehe) anschließt.

Auch die im ersten Abschnitte beschriebene Sonderung von Handwurzel und Unterarm (Fußwurzel und Unterschenkel) lässt sich während der Regeneration dieser Theile gut verfolgen. Zur Bestätigung jener Beschreibung mache ich ganz besonders darauf aufmerksam, dass die beiden Skeletäste hinter ihrer Verbindungsstelle gewöhnlich merklich voneinander abstehen, ehe sie sich auf den späteren Entwicklungsstufen dort innig aneinander schließen (Fig. 15—18). Ebenso klar ist die allmähliche Vorwucherung und Abspaltung des dritten Karpal- oder Tarsalastes. Ich glaube diesen Vorgang bei der Regeneration sehr vollständig gesehen zu haben und konnte dabei niemals irgend ein Merkmal für die genetische Selbstständigkeit der Neubildung entdecken, da sie stets in knorpeligem Zustande und bis zu ihrer relativ späten Abspaltung vom ursprünglichen ulnaren oder fibularen Aste in Kontinuität mit demselben erscheint. Die Wucherung beginnt in der Nähe des

Carp. *rmIII* (Tars. *tmIII*) und schreitet dann bis zur Ulna (Fibula) fort (Fig. 15—17); es kann daher unter Umständen *uIII* mit dem dritten Finger oder *fIII* mit der dritten Zehe früher sichtbar werden als die Anlage des ganzen Astes (Fig. 16). An einem sich regenerirenden Tarsus fand ich sogar eine Fortsetzung zu diesem isolirten Auftreten des *fIII*, indem an Stelle einer gleichmäßigen Anlage des neuen Astes drei rundliche Vorsprünge hintereinander dem ursprünglichen fibularen, später medianen Tarsalaste aufsassen, von denen die zwei distalen bereits kleine Fingerknospen trugen. Diese Anlagen der Tars. *fI—III* erschienen daher nebst den ihnen aufsitzenden Zehen als getrennte koordinirte Auswüchse des fibularen Hauptastes. Doch stellt sich dieser Befund durchaus nicht in eigentlichen Widerspruch mit der gewöhnlichen Erscheinung dieser Bildungen; denn auch die gewöhnliche einheitliche Grundlage von *fI—III* wächst ja in ihrer ganzen Länge aus dem fibularen Hauptaste hervor, sodass die Eigenthümlichkeit jenes Ausnahmefalles lediglich darin beruht, dass die Sonderung jener Tarsalia voneinander früher als gewöhnlich erschien.

Dass auch im übrigen die Gliederung der Karpal- und Tarsaläste nicht immer in der gleichen Reihenfolge verläuft, darf nach derselben Erfahrung bei der primären Entwicklung nicht auffallen. Bemerkenswerth dürfte es dagegen sein, dass eine andere, primär immer eingehaltene Reihenfolge in der Regeneration der Extremitäten häufig abgeändert wird, und zwar um so mehr, je älter die betreffenden Individuen sind. In der primären Entwicklung erscheinen die zwei ersten Zehen (und Finger) zuerst und gleichzeitig, die dritte, vierte, fünfte aber später und in merklichen Zeitabständen nacheinander. Bei der Regeneration gilt dieselbe Regel nur für die zwei ersten Finger und Zehen; die übrigen zeigen sich aber oft so frühe und so bald hintereinander, dass eine Reihenfolge von zwei-, drei-, vierfingerigen Händen oder zwei-, drei-, vier-, fünfzehigen Füßen gar nicht mehr zum Ausdrucke kommt (Fig. 17, 18, 20). Dabei darf aber auf die äußere Erscheinung der intakten Extremität kein Gewicht gelegt werden; denn im Zusammenhange mit der schon erwähnten Thatsache, dass die regenerirten Finger und Zehen älterer Geschöpfe besonders kurz angelegt werden, ist es leicht zu verstehen, dass dieselben in den flossenförmigen Händen und Füßen bereits alle vorhanden sind, wenn außen vielleicht nur ein Einschnitt zwischen den zwei oder drei ersten Fingern oder Zehen zu sehen ist. Selbst die fünfte Zehe, welche am regenerirten Fuße äußerlich so spät hervortritt (BOXXET), ist schon lange vorher im Inneren desselben angelegt. Diese Neigung der im späteren Lebensalter regenerirten Extremitäten, die eigentlich aufeinanderfolgenden Vorgänge mehr gleichzeitig nebeneinander verlaufen zu lassen, verdient unsere Aufmerksamkeit deshalb, weil dies der Modus ist, nach welchem die Entwicklung der Extremitäten bei allen über den Urodelen stehenden Vertebraten ausschließlich erfolgt.

Bekanntlich sind monströse Extremitäten keine seltene Erscheinung bei den Molchen. Schon v. SIEBOLD sprach die Ansicht aus*, dass sie in der Regel nicht angeboren, sondern Regenerationsprodukte seien; und nach meinen Erfahrungen muss ich ihm beistimmen. Zu den gewöhnlichsten dieser Monstrositäten (unter denen ich übrigens auch eine ausgebildete dreifingerige Hand beobachtete) gehören die überzähligen Finger und Zehen, welche durch dichotomische Theilungen eines solchen Gliedes entstehen; an einem Fuße fand ich die dritte Zehe von der ersten Phalanx ab so getheilt, und am zugehörigen dritten Metatarsus noch eine seitlich hervorgewachsene Zehe, welche mit der

* v. SIEBOLD, *Observationes quaedam de Salamandris et Tritonibus*. Diss. Berolini 1828.

zweiten verwachsen war. Am merkwürdigsten war dabei, dass diese zweite Zehe auf einem überzähligen Tarsale mIV aufsafs, welches rein knorpelig war und schon dadurch auf eine Regeneration hinwies. WIEDERSHEIM hat offenbar einen ganz ähnlichen Fall beobachtet (*Salamandrina peropicalata* und *Geotriton fuscus*, Genua 1875 S. 149).

Einem kurzen Auszug der voranstehend aufgeführten Untersuchungen über die Entwicklung und Regeneration des Extremitätenskelets der Molche habe ich bereits in einem Vortrage auf der Naturforscherversammlung in München 1877 mitgetheilt und durch Abbildungen und Präparate erläutert. Im darauffolgenden (vorigen) Jahre unternahm dann STRASSER die gleiche Untersuchung an den sich primär entwickelnden Gliedmaßen allein. Es liegt mir darüber zunächst nur eine vorläufige Mittheilung im *Zoologischen Anzeiger* 1878 No. 9 und 10 vor, welcher ich eine Berichtigung in No. 14 desselben Blattes folgen ließ. STRASSER glaubte nämlich, unter Bezugnahme auf das Referat über jenen meinen Vortrag im amtlichen Bericht der betreffenden Versammlung schließen zu dürfen, dass ich das ganze Gliedmaßenskelet in Gestalt eines kontinuierlichen Knorpelbaumes vom Humerus oder Femur aus hervorwachsen lasse, was ich in jener Notiz eben als Missverständniß bezeichnete. Welchen bedingten Werth ich übrigens der Kontinuität oder Diskontinuität der ersten Knorpelbildung im Extremitätenskelet beilege, wird aus den vorangegangenen Erörterungen genügend erhellen. — Auf die Histiogenese des Knorpels näher einzugehen, welche STRASSER offenbar eingehend untersuchte, habe ich nach der ausführlichen Darstellung derselben in meiner *Entwicklungsgeschichte der Unke* (vgl. o. S. 3) keine Veranlassung gehabt und finde darüber auch bei STRASSER nichts principiell Neues. — Wie weit STRASSER mich im Uebrigen bestätigen kam, ist mir aus seiner vorläufigen Mittheilung nicht ganz klar geworden; er spricht allerdings von zwei säulenartigen Fortsetzungen des Humerus und Femur (a. a. O. S. 194, 215), welche aber in einer Platte, der gemeinsamen Anlage des ganzen Carpus (Tarsus) und der Finger (Zehen), endigen sollen. Soll damit gesagt sein, dass alle diese Theile gleichzeitig nebeneinander und im allseitigen Zusammenhange angelegt werden, um erst sekundär sich von einander zu trennen, und dass folglich ihre von mir zuerst angegebenen besonderen genetischen Beziehungen nicht nachweisbar seien, so verweise ich einfach auf meine gegenwärtige Darstellung. Was STRASSER dagegen von den aus jener Platte hervorgehenden drei Säulen des Carpus (Tarsus) und ihrer Gliederung anführt (a. a. O. S. 216, 217), ist allerdings eine Wiederholung meiner früheren Angaben. — Ueberhaupt wird sich die Frage, was in STRASSER'S Mittheilung eine wirkliche Widerlegung und was eine Bestätigung meiner Angaben sein soll, erst entscheiden lassen, wenn unsere beiden Arbeiten in extenso vorliegen, wesshalb ich auch auf eine ausführlichere Entgegnung hier verzichten zu müssen glaube.

D. Ueber die Torsion des Humerus.

Ich will hier auf diesen Gegenstand nur so weit eingehen, als meine einschlägigen Beobachtungen an Tritonen es verlangen; zur Orientirung schicke ich aber eine kurze Uebersicht der Torsionstheorie nach MARTINS und GEGENBAUR einerseits und nach ALBRECHT anderseits voraus.

Davon ausgehend, dass die vordere Extremität der höheren Wirbelthiere im Verhältnisse zur hinteren eine direkt umgekehrte Stellung einnehme, die Streckseite des Armes statt nach vorn, wie am Beine, nach hinten sehe und das Homologon der Tibia, der Radius, statt an der Innenseite an der Außenseite des Unterarmes läge, nahm MARTINS eine „virtuelle“ Drehung bloß des distalen Theiles vom Humerus um 180° an.* Den Weg dieser Spiraldrehung sah MARTINS in der rauhen Linie vorgezeichnet, welche vom äußeren Epicondylus radialis des Menschen sich auf die Hinterfläche des Humerus schlage und bis zur Innenseite seines Halses verlaufe. Die auf diesem Wege bewirkte Zurückdrehung des Humerus, welche den Arm in eine mit dem Beine übereinstimmende Lage bringt, muss also, ohne dass MARTINS es besonders beschreibt, den Epicondylus radialis hinten herumführen (postaxial — ALBRECHT). Der Grad der Torsion soll bei den unter den Säugern stehenden Vertebraten geringer sein, so bei den ungeschwänzten Amphibien wie bei den Reptilien *c.* 90° betragen (a. a. O. S. 63, 64).

GEGENBAUR** verglich die nach WELCKER konstruirten Axenebenen des proximalen und distalen Humerusgelenkes beim Menschen und fand, dass sie im Erwachsenen einen kleineren Winkel (12°) miteinander bildeten als in Kindern und Embryonen (38° , 43°). Er schloss daraus auf eine wirkliche, individuell stattfindende und nach seinen Abbildungen radio-postaxiale Torsion des menschlichen Humerus um 168° und vermuthet eine ähnliche aber schwächere Torsion bei den übrigen Vertebraten. Die Ursache dieses Vorganges verlegt GEGENBAUR in das Wachsthum des distalen Gelenk- und Diaphysenendes (a. a. O. S. 60).

ALBRECHT*** hat gegen diese MARTINS-GEGENBAUR'sche Torsionstheorie hauptsächlich folgende Einwendungen gemacht. Erstens: Bei der angegebenen Rückdrehung des Humerus in die ursprüngliche Lage würden dafür die Muskeln, Gefäße und Nerven unatürlich gedreht; es könne also dadurch der ursprüngliche Zustand nicht hergestellt werden. Zweitens: Aus den Messungen GEGENBAUR's an Menschen und Thieren ergäben sich nur Schwankungen im Verhältnisse der beiden Gelenkaxen, wie sie auch an anderen nicht torquirten Röhrenknochen vorkämen; eine wirkliche Torsion werde dadurch nicht bewiesen. Drittens: Endlich stimmten mit der Theorie die Befunde in den übrigen Thierklassen nicht überein, welche vielmehr eine in aufsteigender Reihe zunehmende preaxiale Verschiebung des ursprünglich medial gelegenen proximalen Radiusendes über die Ulna bewiesen. So liege bei Ichtyosaurus der Radius nach innen, bei den Amphibien bereits vor der Ulna, um sie erst bei den höheren Vertebraten ganz zu kreuzen. Diese Verschiebung des Radius geschähe bei feststehendem Humerus und werde nicht durch Wachsthumsvorgänge an den Gelenkenden (GEGENBAUR), sondern dadurch herbeigeführt, dass der Arm zum Greifen und Halten benutzt und durch die dabei zumeist in Aktion gesetzten Muskeln die Ulna zurück und einwärts gezogen werde. Auch lasse sich eine solche Verschiebung an Rindsembryonen theilweise direkt nachweisen.

* MARTINS, Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques etc. in: Annales des sciences naturelles IV. Serie, Zoologie, T. VIII, S. 56.

** GEGENBAUR, Ueber die Drehung des Humerus in: Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft Bd. IV, 1868.

*** ALBRECHT, Beitrag zur Torsionstheorie des Humerus und zur morphologischen Stellung der Patella in der Reihe der Wirbelthiere. Dissertation, Kiel 1876.

Dagegen hebt nun aber HUMPHRY* hervor, dass der Radius bei den Enaliosauriern bereits ebenso wie bei den Amphibien am Vorderrande des quer nach aufsen und mit der Streckseite nach oben gerichteten Armes liege, gerade so, wie die homologen Theile der hinteren Extremität. Daher sieht HUMPHRY diese in beiden Extremitäten übereinstimmende Lage für die ursprüngliche an, von der aus die definitive Lage bei den übrigen Vertebraten durch eine Drehung der gesamten Extremität, an der Schulter- und Beckengürtel theilnehmen, erreicht werde, „ohne jede Torsion und Dislokation der einzelnen Theile“ (a. a. O. S. 667). Jene Drehung erfolgt aber am Arme nach hinten, sodass die dorsale Streckseite zur hinteren werde, wobei die Hand durch Pronation sich nach vorn richtet; die hintere Gliedmaße dagegen dreht sich entgegengesetzt nach vorn um.

Bevor ich meine eigenen Beobachtungen über die Entwicklung des Ellenbogengelenkes bei Tritonlarven anführe, muss ich an die anfänglichen Lagebeziehungen ihrer Extremitäten erinnern. Der Arm und die Hand liegen in gestrecktem Zustande in einer Sagittalebene, dem Körper rückwärts dicht angeschmiegt, sodass der ulnare Rand der obere, der radiäle der untere ist; Ulna und Radius verlaufen ganz parallel, sodass die Gelenkanlage zwischen Radius und Humerus (Condylus radialis) genau über demjenigen zwischen Ulna und Humerus (Condylus ulnaris) liegt (Fig. 22). Die hintere Extremität ist ganz ähnlich gerichtet, mit einem fibularen oberen und tibialen unteren Rande. Es wird aber diese ursprüngliche Lage im Verlaufe der weiteren Entwicklung an beiden Extremitäten in verschiedener Weise abgeändert.

Die Lageveränderungen des Armskelets können erst mit Hilfe einer distalen und einer proximalen Axenebene des Humerus, analog den von WELCKER und GEGENBAUR benutzten Ebenen, bestimmter beurtheilt werden. Die distale Axenebene wird durch die Queraxe des distalen Humerusendes, welche dessen ulnaren und radiälen Rand verbindet, und durch die Längsaxe des Humerus bestimmt, die andere Ebene durch die letztere und die Anlage des Processus lateralis humeri (FÜRBRINGER), welche dicht hinter dem Humerusköpfe am unteren Rande liegt und durch die betreffenden Muskelansätze (Mm. pectoralis, dorso-humeralis, dorsalis scapulae etc. FÜRBRINGER) schon frühe kenntlich ist. Freilich habe ich an den jungen Skeletanlagen der Larven die Lage jener beiden Axenebenen zu einander nicht wirklich messen können, sondern sie an den in situ präparirten Theilen nur annähernd bestimmt, was aber für den vorliegenden Zweck vollkommen ausreicht. Anfangs fallen nun beide Axenebenen, wie sich aus der beschriebenen ursprünglichen Lage des Armes ergibt, in der Sagittalebene zusammen (Fig. 22); bald darauf beginnt aber eine Drehung der distalen Axenebene, an welcher weder die proximale Axenebene noch die mit dem Unterarme verbundene Hand theilnimmt. Dem sobald die ruhende Extremität einer solchen jungen Larve im ganzen in die ursprüngliche Lage zurückkehrt, zeigt sich der Processus lateralis humeri noch immer wie anfangs nach unten gerichtet, die Hand mit der Volarfläche nach innen sagittal gestellt, während gleichzeitig die Anlage des Condylus radialis nach aufsen und aufwärts halbkugelig hervorwachsend aus ihrer Stellung unter der Anlage des Condylus ulnaris allmählich ganz an die Aufsen- und Vorderseite der letzteren rückt (Fig. 23, 24). Dadurch wird natürlich die distale Axenebene des Humerus aus der senkrechten, sagittalen Lage im Sinne einer Supination in eine horizontale, frontale gedreht und

* HUMPHRY, The comparison of the fore and hind Limbs in Vertebrates. Journal of Anatomy and Physiology Vol. X.

bildet alsdann mit der senkrecht bleibenden proximalen Axenebene einen Winkel; derselbe betrug nach einigen Messungen an erwachsenen Salamandrinen (Triton, Salamandra) *c.* 90°, ungefähr ebensoviel bei Menopoma, bei Sireia *c.* 50°. Dem Condylus radialis folgt aber naturgemäß auch das Köpfchen des Radius, dessen proximaler Theil also ebenfalls zur Seite desjenigen der Ulna rückt und ihm von außen theilweise verdeckt, während im Zusammenhange mit der ruhenden Hand die distalen Enden beider Unterarmknochen die frühere Lage behalten (Fig. 23, 24). Während dieser Lageveränderung des Condylus radialis vollzieht sich auch die schon früher erwähnte Biegung des Armes im Ellenbogengelenke, welche beiden Vorgänge aufs innigste zusammenhängen. Denn bei der ursprünglichen Lage hätte eine Winkelstellung von Humerus und Ulna in der Sagittalebene eine Verschiebung des Condylus radialis gegen den Radius und dieses gegen die Hand oder eine Verkürzung desselben vorausgesetzt; war dies nicht möglich, blieb also der Radius in seiner ursprünglichen Lage ein Hinderniss für jene Biegung, so konnte dasselbe nur dadurch beseitigt werden, dass der Condylus radialis nach außen auswich und so Ulna und Radius nebeneinander sich bewegen liefs. Dies ist aber auch die einzige Flexion des Armes, welche mit Bezug auf die ursprüngliche oder Ruhelage in der Sagittalebene, also um eine zur Medianebene des Körpers rechtwinkelige Drehungsaxe ausgeführt wird; die übrigen Flexionen der Hand und der Finger erfolgen in jener Beziehung um Drehungsaxen, welche mehr oder weniger senkrecht in der sagittalen oder ursprünglichen Richtungsebene des ganzen Armes liegen. Mit anderen Worten: die Flexion des Unterarmes unserer Thiere, so wie sie wirklich vollzogen wird, ist von allen solchen Bewegungen der ganzen Extremität die einzige, welche in der ersten Anlage des Armskelets nicht vorgebildet und, wenn wir den Arm mit einer flossenförmigen Extremität vergleichen, mit den Biegungen derselben nach der Fläche nicht vergleichbar ist.

Sobald der Arm aus der bisher allein berücksichtigten Ruhelage gebracht wird, verändern sich natürlich die genannten Lagebeziehungen zum Körper. Bei der Lokomotion der Urodelen geräth der Oberarm in eine mehr oder weniger quere Ebene, sodass der Condylus radialis nunmehr allerdings vor dem Condylus ulnaris sich befindet, der Ellenbogen nach außen sieht; diese Lage ist aber nicht etwa als eine Uebergangsstufe von einem nach vorn zu einem nach hinten gerichteten Ellenbogen anzusehen (ALBRECHT), sondern steht zu der eigentlichen Umbildung des Ellenbogengelenkes in gar keiner unmittelbaren Beziehung. Wenn wir von einer ursprünglichen Richtung des Ellenbogengelenkes reden wollen, so müssen wir es uns mit einer ohngefähr senkrechten Drehungsaxe und nach außen gekehrter Streckseite vorstellen. Und dass eine solche Bildung ohne die beschriebene Verschiebung des Condylus radialis und des Radius thatsächlich stattfinden würde, ersehen wir am Beine, dessen dem Ellenbogen homologes Knie anfangs wirklich jene supponirte Stellung einnimmt.* Das Bein der Tritonlarven, welches zuerst genau die gleichen Lagebeziehungen zum Körper hat, wie der Arm vor der Umbildung des Ellenbogengelenkes, beginnt sich am Knie und am Fufse zu biegen, bevor es die ursprüngliche Lage aufgibt, und ohne eine wesentliche Veränderung im Kniegelenk zu erleiden. Allerdings hat es mir geschienen, als wenn auch die Tibia sich ähnlich wie der Radius etwas aufwärts verschiebt; aber da es mir nicht gelang, die Lage des sogenannten

* Ich verweise hierbei auf die Abbildungen der analogen Bildung der Anuren in meiner Entwicklungsgeschichte der Unke. Taf. XVIII Fig. 325, 327.

Trochanter (STANNIUS) gut zu bestimmen, und so einen festen Anhaltspunkt für die Beurtheilung jener Verschiebung zu gewinnen, so muss ich die Möglichkeit offen lassen, dass eine solche Verschiebung nur scheinbar eintritt, indem der ganze Femur sich um seine Axe dreht. Denn eine solche Drehung im Sinne einer Supination findet jedenfalls statt und richtet in Verbindung mit einer horizontalen Bewegung des Femur bis in eine quere Lage die Queraxe des Knies sagittal horizontal und den Unterschenkel abwärts. Eine solche Stellung erreicht der Arm der Urodelen nicht völlig, indem der Ellenbogen stets etwas nach hinten sieht und dadurch an die Armstellung der höheren Vertebraten erinnert; das Knie dagegen verschiebt sich aus jener queren Stellung noch weiter nach vorn, sodass darin eine Annäherung an die Stellung des Beines bei den höheren Vertebraten nicht zu verkennen ist.

Die Richtung des Knies und des Ellenbogens nach aufsen, soweit sie sich mit einer queren Stellung der ganzen Extremität und mit einer horizontal-sagittalen Drehungsaxe des betreffenden Gelenkes verbindet, ist also durchaus keine ursprüngliche (HUMPHRY); aber ebensowenig kann die Richtung derselben Gelenke nach vorn oder nach hinten eine primäre genannt werden. Die wirklich ursprüngliche Lage beider Extremitäten ist eine sagittale Flossenstellung mit nach hinten gerichtetem Ende und senkrechten Drehungsaxen der Beugegelenke; dann liegen die Unterschenkel- und Unterarmknochen parallel übereinander, Fibula und Ulna oben, Tibia und Radius unten. Dies muss also den Ausgangspunkt bilden bei der Beurtheilung der Lagebeziehungen der ganzen Extremität zum übrigen Körper. In ihre definitiven Stellungen kommen die Extremitäten erst sekundär, das Bein durch ausgedehnte allgemeine Bewegungen bei wenig oder gar nicht veränderten Lagebeziehungen der Theile zueinander, der Arm durch eine Umbildung und partielle Umlagerung der Theile in situ neben einer geringen Bewegung der ersteren Art.*

Beim Vergleiche meiner Untersuchungen mit denen von MARTINS, GEGENBAUR und ALBRECHT ergibt sich zunächst, dass die beiden Auffassungen derselben, wenigstens in Bezug auf die Amphibien, in gewissem Sinne zu verbinden sind: es findet eine wirkliche Torsion des distalen Humerusendes statt (GEGENBAUR), aber nicht eine radio-postaxiale, wie MARTINS und GEGENBAUR annehmen, sondern eine radio-praeaxiale, wie es ALBRECHT für die Verschiebung des Radius angab. Wie aber diese Verschiebung bei feststehendem Humerus, ohne Torsion desselben vor sich gehen soll (ALBRECHT), ist mir unverständlich geblieben; sollen Ulna und Radius mit den Condylis tauschen, oder ein neuer Condylus radialis dort gebildet werden, wo das Capitulum des Radius seine Wanderung beschliesst? — Auch scheint es mir nach meinen Beobachtungen unzweifelhaft, dass die Ursache der Torsion im Wachsthum der Epiphyse des Humerus zu suchen ist (GEGENBAUR), und nicht die Verschiebung des Radius aus gewissen, durch lange Generationsreihen angehäuften und vererbten Wirkungen des Gebrauches hervorging (ALBRECHT), namentlich wenn der letztere so wenig begründet ist; denn dass die Urodelen, bei denen die Torsion doch schon ziemlich stark ist, sich der Vorderextremitäten vorherrschend zum Greifen bedienen oder früher bedient hätten, wird wohl kaum behauptet werden können.

* Die quere Stellung des Armes ist hierbei ohne Bedeutung für die höheren Vertebraten, indem sie nur bei den Anuren einen höheren Grad erreicht, sonst aber mehr und mehr zurückgeht. Die einzige Bewegung, welche die ruhende Vorderextremität der Urodelen nach der Umbildung des Ellenbogengelenkes auszuführen hat, um die den Säugern eigenthümliche Stellung einzunehmen, ist eine Pronationsbewegung der Hand.

Ist nun durch die von mir thatsächlich gesehene Torsion des Humerus der Urodelen der Widerspruch HUMPHRY'S gegen jede partielle Lageveränderung im Armskelet beseitigt, so ergibt sich ferner auch seine Vorstellung von den ursprünglichen Lagebeziehungen der Gliedmaßen aller Vertebraten als irrig. Denn eine solche quere Lage, wie sie sich auch am funktionirenden Arm der Urodelen zeigt, wird erst in Folge einer wirklichen Torsion erreicht, ist also individuell ein sekundärer Zustand; und anderseits stimmt die von mir beschriebene ontogenetisch primäre Lage der Gliedmaßen der Urodelen auch mit der Ruhelage der Flossen von *Ceratodus* und, wie mir scheint, auch der Enaliosaurier überein, und muss selbst die Flossenstellung der Selachier, wie ich noch zeigen werde, auf einen gleichen Ursprung zurückgeführt werden, sodass alles auf eine solche Lage als die auch phyletisch ursprüngliche hinweist. Daher scheint mir auch alles das, was über die progressive Zunahme der Humerustorsion oder Radiusverschiebung von den Amphibien aufwärts gesagt ist, indem dabei von der Stellung der ausgebildeten hinteren Extremität der höheren Vertebraten ausgegangen wurde, gleichfalls auf irrigen Voraussetzungen zu beruhen. Es ist eben, wie ich es für die Urodelen ausführte, welche in dieser Beziehung unzweifelhaft als Ausgangspunkt für die höheren Vertebraten gelten dürfen, ein Bein mit vorwärts gerichtetem Knie aus seiner ursprünglichen Lage viel mehr verschoben als ein solches mit seitwärts gerichtetem Knie, oder ein Arm mit rückwärts gekehrtem Ellenbogen; es darf daher ersteres für die Beurtheilung des letzteren gar nicht ohne weiteres zum Ausgangspunkt gewählt werden. Gehen wir aber von der für beide Extremitäten gleichmäÙig nachgewiesenen Ursprungsstellung aus und finden alsdann, dass der ausgebildete Humerus der höheren Urodelen bei rückwärts gekehrtem Ellenbogen und ganz äußerem *Condylus radialis* (Fig. 24) — welche Lage der Arm auch der erwachsenen Thiere sehr häufig einnimmt — eine Torsion von $c. 90^\circ$ erlitten hat, so liegt zunächst gar kein Grund vor, bei durchaus gleicher Stellung des Armes eines Säugethieres für dessen Humerus eine bedeutend stärkere Torsion (168° , 180°) anzunehmen, wie eine solche sich aus den bezeichneten irrigen Voraussetzungen ergab. Allerdings lässt sich der Torsionsgrad bei den höheren Vertebraten gegenwärtig auch nicht annähernd so genau bestimmen wie bei den Urodelen; denn wenn auch die distale Axenebene des Humerus in beiden Fällen übereinstimmend konstruirt werden könnte, so lässt sich doch nicht entscheiden, welcher Punkt am proximalen Humerusende z. B. der Säuger dem *Processus lateralis humeri* der Urodelen durchaus homolog, wie also die entsprechende proximale Axenebene zu konstruiren ist. Erst weitere Untersuchungen werden darüber Klarheit bringen und dann auch die Frage beantworten können, welche Bedeutung den durch GEGENBAUR festgestellten Veränderungen der von ihm benutzten Axenebenen zukommt, welche, wie wir sahen, auf die besprochene, die Bildung des Ellenbogengelenkes begleitende Torsion des Humerus nicht zu beziehen ist.

E. Vergleichender Theil.

Es wird sich hier zunächst darum handeln, ob der aus der Entwicklungsgeschichte des Extremitätenskelets der Tritonen erkannte Aufbau desselben sich auch in den ausgebildeten Gliedmaßen der übrigen Urodelen nachweisen lasse. Die Bedeutung eines solchen Vergleiches beruht

insbesondere darin, dass, wie wir seit GEGENBAUR's grundlegenden Untersuchungen* wissen, gerade das Extremitätenskelet der Urodelen den Ausgangspunkt für das Verständniss derselben Theile bei allen über ihnen stehenden Wirbelthieren bildet, in seiner klar übersichtlichen Gliederung den relativ einfachen Typus darstellt, welcher dem durch Neu- und Rückbildung mannigfach abgeänderten Bau des Gliedmaßenskelets der anuren Amphibien, der Reptilien, Vögel und Säuger gemeinsam zu Grunde gelegt werden kann. Andererseits muss naturgemäß an diesen bei den Urodelen am reinsten erhaltenen Typus aller „oligaktinoten“ (GEGENBAUR) Gliedmaßenformen angeknüpft werden, wenn man die letzteren mit den „polyaktinoten“ Formen der tiefer stehenden Vertebraten zu verknüpfen sucht. Und dabei erhellt die Nothwendigkeit einer vollständigen Erkenntniss aller morphologischen Beziehungen im Knochenbau der Extremitäten unserer Thiere um so mehr, als die von dort aus absteigende Reihe von einander abzuleitender Formen eine außerordentlich lückenhafte, mehr oder weniger nur erst hypothetisch konstruirte ist.

Der erwähnte Vergleich der Urodelen unter sich wird sich übrigens auf den Carpus und Tarsus beschränken können, da die Uebereinstimmung der zwei proximalen Abschnitte des Armes und des Beines bei allen Urodelen einer Erörterung nicht bedarf, und auch die insgesamt nach demselben Typus gebauten Finger und Zehen nur durch die Art ihres Anschlusses an den Carpus und Tarsus erkennen lassen, welche unter ihnen miteinander speziell homolog sind.

Die Homologien der einzelnen Stücke der Hand- und Fußwurzel der Urodelen sind aber von GEGENBAUR und Anderen in anatomischer Beziehung bereits so umfassend erörtert worden, dass mir nur mehr zu prüfen übrig bleibt, ob die Stücke einer Hand und eines Fußes bei allen Urodelen sich in denselben genetischen Zusammenhang bringen lassen, wie er sich mir aus der Ontogenie bei den Molchen ergab. Es wird sich daher empfehlen, hier diejenigen Resultate der vorausgegangenen Untersuchungen an den Molchen zusammen- und voranzustellen, welche geeignet sind, jener Prüfung zur Richtschnur zu dienen. Wenn ich dabei zuerst nur von der Hand spreche, so brauche ich nach den schon ausgeführten Vergleichen von Hand und Fuß kaum zu bemerken, dass dasselbe auch für den Fuß gilt.

1. Vom Humerus laufen zwei einfache, in ihrer Anlage kontinuierliche Skeletäste bis in die zwei ersten Finger aus. Durch korrespondirende quere Sonderung zerfallen sie in Unterarm, Handwurzel und Finger (mit Einschluss der Mittelhand). — Die Handwurzel besteht also zuerst aus zwei nebeneinander und zur Axe des ganzen Armes parallel liegenden Aesten, zu welchen die zwei ersten Finger gehören.

2. Dazu kommt auf der ulnaren Seite noch ein dritter Karpalast, welcher distal den dritten Finger, lateral den vierten Finger trägt. — Auf der zweiten Entwicklungsstufe besteht also die Handwurzel aus drei parallelen (theilweise schon gegliederten) Aesten mit vier Fingern.

3. Das distale Ende der beiden primären Karpaläste (radialer, medianer Karpalast) verschmilzt frühe zu einem einfachen Carp. III; der Rest beider gliedert sich in je drei, der dritte (ulnare) Ast in drei Stücke. — Für die definitiv gegliederte Handwurzel ergibt sich somit eine Zusammensetzung aus drei parallelen Reihen mit ursprünglich drei Stücken, von denen aber zwei von Anfang an (III), zwei andere nachträglich verschmelzen (I).

* GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere I. Carpus und Tarsus.

4. In Bezug auf den genetischen Zusammenhang dieser Carpalia unter sich und mit den übrigen Skelettheilen des Armes müssen wir erstens zwei der Anlage nach koordinirte Hauptgliederreihen aufstellen, welche vom Humerus ausgehend die drei Abschnitte des Unterarmes, der Handwurzel und der Finger durchziehen; darauf folgt ein Seitenast des ulnaren Hauptastes, welcher nur in der Handwurzel und dem digitalen Abschnitte enthalten ist; endlich darf die nur durch den vierten Finger dargestellte Reihe als Zweig jenes dritten Karpalastes angesehen werden. Nach den Bezeichnungen geordnet stellen sich diese Reihen folgendermaßen dar (vgl. Fig. 10):

a. (Humerus) Radius.	Carp. r I. II	} r m III.	Metacarp. I.	Phalanges digiti I.
b. (Humerus) Ulna.	Carp. m I. II	f	Metacarp. II. II.
c.	Ulna) Carp. u I—III.		.. III. III.
d.		Carp. u II	.. IV. IV.

5. Die ursprünglich ziemlich symmetrisch angelegte Gliederung der drei Karpaläste wird durch das Vorrücken von u II in die vorderste Linie des Carpus sowie durch die beiden Verschmelzungen in rm III und mu I verrückt.

Die Genese des Tarsus lässt sich wie gesagt in derselben Weise zusammenfassen, wobei als einzige wesentliche Abweichung die Anwesenheit einer fünften Zehe zu verzeichnen wäre, deren Homologon der Hand nicht an der radialen, sondern an der ulnaren Seite fehlt (S. 14), und welche am Fuße neben der vierten Zehe aus dem Tars. f II hervorsprosst (Fig. 13).

In welcher Weise lassen sich nun die anatomischen Befunde des Carpus und Tarsus der übrigen Urodelen in den Rahmen dieses genetischen Verhaltens derselben Theile bei Triton cristatus und taeniatus einfügen? — Bei zahlreichen Individuen der genannten Arten sowie des Triton alpestris und Cynops perhogaster habe ich in der Regel die bekannten sieben Carpalia und acht Tarsalia in den nämlichen Lagebeziehungen angetroffen. Stets, sowohl bei erwachsenen wie bei Larven, sah ich den Metacarpus (Metatarsus) I dem Carp. rm III (Tars. tm III) aufsitzen und außer Berührung mit dem Carp. r II (Tars. t II), sodass beide Stücke theils durch einen Vorsprung des rm III (tm III), theils durch eine Lücke getrennt wurden (Taf. V Fig. 27—30). GEGENBAUR hat darin ganz Recht, dass der Metacarpus I ursprünglich mit dem r II „in Beziehung stände“, sich aber darauf von ihm löse (a. a. O. S. 7); nur muss ich hinzufügen, dass der ursprüngliche Zusammenhang kein unmittelbarer ist und dadurch gelöst wird, dass das Verbindungsstück zum Theil in rm III aufgeht, zum Theil atrophirt, wobei die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass, wie schon früher erwähnt, die Atrophie allein eintritt, sodass an Stelle von rm III ein einfaches m III liegt, was natürlich im einzelnen Fall nicht zu entscheiden ist. An sich wäre auch eine solche Entscheidung von keinem besonderen Interesse. Denn die Bedeutung des Umstandes, dass Carp. rm III in manchen Fällen ganz unzweifelhaft das Produkt einer Doppelanlage ist, kann nur darin liegen, dass dies die Folge ist der an derselben Stelle erfolgenden Verbindung der zwei ursprünglichen Skeletäste, wodurch eben die Sonderung des Carpus eingeleitet und veranlasst wird; und die vollständige Atrophie des den ersten Metacarpus und r II anfangs verbindenden Stückes r III stände offenbar in derselben innigen Beziehung zu jenem Vorgange, da sie nur eine weitere Ausdehnung der dabei regelmäßig erfolgenden partiellen Atrophie wäre. Dasselbe gilt natürlich auch für die homologen Tarsalia, unter denen ich übrigens gelegentlich eine hochgradige Verkümmernng auch des t II gesehen habe.

Eine Verminderung der regelmäßigen Zahl der Carpalia und Tarsalia ist bei den Tritonen nicht selten anzutreffen. Dieselbe dürfte aber nicht sowohl eine Folge von Verschmelzungen bereits gesonderter Stücke als vielmehr eines Ausfalles der gewöhnlichen Gliederung sein. Dem die Verbindungen bestanden immer im Verlaufe je eines ursprünglichen Karpal- oder Tarsalastes (Fig. 29), wie es auch der von WIEDERSHEIM angeführte Fall von Triton helveticus* zeigt, und waren, soweit ich sie beobachtete, bereits im knorpeligen Zustande, bei erwachsenen Larven, nachweisbar, wo doch die Spuren einer vorangegangenen Sonderung nicht vollständig hätten fehlen können. Dieser Ausfall der Gliederung kann alle drei Karpal- und Tarsaläste betreffen, scheint aber am häufigsten im radialen und tibialen vorzukommen.

Bei den Embryonen von Salamandra maculosa ist der tibiale Tarsalast in zwei Stücke getheilt, von denen das vordere und merklich längere noch bei den Larven bis an den ersten Metatarsus reicht (Taf. IV, Fig. 25, 26). Später ist letzterer von dem tII getrennt; da er aber seinen früheren Platz behalten hat, tII aber relativ viel kleiner erscheint als in den Larven, so ist offenbar das Verbindungsstück zwischen beiden atrophirt (vgl. Fig. 32, 33). Damit stimmt auch der theilweise Rückgang in der Entwicklung des ganzen Astes überein, welcher sich sowohl in der relativen Größenabnahme von tI und tII als auch ihrer unvollkommenen oder ganz fehlenden Verknöcherung ausspricht. Immerhin ist es mit Bezug auf den von BRÜHL mitgetheilten und von mir in Fig. 33 wiedergegebenen Befund an einem Tarsus von Salamandra maculosa** nicht unmöglich, dass das außerordentlich vergrößerte Tarsale, welches die beiden ersten Finger trägt, auch Elemente eines tIII enthält. Aehnlich verhält es sich mit dem Carpus. — Von allen übrigen hier noch zu erwähnenden Salamandrinen (Salamandrella, Salamandrina, Geotriton, Ranodon, Siredon und Amblystoma) schließt sich in jener Beziehung ein Theil scheinbar mehr an Triton, ein anderer an Salamandra an.

Die auffallendste Besonderheit der letzteren gegenüber Triton findet sich aber in der Anwesenheit eines neunten, den Metatarsus V tragenden Tarsale, welches zwischen fI und fII von außen eingeklebt erscheint (Fig. 26, 33). Dasselbe kommt auch der vierzehigen Salamandrella, Geotriton, Ranodon***, Siredon (Amblystoma), Cryptobranchus und Menopoma zu, während es außer den Tritonen auch noch den übrigen vierzehigen Salamandrinen, nämlich Salamandrina (WIEDERSHEIM) und Batrachoseps, ferner Amphiuma und den Peremibranchiaden fehlt (Taf. V). Dieser Mangel soll nach GEGENBAUR bei Triton durch eine sekundäre Verschmelzung des fraglichen Tarsale mit dem fII zu erklären sein, welche allerdings in der individuellen Entwicklung nicht mehr nachweisbar sei, aber angenommen werden müsse, weil jeder der anderen Finger ein eigenes ihm tragende Tarsale besitze (a. a. O. S. 58, 59). Ich finde nun bei Salamandra, dass jenes von mir als fa (Tars. fibulare accessorium) bezeichnete Stück sehr spät entsteht und zwar nicht in der Reihe der übrigen fibularen Stücke, sondern als seitliche Abspaltung von dem schon deutlich gesonderten fII (Fig. 25, 26). Daraus geht aber hervor, dass der ungetheilte Zustand des fII wenigstens ontogenetisch der ursprüngliche ist und dass, selbst wenn ein einfaches fII wie dasjenige der Tritonen phyletisch aus

* WIEDERSHEIM, Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Genua 1875. S. 149 Fig. 113.

** BRÜHL, Zootomie aller Thierklassen. Atlas. Wien 1874—1879. Taf. XXVI Fig. 3.

*** Vgl. WIEDERSHEIM a. a. O., ferner Desselben: Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien, in: Morphologisches Jahrbuch Bd. II.

einem wie bei Salamandra sich theilenden Stücke hervorging, dies nicht auf eine Verschmelzung zweier schon in der ersten Anlage getrennter Stücke, sondern lediglich auf ein Unterbleiben des sekundären Zerfalles einer einfachen Anlage zurückzuführen ist; zweitens, dass *fa* nach seiner Entstehung eine den übrigen Tarsalia nicht koordinirte, sondern mehr untergeordnete Bildung ist, deren Ausfall den genetischen Aufbau des Tarsus, wie wir ihn bei Triton kennen lernten, in keiner Weise stört.

Aehnlich dürfte es sich mit einer anderen Vermehrung der Tarsalia und Carpalia verhalten, welche zuerst nur im Tarsus von *Cryptobranchus* und *Menopoma* (HYRTL, *Cryptobranchus japonicus*), neuerdings aber auch im Tarsus und Carpus von Salamandrinen (*Salamandrella*, *Ranodon*, WIEDERSHEIM a. a. O.) bekannt wurde: die Verdoppelung des sogenannten Centrale oder *mII* (Fig. 35, 37). Diese Bildung ist von GEGENBAUR bekanntlich ebenfalls für eine altvererbte erklärt und mit großem Scharfsinn dazu benutzt worden, um die Reste des Archipterygium in der Extremität der Urodelen zu konstruiren.* Ich werde auf diese Bedeutung der zwei Centralia noch zurückkommen und will hier nur konstatiren, dass, obgleich sie bei unbeständigem Vorkommen wechselnde Lagebeziehungen zeigen, bald quer neben-, bald hintereinander liegen**, es gar nicht zu bezweifeln ist, dass sie immer aus einer Spaltung des Carp. oder Tars. *mII* hervorgehen, also ontogenetisch als Theile eines anfangs kontinuierlichen Skeletastes sich darstellen.

Einen ganz anderen Werth können dagegen einige gleichfalls überzählige Knorpelstückchen beanspruchen, welche WIEDERSHEIM im Tarsus von *Ranodon* und *Cryptobranchus* neben *fa* und weiter proximalwärts fand und als Reste eines äußersten fibularen Strahles deutete (a. a. O.). Nach meiner Ansicht lässt sich gegen eine solche Auffassung im allgemeinen nichts einwenden und dürfte nur die weniger wesentliche Detailfrage diskutirbar bleiben, ob jene zwei weit getrennten Knorpelstückchen von *Ranodon* nicht noch leichter auf zwei Strahlen zu beziehen wären, welche sich zu *fI* ebenso verhielten, wie die vierte und fünfte Zehe zu *fII* (vgl. Fig. 48)?

Bevor ich die Salamandrinen verlasse, möchte ich noch kurz auf den von mir untersuchten *Batrachoseps attenuatus* aufmerksam machen. Von allen erwähnten Salamandrinen lässt allein *Batrachoseps* a priori gar nicht daran zweifeln, dass der Träger seines zweiten Fingers ein einfaches *mIII* ist: es spricht dafür einmal, dass dieses Stück die anderen des medianen Karpalastes, *mI* und *mII*, an Breite nicht übertrifft, und ferner, dass der erste Finger unmittelbar und vollständig auf *rII* aufsitzt (Fig. 31). Es könnte nur fraglich bleiben, ob die Anlage eines *rIII* überhaupt unterbleibt, oder auch hier durch Atrophie verloren geht: für letzteres liefse sich anführen, dass *rII* ziemlich genau neben *mII* liegt, der radiale Karpalast also gerade um das Stück des dritten distalen Gliedes der anderen Aeste verkürzt erscheint. Bemerkenswerth ist auch der rein knorpelige Zustand des ganzen Carpus sowie die vollkommene Trennung von *ul* und *mI*: nimmt man dazu, dass der Tarsus von *Batrachoseps* sich genau so verhält wie der Carpus, also eine fünfte Zehe entbehrt (was übrigens auch *Salamandrina* und *Salamandrella* zeigen), so erweisen sich die Gliedmaßen dieses Thieres als auf einer noch tieferen Entwicklungsstufe stehend als diejenigen von *Cryptobranchus* und *Menopoma*.

* GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere Heft II. 2. Brustflosse der Fische. Leipzig 1865 S. 165. — Ueber das Gliedmaßenskelet der Enaliosaurier, in: Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft Bd. V.

** Vgl. WIEDERSHEIM a. a. O. und nachträgliche Bemerkungen dazu in: Morphologisches Jahrbuch Bd. II.

Von den Ichthyodea wurden *Cryptobranchus* und *Menopoma* (Fig. 34, 35, 37) hinsichtlich der doppelten Centralia des Tarsus und der Anwesenheit eines fa bereits erwähnt. Beide überzähligen Tarsalia sind aber unbeständig, sowie *Menopoma* auch darin variiert, dass sein radialer Karpalast ungegliedert bleiben kann (HYRTL a. a. O.): mI und uI bleiben bei denselben Urodelen unverschmolzen. Dieses sowie der knorpelige Zustand des Carpus und Tarsus der beiden letztgenannten Arten bezeichnen gegenüber den Salamandrinen eine niedrigere Entwicklungsstufe der Gliedmaßen. Noch tiefer stellt sich darin *Menobranchus* (Fig. 38, 39), indem bei ihm die Sonderung von uII—uIII und fII—fIII unterbleibt, wogegen Carp. mI—uI und, ausnahmsweise unter den Urodelen, auch Tars. mI—fI miteinander verschmelzen. Die Beziehungen des ersten Metacarpus zur Handwurzel sind insofern bemerkenswerth, als seine knorpelige Epiphyse ununterbrochen mit dem Carpale zusammenhängt, welches auch den zweiten Metacarpus trägt, dagegen mit rII keine Verbindung hat. Sollte dies nicht darauf hinweisen, dass jenes erstere Carpale ein wirkliches rmIII ist?

Die einfachsten Gliedmaßen unter den Urodelen besitzen *Amphiuma*, *Siren* und *Proteus*, deren Hand- und Fußwurzeln ebenfalls unverknöchert bleiben. Den Carpus von *Siren* (Fig. 36) versteht man am besten, wenn man ihn mit dem von WIEDERSHEIM beschriebenen Tarsus von *Triton helveticus* vergleicht (S. 30). In demselben waren tI und II, mI und II durch je ein Stück repräsentirt, welche sich nebst tmIII in den homologen Handwurzelstücken von *Siren* leicht wiedererkennen lassen (rI II, mI II, rmIII); ferner waren in jenem Fall auch fII und III vereinigt, sodass wenn wir fI dazu nehmen, wir durchaus das Homologon des einfachen Stückes erhalten, welches den ganzen Ulnarrand in der Handwurzel von *Siren* einnimmt. Die letztere zeigt also im höchsten Maße das, was wir nur mehr vereinzelt auch bei Salamandrinen antreffen (vgl. auch Fig. 29), nämlich den Ausfall der Gliederung im Verlaufe der einzelnen Karpal- oder Tarsaläste; ein Zustand, der ganz offenbar mit einem sehr frühen Entwicklungsstadium zusammenfällt. Die Verbindung des ersten Metacarpus mit der Handwurzel ist bei *Siren* ganz dieselbe wie bei *Menobranchus*. — Der vollständige Mangel der Beine kann selbstverständlich nur aus einer Rückbildung erklärt werden.

Die Extremitäten von *Amphiuma* (*tridactyla*) und *Proteus* (Fig. 40—43) lassen sich allerdings, sobald man mit der Hand von *Siren* im Reinen ist, ohne Schwierigkeit auf den gleichen bisher nachgewiesenen Typus zurückführen. Immerhin gewinnt die bezügliche Deutung dadurch sehr wesentlich, dass ich an einem in der Regeneration begriffenen Bein von *Proteus** unmittelbar erkannte, wie dort Unterschenkel und Fuß gleichfalls aus zwei Aesten hervorgingen, von denen innerhalb des Tarsalabschnittes der tibiale Ast ungetheilt bleibt und in die erste Zehe ausläuft, deren anderer einer Zweitheilung unterliegt und in die zweite Zehe sich fortsetzt (Taf. IV Fig. 27). Wir werden nicht umhin können, darin jenes Entwicklungsstadium des Tarsus der höheren Urodelen wiederzuerkennen, wo ein dritter Tarsalast und die zugehörigen Zehen noch nicht zur Sonderung gelangt sind (Fig. 15); da dieser dritte Tarsalast aber aus dem ursprünglichen fibularen durch eine Art Längstheilung hervorgeht, so dürfen wir auch jene zwei fibularen Tarsalstücke von *Proteus* in einem gewissen Sinne als Vertreter aller Tars. mI—III und fI—III ansehen (Fig. 43 mf III, mf I. II), wie dies schon GEGENBAUR** vermuthete. Diese Auffassung wird noch dadurch bestätigt, dass wir im

* Diese Regeneration war erst 1½ Jahre nach erfolgter Amputation eingetreten!

** GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft I, S. 55.

Carpus von Proteus, dann dem Tarsus und Carpus von Amphiuma diejenigen weiteren Entwicklungsstufen wiedererkennen, welche die allmähliche Absonderung des dritten Tarsal- oder Karpalastes in der Ontogenie der Tritonen bezeichnen. Der Carpus von Proteus und derjenige von Amphiuma stimmen nämlich vollkommen mit der ontogenetischen Anlage von Triton überein, wo der dritte Finger (dritte Zehe) mit dem $u(f)III$ in der Sonderung begriffen oder bereits gesondert ist, ehe noch $u(f)II$ und III erschienen sind (Fig. 16, 41, 42); und der Tarsus von Amphiuma zeigt bereits die drei deutlich gesonderten Tarsaläste, von denen der mediane und fibulare in je zwei Stücke zerfallen sind (Fig. 18, 40). Noch bliebe zu bemerken, dass die Verbindung der beiden Hauptskeletäste am distalen Ende der Hand- und Fußwurzel, welche sich noch bei Siren im Carp. $rmIII$ zeigt, bei Amphiuma und Proteus in ähnlicher Weise gelockert ist wie bei Batrachoseps, indem der erste Finger und die erste Zehe unmittelbar den radialen und tibialen Hand- und Fußwurzelstücken aufsitzen.

Fassen wir das Ergebniss der angestellten Vergleiche kurz zusammen, so können wir behaupten: erstens, dass das Gliedmaßenskelet aller Urodelen im allgemeinen nach demselben Typus gebaut ist, der sich aus der Entwicklung derselben Theile bei Triton ergibt; zweitens, dass die besonderen Unterschiede sich theils auf unwesentliche, den Typus nicht berührende Modifikationen (Verdoppelung des mII und fII , sekundäre Verschmelzung von mI und fI bei Menobanchus, Verkümmernug des rII u. s. w.), theils auf die Fixirung verschiedener Entwicklungsstufen jenes Bildungsganges beziehen. In letzterer Hinsicht ist vornehmlich an das Zurückbleiben unter der bei den Tritonen erreichten Entwicklungshöhe zu erinnern: theilweiser oder gänzlicher Ausfall der Verknöcherung des Carpus und Tarsus (Salamandra, Batrachoseps, Ichthyodea), entschiedener Ausfall der Verbindung von $r(t)III$ und $mIII$ (Batrachoseps, Amphiuma, Proteus) und von $mI—uI$ (Batrachoseps, Menopoma, Siren, Amphiuma, Proteus), Ausfall der fünften Zehe (Salamandrina, Salamandrella, Batrachoseps, Menobanchus, Amphiuma, Proteus), theilweiser Ausfall der Gliederung der Karpal- und Tarsaläste (Menobanchus, Siren, Amphiuma, Proteus), endlich allmählicher Ausfall des dritten Karpal- und Tarsalastes (Amphiuma, Proteus). Eine typische Vervollständigung des gewöhnlichen Baues des Tarsus zeigen Ranodon und Cryptobranchus in den auf rudimentäre überzählige Zehen zu beziehenden fibularen Knorpelstückchen.

Es ist ganz natürlich, dass wir uns nun auch die weitere Frage vorlegen, ob und welche Schlüsse wir aus diesem Ergebnisse der Vergleichung hinsichtlich des phyletischen Zusammenhanges der verschiedenen Extremitätenformen der Urodelen unter sich und mit denen der anderen Vertebraten ziehen können.

Die weitere Bedeutung der individuellen Entwicklungsgeschichte beruht anerkanntermaßen darin, dass die in ihr sich darstellenden Reihen verschiedener Bildungszustände auf ähnliche Bildungsreihen in der phyletischen Entwicklung dieser Thiere hindeuten. Es wird aber nicht selten zwischen dieser allgemeinen Bedeutung der Ontogenie und den besonderen Deutungen, welche sich darauf stützen, nicht genügend unterschieden, und erstere daher leicht unterschätzt, sobald man öfter Gelegenheit hatte, die besonderen Schlussfolgerungen als irrig zu erkennen, in welche jene allgemeine Lehre der individuellen Entwicklungsgeschichte umgesetzt wurde. Und doch ist der Werth der letzteren nicht hoch genug anzuschlagen, wenn man ihr nur nicht das als unfehlbare Konsequenz entnimmt, was sie bloß bedingterweise lehrt. — Ich habe keine Veranlassung, solche Ueberlegungen

über die Grenzen des vorliegenden Falles hinaus zu verfolgen, halte aber denselben für lehrreich genug, um an ihm das Gesagte etwas ausführlicher darzulegen.

Aus der Thatsache der successiven Zunahme der Skeletäste, ihrer Gliederung und Verknöcherung in der mitgetheilten Ontogenie des Gliedmaßenskelets wird man zuerst schliessen können, dass die in dieser Beziehung einfacher gebauten Extremitäten auch phyletisch den reicher gegliederten vorausgingen: und da wir die meisten jener bei den Molchen angetroffenen Entwicklungsstufen im Skeletbau der fertigen Gliedmaßen der Ichthyodea wiederfinden, so scheint nichts näher zu liegen als der weitere Schluss, dass unter den Urodelen eine mit *Proteus* beginnende phyletische Entwicklungsreihe der Gliedmaßen aufzustellen und für die Stammform derselben etwa ein gabelig auslaufender Knorpelstab als Gliedmaßenskelet zu postuliren sei.* Und doch erweist sich eine solche Schlussfolgerung unter allen Umständen als voreilige. Denn die Ontogenie kann naturgemäß nur den in der Genese begründeten kausalen Zusammenhang der verschiedenen Formen lehren, aber nicht das Bild ihrer Vertheilung auf eine bestimmte phyletische Reihe geben. Sie kann es nicht, weil alle Abänderungen der fertigen anatomischen Formen auch in ihrer Ontogenie, wemgleich in schwächerem Grade, vorgebildet sind, und daher oft selbst diejenigen Entwicklungsstufen merklich betreffen, welche die der Abänderung phyletisch vorausgegangenen Zustände widerspiegeln sollen. Ich denke dabei nicht an Vorgänge, welche den ererbten, genetisch-kausalen Formzusammenhang und damit die angegebene Bedeutung der Ontogenie ganz aufheben, sondern an solche, welche ohne jenen Zusammenhang zu berühren, etwa die zeitliche Reihenfolge, die Zahl, das Größtenverhältniss der Einzeltheile u. Ä. abändern und dadurch ein äußerlich ganz anderes Bild zeigen, als worauf sie zurückweisen. Ich erinnere hier z. B. daran, dass, während die Regeneration der Gliedmaßen bei jungen Larven genau so verläuft wie die primäre Entwicklung, bei dem gleichen Vorgange an älteren Thieren die dritte, gelegentlich auch die vierte und fünfte Zehe nicht mehr als distale und seitliche Fortsätze eines vorher gesonderten dritten Tarsalastes, sondern gewissermaßen als direkte Seitenzweige des fibularen Hauptastes entstehen, deren Basen erst sich zu der definitiven fibularen Tarsalreihe verbinden (vgl. S. 21). Gegenüber solchen bis zu einem gewissen Grade (nämlich hinsichtlich der dritten Zehe) und unter gewissen Umständen konstanten Abänderungen des Bildungsganges während der Regeneration, welche doch sonst mit der primären Entwicklung identisch erscheint, lässt sich die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, dass dieselben ebenfalls, etwa im Sinne eines Rückschlages auf phyletisch vorausgegangene Zustände hinweisen; und diese Möglichkeit würde schon mit den vorhin aufgestellten Schlussfolgerungen von der innerhalb der Urodelen fortschreitenden Dichotomie der Skeletäste nicht übereinstimmen.

Eine weitere Einschränkung erfährt die Deutungsfähigkeit der Ontogenie dadurch, dass eine vorliegende anatomische Reihe, wie diejenige der verschiedenen Extremitäten der Urodelen, der ontogenetischen Bildungsreihe ganz wohl entsprechen kann, ohne dass damit schon eine Entscheidung

* Eine solche Auffassung vertritt thatsächlich BRÜHL, indem er in der Reihe der Gliedmaßen der Urodelen eine fortschreitende dichotomische Theilung (freilich in anderen als den von mir festgestellten Linien des genetischen Zusammenhanges) einer anfangs einfingerigen Extremität zu erkennen glaubt; konsequenterweise würde also das Bein von *Proteus* die älteste der uns bekannten derartigen Formen darstellen und als unmittelbar vorausgehende Grundform einen einfachen gegliederten oder ungegliederten Stab voraussetzen (Zootomie aller Thierklassen, Atlas, Erklärung zu Taf. XXII und XXVI).

darüber gegeben wäre, ob die erstere eine aufsteigende oder eine absteigende Reihe ist, ob also in unserem Falle der größte Theil der Ichthyodea hinsichtlich des Extremitätenskelets nicht durch successive Rückbildung von höher organisirten Formen abzuleiten wäre. Diese Möglichkeit wäre um so mehr in Betracht zu ziehen, als das Gliedmaßenskelet von den höheren Urodelen aufwärts in der gesammten Gliederung vielmehr Rück- als Fortschritte zeigt.

Das schwerwiegendste Bedenken gegen die Stichhaltigkeit unserer ersten supponirten Schlussfolgerung aus der Ontogenie des Extremitätenskelets läge aber offenbar darin, dass die ontogenetische Reihe an sich — namentlich bei Körpertheilen wie die Gliedmaßen, deren Entwicklung mit derjenigen des übrigen Organismus so wenig parallel läuft — kein Merkmal darbietet, auf welche näheren und engeren oder entfernteren, weiteren Kreise die Vergleichung ausgedehnt werden soll. Dass man dabei zuerst an die nächstverwandten Kreise denkt, ist natürlich aber durchaus nicht immer begründet, wie das folgende Beispiel lehrt. Eine entfernt ähnliche Erscheinung wie die successive Gliederung des sich entwickelnden Extremitätenskelets der Urodelen findet sich bekanntlich auch in den Embryonen der höheren Wirbelthiere: die allmähliche Zunahme der Körpersegmente von einigen wenigen an. Wollte man daraus schliessen, dass in den uns noch unbekanntem Anfängen der Wirbelthierreihe nur eine ganz beschränkte Segmentzahl bestanden habe, so widerspräche dem die Thatsache, dass die uns bekannten niederen Vertebraten im allgemeinen gerade durch eine größere Segmentzahl vor den höheren ausgezeichnet sind. Der Umstand aber, dass jene ontogenetische Succession der Segmente noch bei *Amphioxus* dieselbe ist wie bei den höheren Vertebraten, ja bei den Gliedertieren sich ähnlich wiederholt, kann allerdings vielleicht oder wahrscheinlich anzeigen, dass die Quergliederung des Körpers überhaupt mit einer geringen Zahl von Segmenten begann. So braucht die analoge successive Zunahme der Gesamtgliederung in der Ontogenie der von mir untersuchten Extremitäten der Annahme nicht zu widersprechen, dass die näheren Stammformen derselben eine vielleicht noch reichere Gliederung besaßen, wogegen es gewiss nicht unwahrscheinlich zu nennen ist, dass das erste Extremitätenskelet der ganzen Wirbelthierreihe einfacher gebaut war als die darauf folgenden.

Diese Erwägungen erweisen nun ganz unzweideutig die Nothwendigkeit, bei allen Verallgemeinerungen von ontogenetischen Bildungsreihen sich zuerst die Grenzen zu vergegenwärtigen, in welchen sich die gesuchte phylogenetische Reihe ausdehnen kann und der Vergleichung nicht ein näheres Ziel zu stecken, bevor man sich vergewissert hat, dass dadurch ein Anschluss über das letztere hinaus nicht unmöglich gemacht ist. Die Annahme, welche uns von der Ontogenie des Gliedmaßenskelets der höheren Urodelen aus zunächst gerechtfertigt erscheinen mag, dass deren jenseits *Protens* zu suchende Stammformen ein stabförmiges, gabelig oder einfach auslaufendes Extremitätenskelet besessen hätten, erweist sich als mindestens bedenklich, wenn wir überlegen, dass wir dabei eigentlich ganz auf die Möglichkeit verzichten, die oligaktinoten Formen jener Organe, welche von den Urodelen aus ganz sicher in engen Zusammenhang gebracht werden können, mit den polyaktinoten Formen zu verbinden, welche von den *Enaliosauriern* her doch so nahe an die ersteren, sowie sie sich gerade bei den höheren Urodelen finden, herantreten. In diesem Sinne ist die Forderung begründet, dass wir den phyletischen Zusammenhang unserer Organe bei den Urodelen und damit zugleich ihre nächsten Stammformen nicht eher festzustellen suchen, als bis wir uns über ihre Anchlüsse nach abwärts wenigstens orientirt haben. Diese Aufgabe hat aber **GEGENBAUR**

in seinen bezüglichlichen fundamentalen Arbeiten gelöst, sodass mir nur die Untersuchung übrig bleibt, wie sich meine entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen zu den allgemeinen und besonderen Aufstellungen GEGENBAUR'S verhalten.

Ich darf hier den ganzen Verlauf jener Untersuchungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der oligaktinoten und polyaktinoten Extremitäten* als genügend bekannt voraussetzen und mich bloß an den gegenwärtigen Stand der Frage halten. GEGENBAUR geht jetzt von einer Grundform (Archipterygium) aus, welche im wesentlichen aus einem gegliederten Stamme und ihm zweizeilig ansitzenden Strahlen besteht. Dazu kommen noch Strahlen, welche unmittelbar an dem die freie Gliedmaße tragenden Bogen über und unter dem Ansatz des Stammes befestigt sind (*Morphologisches Jahrbuch* Bd. II S. 417). Bei den Selachiern ist der Stamm mit einer vollständigen und einer nur auf distale Rudimente reducirten Strahlenreihe (Stammradien) im Metapterygium enthalten; Meso- und Propterygium stellen die nur einseitig erhaltenen (oberen) Bogenradien dar. *Ceratodus* besitzt bloß das gleichmäßig biserial Archipterygium, welches bei *Protopterus* die eine, bei *Lepidosiren* sogar beide Strahlenreihen verloren hat.** Bei den Enaliosauriern und Amphibien wird bloß eine Stammreihe mit vorherrschend einer Strahlenreihe und ganz spärlichen Resten der zweiten unterschieden; auf Grund der Vergleichung mit Selachiern wird die Stammreihe am ulnaren Rande des Armes und fibularen Rande des Beines angenommen.

Gegenüber dieser Archipterygium-Theorie haben wir zuerst zu fragen, ob die Entwicklung des Gliedmaßenskelets der Urodelen überhaupt auf einen Zusammenhang seiner Theile in gewissen Linien hindeutet, und meine Beobachtungen gestatten, wie ich glaube, eine unbedingte Bejahung dieser Frage. Die von mir so genannten Sekletäste können, vorbehaltlich ihrer besonderen Deutung als Stamm- und Strahlenreihen, auf solche im allgemeinen ganz wohl bezogen werden. Allerdings könnte hierzu bemerkt werden, dass jene Theorie einer solchen Bestätigung durch die Ontogenie gar nicht bedürfe, indem die anatomische Vergleichung bereits sattsam die Nothwendigkeit erwiesen habe, die einzelnen Stücke des Extremitätenskelets auf genetisch zusammenhängende Reihen zurückzuführen. Dagegen muss ich aber die Bedeutung des Umstandes hervorheben, dass uns in jener Ontogenie nicht lediglich eine solche bereits anerkannte Nothwendigkeit im allgemeinen bestätigt, sondern jener Zusammenhang im einzelnen, wie er bisher durch umfassende Vergleiche zwischen Amphibien, Enaliosauriern und Fischen zu erschließen versucht wurde, unmittelbar dargelegt wird. Auch kann ich nicht zugeben, dass diese unmittelbaren Befunde der Ontogenie an Werth ohne weiteres zurückzustehen hätten gegenüber den anatomischen Vergleichen, falls beide nicht übereinstimmen. Ein solches Zugeständniss würde voraussetzen, dass der in der individuellen Entwicklungsgeschichte der Urodelen gegenwärtig vorliegende Zusammenhang nicht mehr der ursprüngliche sei, wie er dem Archipterygium in seinen früheren Formen zu Grunde lag, dass dieser sich vielmehr

* GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft I, II. — Ueber das Gliedmaßenskelet der Enaliosaurier, in: *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft* Bd. V. — Ueber das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmaßen der Selachier insbesondere, ebendasselbst. — Ueber das Archipterygium, ebendasselbst Bd. VII. — Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere, in: *Morphologisches Jahrbuch* Bd. II.

** Die Ganoiden und Teleostier interessiren uns hier nicht unmittelbar, da ihre Flossen, obgleich direkt von denen der Selachier ableitbar, in ganz einseitiger Umbildung sich von den oligaktinoten Formen weit entfernen.

phyletisch in die einzelnen Theile völlig aufgelöst habe, welche dann bei den Urodelen doch wieder, aber nur in den jüngsten Anlagen, zu einer neuen Kombination sich verbanden. Und eine solche wunderbare Doppelhypothese, welche natürlich die ganze Bedeutung der Ontogenie in Frage stellte, stände überdies in einem argen Missverhältnisse zu dem dadurch zu erreichenden Zwecke, welcher darin bestände, nicht etwa Zweifel gegen die Archipterygium-Theorie überhaupt zu beseitigen — dieselbe wird vielmehr, wie ich zu erweisen hoffe, durch meine Erfahrungen bestätigt —, sondern lediglich die bisherige Deutung jedes einzelnen Strahles im Gliedmaßenskelet der Amphibien aufrechtzuerhalten. GEGENBAUR selbst hat aber sehr klar und bestimmt zwischen dem wesentlichen Inhalte und den „in zweiter Linie stehenden“ Momenten seiner Theorie unterschieden (a. a. O. S. 406—408); zum ersteren rechnet er die Zurückführung des Gliedmaßenskelets auf eine Stammreihe und deren Radien überhaupt, zu den anderen ausdrücklich „die spezielle Vergleichung der einzelnen Stücke“, welche hinsichtlich des Verlaufes der Stammreihe und der Zahl der Radien bei oligaktinoten Formen durch ihn selbst bereits Modifikationen erlitten hat. Wenn daher gegenüber dem anatomisch nicht völlig gesicherten Nachweis des Details die Ontogenie eine bestimmte Auskunft zu geben im Stande ist, so kann ich zur Zeit einen begründeten Einwurf gegen ihre Kompetenz nicht erkennen. Und allerdings lehrt sie uns in den erwähnten Skeletästen einen genetischen Zusammenhang der Einzeltheile im Extremitätenskelet der Urodelen kennen (vgl. S. 29), welcher mit dem von GEGENBAUR angenommenen Verlaufe der Stamm- und Strahlenreihen nicht ganz übereinstimmt.

Zur leichteren Vergleichung habe ich in die Umrisszeichnung eines Beinskelets von Salamandra neben meinen eigenen Linien diejenigen von GEGENBAUR (a. a. O. S. 405), welche von den ersteren abweichen, eingetragen (Fig. 47); die Reihe: Femur, Fibula, Tars. f I, fa, d(igit.)V hält GEGENBAUR für die Stammreihe, von welcher folgende Strahlen auslaufen: Tibia, t I, t II, d. I — m I—III, d. II — m II, f III, d. III — f II, d. IV. Wie man sieht, fallen ein Theil der Stammreihe und die zwei größten Strahlen GEGENBAUR's mit meinen Linien zusammen.* Die weitere Fortsetzung seiner Stammreihe (f I, fa, d. V) lässt sich aber so nicht mehr aufrechterhalten, da fa nicht unmittelbar mit f I, sondern mit f II zusammenhängt; wäre an einer unären Zusammenhangsreihe durchaus festzuhalten, so müsste sie entweder merkwürdig geknickt (f I, f II, fa, d. V) oder durch ein ungetheiltes f II verlaufen (f I, f II, d. V). Die vierte Zehe würde dann in jedem Falle unmittelbar, ohne zwischengefügtes Tarsale jener Stammreihe aufsitzen. Der in die dritte Zehe auslaufende Strahl ist aber in dem von GEGENBAUR vorgezeichneten Verlauf mit den ontogenetischen Linien nicht in Uebereinstimmung zu bringen. GEGENBAUR hat bekanntlich, um nur die Möglichkeit dieses Verlaufes neben demjenigen des zweiten Strahles (m I—III und f I, m II, f III) zu begründen, angenommen, dass das beiden Strahlen gemeinsame m II oder Centrale, welches sich in einzelnen Fällen wirklich verdoppelt zeigt (vgl. S. 31), ursprünglich durchweg durch zwei Stücke vertreten

* In dem von GEGENBAUR selbst mitgetheilten Schema tritt die tibiale Linie aus t II unmittelbar in den ersten Metatarsus ein, weil beide Stücke in vollkommener Berührung gezeichnet sind. Dies entspricht aber nur in den selteneren Fällen dem genetischen Verhalten beider Stücke (vgl. Batrachoseps, Amphiuma, Proteus Fig. 31, 40—43); gewöhnlich wird jene Linie zwischen t II und Metat. I eine durch den Ausfall eines Stückes (t III) entstandene, also nicht bedeutungslose Lücke, wie im vorliegenden Falle, oder ein tm III durchsetzen wie z. B. bei Triton (vgl. Fig. 47, 48).

war (*Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie* Heft II, S. 165), welche sich auch bei den Enaliosauriern finden sollten (*Jenaische Zeitschrift* Bd. V): das tibiale Stück sollte dem zweiten, das andere dem dritten Strahle angehören, ihre Verschmelzung zu einem mII eine sekundäre Erscheinung sein. Aber abgesehen davon, dass die häufigere Lage dieser Stücke bei den Urodelen — hintereinander statt nebeneinander (Fig. 37) — jener Vertheilung widerspricht, indem dann beide Centralia im Verlaufe des zweiten Strahles liegen*, erreichte jene Annahme ihren Zweck erst dann, wenn die Zugehörigkeit beider Stücke zu zwei genetisch getrennten Strahlen bewiesen wäre. Nach allen ihren Lagebeziehungen zu urtheilen, gehören sie aber beide dem medianen Tarsalaste an, und wären alsdann der zweite und dritte GEGENBAUR'sche Strahl das dichotomisch getheilte Ende der Reihe f, mI, mII; und wollte man das eine Centrale zum fibularen Tarsalast rechnen, so fiel überall, wo es ungesondert in fI oder fII enthalten wäre, also in der ganz überwiegenden Mehrzahl aller Fälle, die betreffende GEGENBAUR'sche Linie mit der meinigen zusammen. Ist nun also die erstere jedenfalls aufzugeben, so fällt damit natürlich auch die bezügliche Bedeutung der zwei Centralia, deren Vorkommen folglich aus einer gelegentlichen Theilung eines gewöhnlich einfachen Stückes zu erklären wäre, wie denn auch GEGENBAUR selbst neuerdings die Möglichkeit einer derartigen Abänderung seines Schemas angedeutet hat (*Morphologisches Jahrbuch* Bd. II, S. 408).

Wie aus dem Vorstehenden ersichtlich, braucht der von GEGENBAUR konstruirte Linienverlauf eigentlich nur unbedeutend abgeändert zu werden, um mit dem in der Ontogenie vorgezeichneten zusammenzufallen. Aber damit ist noch nicht alles entschieden: denn es ist klar, dass in der festgestellten Linienzeichnung die Stammreihe in jeden der fünf Finger auslaufend und demgemäß eine sehr verschiedene Anordnung der Strahlen angenommen werden kann. — GEGENBAUR hat sich zuletzt für die fibulare (ulnare) Stammreihe: f, fI, fa, d.V — ausgesprochen, weil diese nach HUXLEY's Darstellung der Basalreihe des Metapterygium oder der Stammreihe der Fische, insbesondere der Selachier, entspreche. Bevor ich jedoch diesen Vergleich prüfe, sei noch hervorgehoben, dass die Ontogenie jede andere Reihe eher als jene fibulare als Stammreihe deuten lassen würde. Denn es kann doch nicht für unwesentlich angesehen werden, dass erstens jene angebliche Stammreihe zu allerletzt distal auswächst und zwar in Form eines abgebogenen Seitenzweiges (fa, d.V) des letzten dichotomischen Strahles (fI—III, d.III, IV), der selbst wieder sich als einem anderen, dem zweiten GEGENBAUR'schen Strahl oder meinem fibularen Hauptaste (f, mI—III, d. II) untergeordnet darstellt; dass zweitens alle Reduktionen an der nämlichen Stammreihe anfangen und nicht nur überhaupt häufig, sondern an der Hand aller Urodelen ganz ständig sind, indem dort ein fünfter Finger fehlt. Freilich sind diese der Ontogenie entnommenen Bedenken gegen die Aufstellung einer fibularen Stammreihe nicht völlig und klar entscheidend. Man kann sie aber nicht unbeachtet lassen, wenn man überlegt, dass der Vergleich mit den Selachiern an sich noch nicht die Gewähr einer größeren Sicherheit des Resultates trägt, da jede der beiden Strahlenserien des Archipterygiums schwinden und daher bei den Amphibien eventuell ebenso wie bei Protopterus** eine andere Serie fehlen kann als bei den Selachiern. Immerhin verschliefe ich mich der Bedeutung eines solchen Vergleiches

* WIEDERSHEIM erklärt dies für eine sekundäre „Verwerfung“ (*Morphologisches Jahrbuch* Bd. II, S. 429).

** Vgl. BUNGE, Ueber die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygium bei Selachiern und Dipnoern. in: *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft* Bd. VIII.

durchaus nicht und will jetzt prüfen, wie weit die bezeichnete Auffassung HUXLEY'S begründet ist, dass das Metapterygium der Selachier jener fibularen Randreihe bei den Urodelen entspreche.

Die primäre Lage der Extremitäten überhaupt ist nach HUXLEY* die horizontale mit einem vorderen oder präaxialen und einem hinteren oder postaxialen Rande, sowie sie noch bei den Selachiern beständig ist, deren Flossen an ihrem Hinterrande das Metapterygium enthalten. Die Flossen von *Ceratodus* sowie der übrigen Fische seien (bei gewöhnlicher Stellung) derart nach oben umgeschlagen, dass die ursprüngliche Bauchseite nach außen, der präaxiale Rand nach oben gerichtet seien. Die Amphibien besäßen dagegen in der Regel noch jene ursprünglichen Lagebeziehungen der Extremitäten, sodass deren Radial- oder Tibialrand sich als vorderer oder präaxialer, der Ulnar- oder Fibularrand als hinterer oder postaxialer darstelle. Folglich sei der ulnare (fibulare) Rand des Gliedmaßenskelets der Amphibien dem postaxialen Metapterygium (genauer der Basalreihe desselben) homolog. — Dieser Vergleich beruht aber auf irrigen Voraussetzungen.

Erstens: Wenn von allen bekannten Gliedmaßen der Vertebraten diejenigen des *Ceratodus* nach ihrem Bau anerkanntermaßen die ursprünglichsten sind, warum sollen ihre gewöhnlichen Lagebeziehungen nicht zum Ausgangspunkte für die Bestimmung aller übrigen genommen werden? Geschieht dies aber, so haben wir von einer sagittalen Stellung der nach hinten gerichteten Extremität auszugehen. In der entsprechend nach oben umgeschlagenen Brustflosse der Haie läge also der metapterygiale Rand unten, und da wir eine solche sagittale Stellung der Extremitäten bei den Urodelen bereits als ursprüngliche kennen gelernt haben (vgl. S. 24), so folgt daraus, dass die beiderlei unteren Ränder einander entsprechen, dass also der metapterygiale Rand der Haiiflosse nicht dem (oberen) ulnaren, sondern dem unteren (radialen) Rande des Urodelenarmes homolog ist.

Zweitens: Wenn die Brustflossen von *Ceratodus* und den Haien aus der sagittalen (senkrechten) Stellung durch einen solchen einfachen Umschlag (Pronationsbewegung) in die horizontale übergeführt werden, dass die anfängliche Außenseite zur Unterseite wird, so hat man bei den Amphibien, um die gleichen Verhältnisse herzustellen, ebenso zu verfahren, wobei der obere ulnare Rand zum äußeren vorderen (präaxialen) würde, wogegen wieder der nach hinten und innen gerichtete radiale Rand dem metapterygialen entspräche. Die von HUXLEY berücksichtigte gewöhnliche quere Stellung der Extremitäten der Urodelen, wobei die ursprüngliche Außenseite zur dorsalen geworden ist, wird von der ursprünglichen sagittalen Lage aus, wie wir sahen (S. 26) durch eine komplizierte horizontale und Supinationsbewegung erreicht, kann also mit jener in Folge einer Pronation eingenommenen horizontalen Lage der Brustflosse von *Ceratodus* und der Haie nicht verglichen werden.

Drittens: Allerdings fehlt aber diesen Vergleichen zur vollen Evidenz eine ihrem Wesen nach unveränderliche, durch physiologisch herbeigeführte Lageveränderungen der Extremitäten nicht berührte morphologische Beziehung derselben zu anderen relativ fixen Körpertheilen. Eine solche findet sich aber in der Verbindung der Gliedmaßen mit dem betreffenden Schulter- oder Beckengürtel. Diese Verbindung bei *Ceratodus* zu beurtheilen fehlen mir leider genauere Anhaltspunkte; dagegen ergeben sich solche bei den Selachiern und Amphibien. — Wenn die ursprüngliche Lage

* HUXLEY, Contributions to Morphology, Ichthyopsida, No. 1. On *Ceratodus Forsteri*, with Observations on the Classification of Fishes, in: Proceedings of the scientific meetings of the Zoological Society, 1876. — Derselbe, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, deutsch von RATZEL, S. 27, 34.

z. B. an der Brustflosse der ersteren eine horizontale wäre, so müsste auch die Befestigung derselben am Schultergürtel dem entsprechen, d. h. es müssten dort die proximalen Enden des Pro-, Meso- und Metapterygiums horizontal hintereinander liegen. Dies ist aber nicht der Fall: vielmehr liegen jene Enden, wo sie gemeinsam bis zum Schultergürtel reichen, mehr oder weniger schräg übereinander, wie ich es am deutlichsten bei *Chimaera* sehe, sodass GEGENBAUR desshalb das Pro- und Mesopterygium als obere, über dem Metapterygium dem Schultergürtel angefügte „Bogenradien“ bezeichnete (*Morphologisches Jahrbuch* Bd. II, S. 418). An sehr jungen Embryonen von *Scyllium canicula* habe ich nun allerdings gefunden, dass die Radien, aus denen Pro- und Mesopterygium hervorgehen, ebenfalls dem Stamme des Metapterygiums ansitzen, also keine Bogenradien im Sinne GEGENBAUR's sind (Fig. 44); dennoch erkannte ich, dass der freie Rand jenes mit dem Schultergürtel noch kontinuierlich zusammenhängenden Stammes in die untere Hälfte, der strahlenbesetzte Rand aber in die obere Hälfte des Schultergürtels auslief. Es erwies sich sonach die horizontale Lage auch der embryonalen Flosse als durch eine Pronation der peripheren Theile herbeigeführt, woran die Wurzel der Flosse nicht theilnimmt. Wir müssen daher jene Lage für eine sekundäre, die sagittal-senkrechte für die primäre ansehen und demgemäß den propterygialen Flossenrand als einen eigentlich oberen, den metapterygialen als unteren bezeichnen. Gerade so haben wir aber schon bei den Urodelen den radialen Rand als unteren, den ulnaren dagegen als oberen kennen gelernt (vgl. Fig. 44, 45).

Der Vergleich des Urodelenarmes mit der Brustflosse der Haie führt uns also gerade zu einem der Ansicht HUXLEY's entgegengesetzten Ergebnisse: nicht der ulnare, sondern der radiale Rand jenes Armes entspricht dem metapterygialen Rande der Flosse. — Sollten wir nun desshalb die Stammreihe, das Homologon der Basalreihe des Metapterygium, am radialen (tibialen) Rande der Urodelenextremität suchen? — Eine solche (von GEGENBAUR bekanntlich früher angenommene) Stammreihe würde nach den ontogenetischen Befunden nur einen einzigen, baumförmig verzweigten Strahl (Ulna m I—III, u I—III, d. II—IV) tragen; ein dem Archipterygium wenig entsprechendes, wenn auch nicht gerade widersprechendes Bild (vgl. Fig. 44, 45); und überdies verlangt ja der Vergleich mit den Selachiern gar nicht ein einzeiliges Archipterygium, also eine durchweg am Rande verlaufende Stammreihe bei den Amphibien, da das Metapterygium distalwärts auch am hinteren Rande (postaxial) Strahlen trägt (vgl. GEGENBAUR, *Ueber das Archipterygium* a. a. O. und BUNGE a. a. O.). HUXLEY hat bereits den Versuch gemacht, das Extremitätenskelet ganz allgemein als ziemlich vollkommen biseriales nachzuweisen (a. a. O.). Bei den Selachiern sollte das Mesopterygium den Rest des Stammes, das Propterygium die präaxialen, das Metapterygium die zum Theil verschmolzenen postaxialen Strahlen darstellen; bei den Amphibien u. s. w. sollten Humerus, m I, m II, u III d. III den Stamm, Radius, r I, r II, r III, d. I und II die präaxiale, Ulna, u I, u II, d. IV (und V) die postaxialen Strahlenserien bilden. Hinsichtlich der Selachier genügt aber ein Blick auf die embryonale Flosse (Fig. 44), um die Auffassung GEGENBAUR's bestätigt zu finden, dass die Stammreihe durch das Metapterygium verläuft. Pro- und Mesopterygium aber lediglich Umbildungen von einzelnen Strahlen sind; und was die Amphibien betrifft, so hat bereits GEGENBAUR in seiner letzten Arbeit über diesen Gegenstand (a. a. O. S. 403) die Ansicht HUXLEY's widerlegt: die direkte Verbindung von Humerus und Intermedium (m I) ist eben in keiner Weise wahrscheinlich zu machen. — Versuchen wir daher die Lösung der Frage bloß an der Hand der Ontogenie und sehen zu, ob sich dabei Widersprüche oder Uebereinstimmung mit allen anatomischen Befunden ergeben.

Ich habe zwei primäre vom Humerus oder Femur ausgehende Skeletäste gefunden, denen die anderen Skeletanlagen der Hand und des Fußes sich unterordnen, von ihnen sekundär ausgehen; wir haben also allen Grund, die mit dem Humerus oder Femur beginnende Stammreihe in einen jener beiden primitiven Aeste zu verfolgen (vgl. Fig. 47, 48). Ihre scheinbare Koordination kann natürlich nicht dagegen sprechen; denn das Ende der Stammreihe und der letzte ihm anliegende Strahl erscheinen nicht selten auch bei Haien koordinirt, wie eine dichotomische Theilung derselben. Die Bedenken gegen die Auffassung des tibialen (radialen) Astes als der Fortsetzung des eigentlichen Stammes habe ich bereits genannt; dasselbe trifft aber für den anderen, fibularen (ulnaren) Hauptast, der im Tarsus (Carpus) später zum medianen wird und in die zweite Zehe (zweiten Finger) ausläuft, überhaupt nicht oder nur scheinbar zu. Der aus dem Femur und diesem fibularen Hauptaste bestehende Stamm trüge auf seiner tibialen Seite freilich nur einen Strahl, den tibialen Ast; dies würde aber der Reduktion der Strahlen am homologen hinteren Rande der Selachierflosse entsprechen, wo oft ebenfalls nur ein stärkerer Strahl übrig bleibt (vgl. Fig. 44 und 45, 46 und 48). Am anderen Rande würde unser Stamm scheinbar ebenfalls nur einen, freilich dreitheilig auslaufenden Strahl, den dritten Tarsalast mit der dritten bis fünften Zehe, tragen (man vergleiche Fig. 45 und die punktirte Linie in Fig. 48). Hier möchte ich aber nun das verwerthen, was die primäre Entwicklung nur unvollkommen, desto klarer die spätere Regeneration erkennen lässt, dass nämlich die dritte Zehe und bisweilen selbst die vierte und fünfte nicht als Fortsätze jenes vorher gesonderten dritten Tarsalastes, sondern nebst den zugehörigen Tarsalia als direkte Seitenzweige des fibularen Hauptastes oder eben unserer Stammreihe entstehen (S. 21, 33, 34); eine Erscheinung, welche dadurch an Bedeutung gewinnt, dass sie sich an den fertigen Extremitäten von Proteus und Amphiuma wiederholt, und welche, wie ich schon erklärte, unter Umständen ganz wohl als eine Art Rückschlag aufgefasst werden kann. Liegt es aber alsdann nicht nahe, anzunehmen, dass jener dritte Tarsalast lediglich aus einer Verschmelzung der Basen (Tars. fI—III) von drei oder vier Strahlen (von denen der letztere nur noch bei Ranodon und Cryptobranchus Spuren zurückliefs) hervorgeht, welche eigentlich koordinirt nebeneinander dem Stamme ansitzend zu denken sind (Fig. 48)? Diese Auffassung wird noch dadurch unterstützt, dass die entsprechenden Strahlen der Haie ebenfalls häufig mit den Basen verschmolzen sind (GEGENBAUR). Kurz, ich glaube so ein mit den ontogenetischen Befunden in vollem Einklange stehendes Bild von der Anordnung des Archipterygium bei den Urodelen gewonnen zu haben, welches, obwohl von den bisher anerkannten abweichend, zu einem Vergleiche mit dem Archipterygium der Flossenformen mindestens ebenso geeignet ist. Wenn ich die Enaliosaurier bisher nicht in den Vergleich hereinzog, so brauche ich es jetzt nicht weiter auszuführen, dass ihre Flossen sich dem neuen Schema gerade so gut fügen, wie dem früheren; ja vielleicht noch besser; indem die geringe Zahl der Tarsalia und Carpalia bei Plesiosaurus nach dem, was ich über die Verminderung dieser Theile bei den Urodelen sagte, gegenwärtig keine Schwierigkeiten ihrer Deutung bieten kann. Und an dieser Stelle will ich noch darauf hinweisen, dass die Ontogenie aufser ihren allgemeinen Aufschlüssen über den Zusammenhang der oligaktinoten und polyaktinoten Extremitätenformen auch noch speziellere Fingerzeige über die Stammformen der Urodelenextremität gibt. Einmal ist es nicht zu verkennen, dass die Anlagen der Arm- und Schenkelknochen im Verhältniss zu denen der Carpalia und Tarsalia um so kürzer erscheinen, je jünger sie sind, ja bisweilen kaum länger als ein Carpale oder Tarsale (Fig. 5, 15—18, 27). Zweitens er-

innere ich daran, dass die Fingeranlagen im Gegentheil gerade anfangs excessiv lang sind und dass ihre Gliederung vom Carpus oder Tarsus distal fortschreitend in einer bedeutenden Entfernung von der Spitze aufhört (Fig. 4, 5). Dass der dabei unbenutzt bleibende distale Knorpelfaden endlich atrophirt und schwindet, kann daher nur so gedeutet werden, dass die Fingeranlagen ursprünglich zur Bildung einer grösseren als der gegenwärtig vorkommenden Anzahl von Gliedern bestimmt waren. Verbinden wir beide Erscheinungen als Hinweise auf die Stammformen der Gliedmaßen der Urodelen, so hätten wir für diese Formen kurze Arm- und Schenkelknochen und vielgliederige Finger und Zehen anzunehmen. — Merkmale, wie sie uns insbesondere bei den Enaliosauriern entgegen-treten, aber auch ganz allgemein auf Flossenformen hindeuten.

Dieser Hinweis auf die näheren wahrscheinlichen Stammformen der Gliedmaßen der Urodelen führt mich zum Anfang meiner vergleichenden Betrachtungen zurück, zu der Frage nach der bezüglich phyletischen Reihe unter diesen Thieren selbst. Wenn die Zahl der Carpalia und Tarsalia bei den Urodelen im ganzen eine untergeordnete Rolle spielt, die Stammreihe und der radiale (tibiale) Strahl überall nachweisbar sind, und nur die Zahl der ulnaren (fibularen) Strahlen schwankt, so könnte allenfalls die letztere eine auf- oder absteigende Reihe in morphologischer Hinsicht begründen, so zwar, dass die zahlreicheren Strahlen auf einen engeren Anschluss an die wahrscheinliche Stammform hinwiesen, als die an Zahl reduzierten Strahlen. Diese Zahl schwankt aber von den Salamandrinen bis zu Menobanchus und Siren nur zwischen zwei und drei (vgl. Taf. V); diese beiden letzteren Thiere besitzen überdies gerade noch so viele ulnare Strahlen wie alle höheren Urodelen und Menobanchus, noch so viele fibulare als manche Salamandrinen (*Batrachoseps*, *Salamandrina*, *Salamandrella*), welche darin wieder von einigen Ichthyodea (*Menopoma*, *Cryptobranchus*) übertroffen werden. Noch weniger fibulare (ulnare) Strahlen kommen nur bei *Proteus* und *Amphiuma* vor. Bei dieser Inkongruenz zwischen der Entwicklung der Gliedmaßen und der übrigen Organisation und der im allgemeinen kaum nennenswerthen Differenz in der entscheidenden Hinsicht erscheint es unthunlich, eine bestimmte phyletische Reihe aufzustellen. Nehmen wir *Amphiuma* und *Proteus* aus dem angeführten Grunde als zurückgebildete Formen aus (*Siren* schließt sich ihnen durch den Ausfall der hinteren Extremität an), so können wir sagen, dass die übrigen Urodelen hinsichtlich des morphologischen Baues ihrer Extremitäten unregelmässig schwankende Verhältnisse zeigen und dass ihrer Anordnung in einer aufsteigenden Entwicklungsreihe nach anderen Merkmalen von dieser Seite kein Hinderniss im Wege steht.

Als Hauptergebniss meiner Untersuchungen darf ich aber bezeichnen, dass es mir, wie ich hoffe, gelungen ist, auch in der individuellen Entwicklungsgeschichte eine Bestätigung und im Einzelnen sogar eine nähere Begründung einer der bedeutsamsten Theorien in der Morphologie der Wirbelthiere, der Archipterygium-Theorie GEGENBAUR's zu finden.

Nachtrag.

Durch die Güte des Hrn. Dr. STRASSER habe ich einen Separatabdruck seiner demnächst im fünften Bande des *Morphologischen Jahrbuches* erscheinenden Arbeit: „*Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen*“ erhalten, jedoch zu spät, um dieselbe noch in meiner Darstellung anzuführen, wo nur eine kurze Besprechung der vorläufigen Mittheilung STRASSER'S Platz gefunden hat (S. 22).^{*} Unsere beiderseitigen Angaben stimmen im wesentlichen erst von der Entwicklungsstufe an überein, wann der Carpus (Tarsus) bereits aus den von mir beschriebenen drei Aesten besteht. Hinsichtlich der vorangehenden und frühesten Zustände des Extremitätenskelets längnet STRASSER ausdrücklich die Anwesenheit der zwei ursprünglich getrennten Skeletäste und behauptet, dass die Enden der beiden getrennten Stücke des Vorderarmes (Unterschenkels) in den Rand einer kontinuierlichen Platte (Carpus, Tarsus) eingefügt seien, welche distal zwei Fortsätze (die zwei ersten Finger oder Zehen), am ulnaren (fibularen) Rande aber die anfangs nur undeutlich gesonderten Anlagen der übrigen Finger (Zehen) trägt (S. 39, 40, 73 des Separatabdruckes). Alle Carpalia (Tarsalia) entstünden durch Differenzirung aus dieser einheitlichen, kontinuierlichen Platte, und das den zwei ersten Fingern (Zehen) gemeinsame Stück sei auch genetisch ein einfaches. Alle knorpeligen Einzelanlagen hingen anfangs durch eine knorpelige Verbindungsmasse zusammen, sodass jedoch die ersteren schon im prochondralen Gewebe gesondert („centrirt“ STR.) sein können (S. 71).

Dem gegenüber hebe ich zunächst hervor, dass jene vergängliche knorpelige Verbindungsmasse die Sonderung der beiden ursprünglichen Skeletäste, auf die es im Grunde allein ankommt, gar nicht aufhebt, da ich dieselben schon im nichtknorpeligen Zustande unterschieden habe, und beim Vergleiche der primären Entwicklung mit der Regeneration, welche letztere STRASSER nicht kennt, die gleichen Anlagen unabhängig von der sehr verschiedenen Zeit ihrer Verknorpelung in gleicher Gestalt und Lagebeziehung auftreten sah. Wenn STRASSER auf Durchschnitten gehärteter Objekte die beiden Skeletäste nicht fand, so sind sie doch nach meiner Methode sowohl an primär

^{*} STRASSER hat die missverständliche Ansicht, dass ich das ganze Extremitätenskelet aus einem vom Humerus (Femur) auswachsenden und sich verästelnden „Knorpelbaum“ hervorgehen lasse, auch in seine letzte Arbeit aufgenommen (S. 73), deren Manuskript er am 1. December abschloss, während meine Zurechtstellung jener Ansicht bereits in No. 14 des zoologischen Anzeigers vom 2. Dec. 1878 veröffentlicht wurde.

entwickelten, wie insbesondere charakteristisch an regenerirten Gliedmaßen nicht zu verkennen, sodass entweder STRASSER'S Untersuchungsmethode, welche ihm für das histiologische Detail so viel geleistet hat, in jener Beziehung unzureichend ist, — was sich beim Mangel bezüglichlicher Abbildungen in seiner Arbeit nicht entscheiden lässt —, oder seine histiologischen Befunde (vergängliche knorpelige Verbindungsmasse) sowie die Unkenntniss der dafür sehr wichtigen Regenerationsvorgänge ihm den Verlauf der beiden Skeletäste übersehen ließen. Dass STRASSER den dritten und vierten Finger gleichzeitig angelegt sein lässt, während ich die zeitliche Trennung ihrer Bildung in der primären Entwicklung als Regel ansehe, ist bei dem von mir konstatirten Wechsel dieser Entwicklungsvorgänge (S. 21) nicht von Belang. Die genetische Bedeutung des Carp. *rmIII* oder Tars. *tmIII* stützt sich aber ebenso wie die meisten meiner allgemeinen Schlussfolgerungen über den Aufbau des Extremitätenskelets auf die thatsächliche Anwesenheit jener zwei primären Skeletäste, für deren Nichtvorhandensein ich bei STRASSER, gegenüber meinen Angaben und Abbildungen, keine Spur von Beweis finde. Um so eigenthümlicher hat es mich berührt, die Aufzählung meiner Beobachtungen über jene Skeletäste und ihre weitere Umbildung in meiner ersten bezüglichlichen Mittheilung (*Ämtlicher Bericht der Naturforscherversammlung zu München 1877. S. 172*), welche auch schon alles das enthält, was STRASSER über die spätere Gliederung des Carpus und Tarsus angibt, in seiner letzten Arbeit als Theorie bezeichnet zu sehen. Er sagt wörtlich (S. 73): „Der Versuch von A. GOETTE, eine besondere Strahlentheorie an Stelle der Archipterygiumtheorie entwicklungsgeschichtlich zu begründen, muss, soweit wenigstens GOETTE sich dabei auf Tritonen stützt, von vornherein als misslungen betrachtet werden.“ Wohin eine solche Bemtheilung fremder Beobachtungen, namentlich gegenüber einer kurzgefassten vorläufigen Anzeige, führt, ergibt sich in unserem Falle daraus, dass meine erst in dieser Abhandlung bekanntgegebene „Theorie“ nichts weiter ist, als die nur in untergeordneten Punkten modifizierte Archipterygiumtheorie selbst.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren der vier ersten Tafeln sind Photographien meiner Handzeichnungen, mit Ausnahme der Figuren 3, 8, 11, welche direkte photographische Aufnahmen der bezuglichen Präparate sind. Die Zeichnungen wurden mit wenigen Ausnahmen (Fig. 21—24 mit einem NACHET'schen Zeichenapparat, aber zur Vermeidung von störenden Größenunterschieden nach verschiedenem Maßstabe angelegt. Die Zahlen und Buchstaben beziehen sich auf die in gleicher Höhe befindlichen Theile; bisweilen sind zwei nebeneinanderliegende Theile von einer und derselben Seite her so bezeichnet, dass die Zeichen in derselben Reihenfolge ebenfalls nebeneinandergestellt, aber durch einen Strich getrennt wurden, z. B. r'—m für zwei nebeneinanderliegende Karpaläste, den radialen und medialen.

Allgemeine Bezeichnungen.

(Vgl. die Tabelle S. 10.)

- ob Oberhaut.
- h Humerus.
- e Femur.
- u Ursprünglicher ulnarer Skeletast, später Ulna.
- u' Ulnarer Karpalast.
- u I—III Die aus dem letzteren hervorgehenden ulnaren Carpalia.
- r Ursprünglicher radialer Skeletast, später Radius.
- r' Radialer Karpalast.
- r I, r II Die proximalwärts aus demselben hervorgehenden radialen Carpalia.
- m Medianer Karpal- oder Tarsalast.
- m I—III Die aus demselben hervorgehenden medianen Carpalia oder Tarsalia.
- rm III Das aus der Verschmelzung der beiden ursprünglichen Skeletäste am distalen Ende des Carpus, bez. aus der Verschmelzung von r III und m III hervorgehende Carpale.
- f Fibula.
- f' Fibularer Tarsalast.
- f I—III Die aus demselben hervorgehenden fibularen Tarsalia.
- t Tibia.
- t' Tibialer Tarsalast.
- t I, t II Die proximalwärts aus demselben hervorgehenden tibialen Tarsalia.
- tm III Das aus der Verschmelzung der beiden ursprünglichen Skeletäste am distalen Ende des Tarsus hervorgehende Tarsale.
- 1—V Die Skeletaxen der Finger und Zehen, von der radialen oder fibularen Seite aus gerechnet.

Tafel I.

- Fig. 1.* Volarseite des linken Armes einer ganz jungen Larve von *Triton cristatus*.
Fig. 2. Dorsalseite des rechten Armes einer wenig älteren Larve von *Triton cristatus*.
Fig. 3. Ein Theil der Dorsalseite des linken Armes einer ebensolchen Larve: in der unteren Hälfte der Figur sind die karpalen, in der oberen die Fingerabschnitte der beiden ursprünglichen Skeletaxe, rechts des radialen, links des ulnaren, enthalten. Die karpalen Abschnitte sind proximalwärts dicht zusammengedrückt, aber deutlich gesondert, distalwärts zu einem runden *mu* III verschmolzen, von dem die beiden Skeletaxe ausgehen. Am Ulnarrande dieses primären Carpus ist die erste knorpelige Anlage des dritten Karpalastes zu sehen (vgl. *n'* in Fig. 2).
Fig. 4. Dorsalseite des rechten Armes einer etwas älteren Larve von *Triton cristatus*.
Fig. 5. Dasselbe in einem weiteren Stadium.
Fig. 6. Volarseite eines regenerirten linken Armes von einer noch älteren Larve: die Amputationsstelle liegt dort, wo der Humerus sich gegen sein distales Ende plötzlich verschmalert.
Fig. 7. Dorsalseite des regenerirten rechten Armes einer weit jüngeren Larve von *Triton cristatus*: die Amputationsstelle in der distalen Hälfte des Humerus ist völlig verwischt.

Tafel II.

- Fig. 8.* Der Mitteltheil der Dorsalansicht eines linken Armes von einer sehr jungen Larve von *Triton cristatus* (vgl. Fig. 2 und 3: die Bezeichnung des radialen Karpalastes rechts ist unterblieben).
Fig. 9. Dorsalansicht des rechten Armes einer Larve von *Triton taeniatus*, die auf Fig. 5 folgende Stufe: die Zusammensetzung von *mu* III aus zwei Stücken ist gut zu erkennen, hinter *mu* I hat eine kleine Verletzung des Präparats stattgefunden.
Fig. 10. Dorsalansicht des rechten Armes einer älteren Larve von *Triton taeniatus*.
Fig. 11. Dorsalansicht des linken Armes einer beinahe gleich alten Larve von *Triton cristatus*.
Fig. 12. Dorsalansicht des rechten Beines einer Larve von *Triton taeniatus* (vgl. S. 6 und 11).
Fig. 13. Dorsalansicht des rechten Beines einer älteren Larve von *Triton cristatus*.

Tafel III.

- Fig. 14.* Dorsalansicht des regenerirten rechten Armes einer in Metamorphose befindlichen Larve von *Triton taeniatus*.
Fig. 15. Dorsalansicht des regenerirten rechten Armes eines jungen *Triton cristatus*.
Fig. 16. Volaransicht des regenerirten linken Armes einer größeren Larve von *Triton cristatus*.
Fig. 17. Volaransicht des regenerirten linken Armes einer in Metamorphose befindlichen Larve von *Triton cristatus*.
Fig. 18. Volaransicht des regenerirten linken Beines einer in Metamorphose befindlichen Larve von *Triton cristatus*.
Fig. 19. Volaransicht des regenerirten linken Armes einer in Metamorphose befindlichen Larve von *Triton cristatus*.

Tafel IV.

- Fig. 20.* Dorsalansicht des regenerirten rechten Armes eines erwachsenen *Triton cristatus*: die Amputation trat beide Vorderarmknochen, deren Enden noch in der angesetzten, Callus-artigen Masse kenntlich sind.
Fig. 21. Zwei Endphalangen von zwei gleich großen Händen, *a.* vor der Metamorphose und mit dem knorpeligen Endfaden, *b.* nach der Metamorphose und ohne jenen Endfaden.
Fig. 22—24. Die rechten Armskelete von drei verschieden alten Larven von *Triton cristatus*, in der Ruhelage von außen gesehen: *sc* Scapula, *co* Coracoideum, *h'* Processus lateralis humeri.

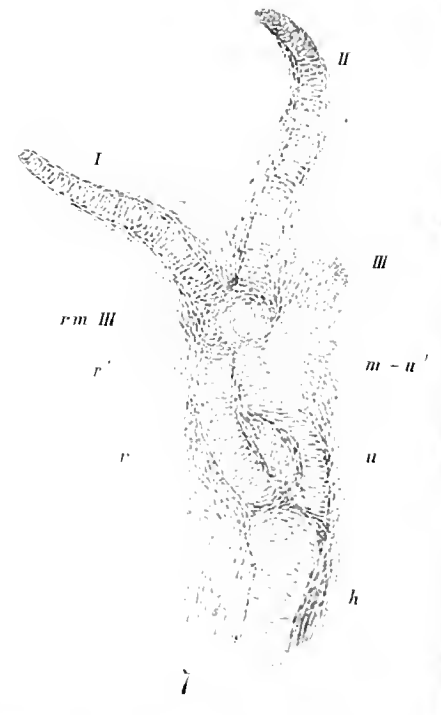
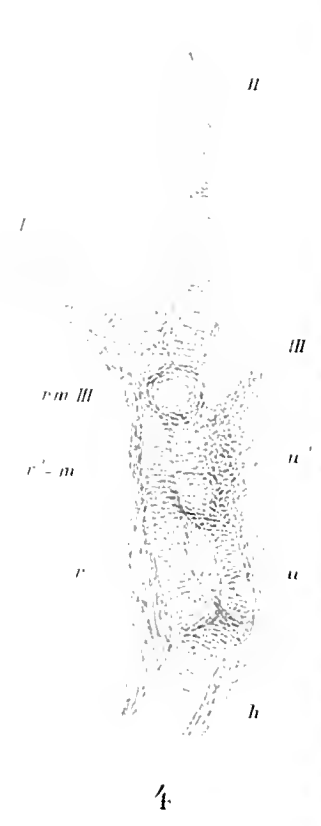
- Fig. 25.* Dorsalansicht des rechten Beines eines älteren Embryo von *Salamandra maculata*; m II (Centrale) und t III sind ohne Bezeichnung geblieben.
Fig. 26. Dasselbe von einer neugeborenen Salamanderlarve.
Fig. 27. Volarseite des regenerierten linken Beines von *Proteus anguineus*; mf I, II und mt III repräsentieren die Tarsalia m I—III und t I—III der anderen Urdelen.

Tafel V.

Die Bezeichnungen der in Fig. 27—43 durchweg von der Dorsalseite dargestellten rechten Extremitäten verschiedener Urdelen sind dieselben wie vorhin; die Zusammenziehungen, z. B. r I, II u. s. w. deuten an, welchen gesonderten Stücken das so bezeichnete einfache entspricht. x in Fig. 35 und das zweite m II in Fig. 37 bezeichnen das accessorische Centrale.

- Fig. 27.* Hand von *Triton taeniatus*.
Fig. 28. Fuß von *Triton cristatus*.
Fig. 29. Hand einer Larve von *Triton cristatus*.
Fig. 30. Fuß von *Triton alpestris*.
Fig. 31. Hand von *Batrachoseps attenuatus*.
Fig. 32. Hand von *Salamandra maculata*.
Fig. 33. Fuß von *Salamandra maculata* nach BRÜHL, *Zoologischer Atlas* Taf. XXVI Fig. 3.
Fig. 34. Hand von *Menopoma alleghaniense*.
Fig. 35. Fuß von demselben.
Fig. 36. Hand von *Siren lacertina*.
Fig. 37. Fuß von *Cryptobranchius japonicus* nach HOFFMANN, in BRONN'S *Klassen und Ordnungen des Thierreichs* Bd. VI 2. Taf. XIV.
Fig. 38. Hand von *Menobranchius lateralis*.
Fig. 39. Fuß von demselben.
Fig. 40. Fuß von *Amphiuma tridactyla*.
Fig. 41. Hand von demselben, beides nach HYRTL, *Cryptobranchius japonicus*.
Fig. 42. Hand von *Proteus anguineus*.
Fig. 43. Fuß von demselben.
Fig. 44. Rechte Brustflosse eines Embryo von *Scyllium canicula*, hinaufgeschlagen und von außen gesehen; s Schultergürtel, mt Metapterygium, mp Meso-, Propterygium, x postaxialer Strahl, wie er bei anderen Haien vorkommt Fig. 46.
Fig. 45. Rechter Arm einer Tritonlarve in ursprünglicher Lage von außen gesehen vgl Fig. 22; s Schultergürtel, h Humerus, u Ulnarrand, r Radialrand, V Andeutung eines fünften Fingers.
Fig. 46. Rechte Brustflosse eines Embryo von *Heptanchus eiuereus* von außen gesehen, nach GEGENBAUR (*Ueber das Archipterygium*, in *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, Bd. VII; mt Metapterygium, x postaxialer Strahl, die breite rote Linie bezeichnet die Stammreihe, die anderen Linien die Radien des Archipterygiums.
Fig. 47. Skelettschema des Beines von *Salamandra maculata* mit m III und vollständigem Ausfall von t III; die ganzen Linien bezeichnen den ontogenetischen Zusammenhang der Stücke, die punktierten Linien die Abweichungen des GEGENBAUR'Schen Schemas.
Fig. 48. Dasselbe Schema mit tm III und hinzugefügtem Rudiment einer sechsten Zehe; die rote Hauptlinie bedeutet die Stammreihe, die anderen die tibialen und fibularen Radien des Archipterygiums, die punktierten Linien bezeichnen die Vereinigung der Basen der drei fibularen Strahlen zu dem ontogenetisch meist einheitlich erscheinenden dritten Tarsalaste.

I II



I
 II
 III
 IV
 V
 VI
 VII
 VIII
 IX
 X
 XI
 XII
 XIII
 XIV
 XV
 XVI
 XVII
 XVIII
 XIX
 XX
 XXI
 XXII
 XXIII
 XXIV
 XXV
 XXVI
 XXVII
 XXVIII
 XXIX
 XXX
 XXXI
 XXXII
 XXXIII
 XXXIV
 XXXV
 XXXVI
 XXXVII
 XXXVIII
 XXXIX
 XL
 XLI
 XLII
 XLIII
 XLIV
 XLV
 XLVI
 XLVII
 XLVIII
 XLIX
 L
 LI
 LII
 LIII
 LIV
 LV
 LVI
 LVII
 LVIII
 LIX
 LX
 LXI
 LXII
 LXIII
 LXIV
 LXV
 LXVI
 LXVII
 LXVIII
 LXIX
 LXX
 LXXI
 LXXII
 LXXIII
 LXXIV
 LXXV
 LXXVI
 LXXVII
 LXXVIII
 LXXIX
 LXXX
 LXXXI
 LXXXII
 LXXXIII
 LXXXIV
 LXXXV
 LXXXVI
 LXXXVII
 LXXXVIII
 LXXXIX
 XXXIII
 XXXII
 XXXI
 XXX
 XXIX
 XXVIII
 XXVII
 XXVI
 XXV
 XXIV
 XXIII
 XXII
 XXI
 XX
 XIX
 XVIII
 XVII
 XVI
 XV
 XIV
 XIII
 XII
 XI
 X
 IX
 VIII
 VII
 VI
 V
 IV
 III
 II
 I



12

I
 II
 III
 IV
 V
 VI
 VII
 VIII
 IX
 X
 XI
 XII
 XIII
 XIV
 XV
 XVI
 XVII
 XVIII
 XIX
 XX
 XXI
 XXII
 XXIII
 XXIV
 XXV
 XXVI
 XXVII
 XXVIII
 XXIX
 XXX
 XXXI
 XXXII
 XXXIII
 XXXIV
 XXXV
 XXXVI
 XXXVII
 XXXVIII
 XXXIX
 XL
 XLI
 XLII
 XLIII
 XLIV
 XLV
 XLVI
 XLVII
 XLVIII
 XLIX
 L
 LI
 LII
 LIII
 LIV
 LV
 LVI
 LVII
 LVIII
 LIX
 LX
 LXI
 LXII
 LXIII
 LXIV
 LXV
 LXVI
 LXVII
 LXVIII
 LXIX
 LXX
 LXXI
 LXXII
 LXXIII
 LXXIV
 LXXV
 LXXVI
 LXXVII
 LXXVIII
 LXXIX
 LXXX
 LXXXI
 LXXXII
 LXXXIII
 LXXXIV
 LXXXV
 LXXXVI
 LXXXVII
 LXXXVIII
 LXXXIX
 XXXIII
 XXXII
 XXXI
 XXX
 XXIX
 XXVIII
 XXVII
 XXVI
 XXV
 XXIV
 XXIII
 XXII
 XXI
 XX
 XIX
 XVIII
 XVII
 XVI
 XV
 XIV
 XIII
 XII
 XI
 X
 IX
 VIII
 VII
 VI
 V
 IV
 III
 II
 I

13

I
 II
 III
 IV
 V
 VI
 VII
 VIII
 IX
 X
 XI
 XII
 XIII
 XIV
 XV
 XVI
 XVII
 XVIII
 XIX
 XX
 XXI
 XXII
 XXIII
 XXIV
 XXV
 XXVI
 XXVII
 XXVIII
 XXIX
 XXX
 XXXI
 XXXII
 XXXIII
 XXXIV
 XXXV
 XXXVI
 XXXVII
 XXXVIII
 XXXIX
 XL
 XLI
 XLII
 XLIII
 XLIV
 XLV
 XLVI
 XLVII
 XLVIII
 XLIX
 L
 LI
 LII
 LIII
 LIV
 LV
 LVI
 LVII
 LVIII
 LIX
 LX
 LXI
 LXII
 LXIII
 LXIV
 LXV
 LXVI
 LXVII
 LXVIII
 LXIX
 LXX
 LXXI
 LXXII
 LXXIII
 LXXIV
 LXXV
 LXXVI
 LXXVII
 LXXVIII
 LXXIX
 LXXX
 LXXXI
 LXXXII
 LXXXIII
 LXXXIV
 LXXXV
 LXXXVI
 LXXXVII
 LXXXVIII
 LXXXIX
 XXXIII
 XXXII
 XXXI
 XXX
 XXIX
 XXVIII
 XXVII
 XXVI
 XXV
 XXIV
 XXIII
 XXII
 XXI
 XX
 XIX
 XVIII
 XVII
 XVI
 XV
 XIV
 XIII
 XII
 XI
 X
 IX
 VIII
 VII
 VI
 V
 IV
 III
 II
 I

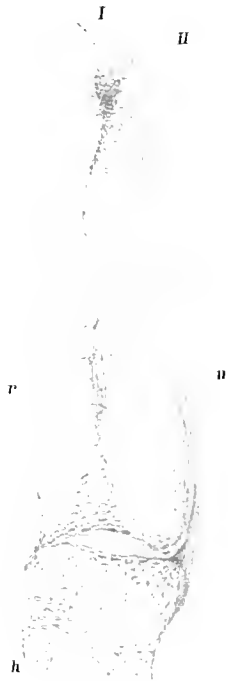
9



8

I
 II
 III
 IV
 V
 VI
 VII
 VIII
 IX
 X
 XI
 XII
 XIII
 XIV
 XV
 XVI
 XVII
 XVIII
 XIX
 XX
 XXI
 XXII
 XXIII
 XXIV
 XXV
 XXVI
 XXVII
 XXVIII
 XXIX
 XXX
 XXXI
 XXXII
 XXXIII
 XXXIV
 XXXV
 XXXVI
 XXXVII
 XXXVIII
 XXXIX
 XL
 XLI
 XLII
 XLIII
 XLIV
 XLV
 XLVI
 XLVII
 XLVIII
 XLIX
 L
 LI
 LII
 LIII
 LIV
 LV
 LVI
 LVII
 LVIII
 LIX
 LX
 LXI
 LXII
 LXIII
 LXIV
 LXV
 LXVI
 LXVII
 LXVIII
 LXIX
 LXX
 LXXI
 LXXII
 LXXIII
 LXXIV
 LXXV
 LXXVI
 LXXVII
 LXXVIII
 LXXIX
 LXXX
 LXXXI
 LXXXII
 LXXXIII
 LXXXIV
 LXXXV
 LXXXVI
 LXXXVII
 LXXXVIII
 LXXXIX
 XXXIII
 XXXII
 XXXI
 XXX
 XXIX
 XXVIII
 XXVII
 XXVI
 XXV
 XXIV
 XXIII
 XXII
 XXI
 XX
 XIX
 XVIII
 XVII
 XVI
 XV
 XIV
 XIII
 XII
 XI
 X
 IX
 VIII
 VII
 VI
 V
 IV
 III
 II
 I

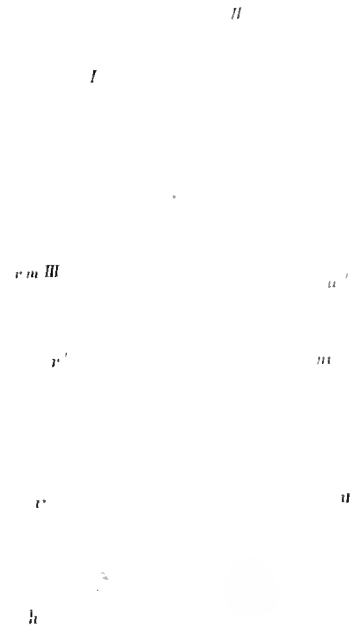
10



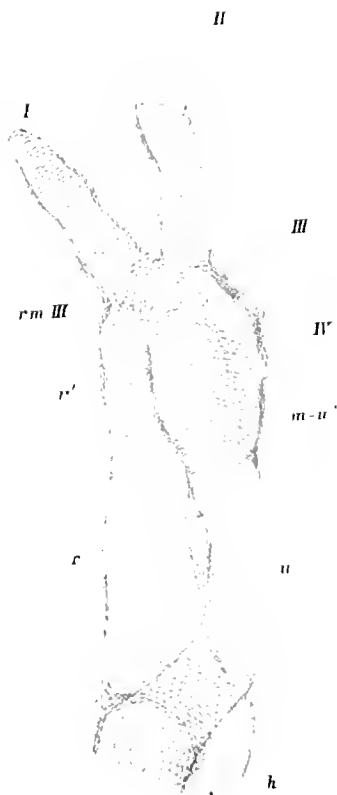
14



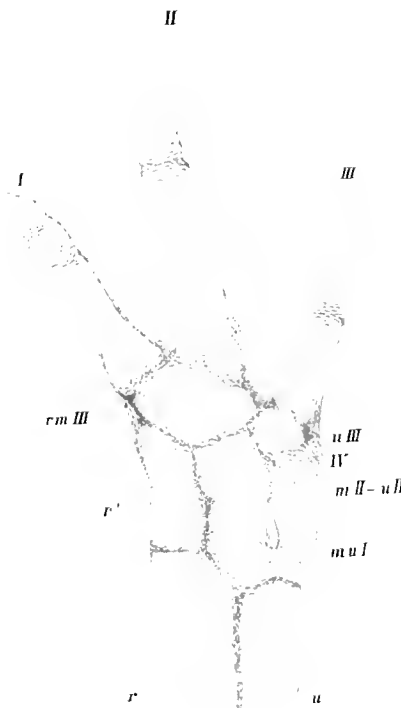
16



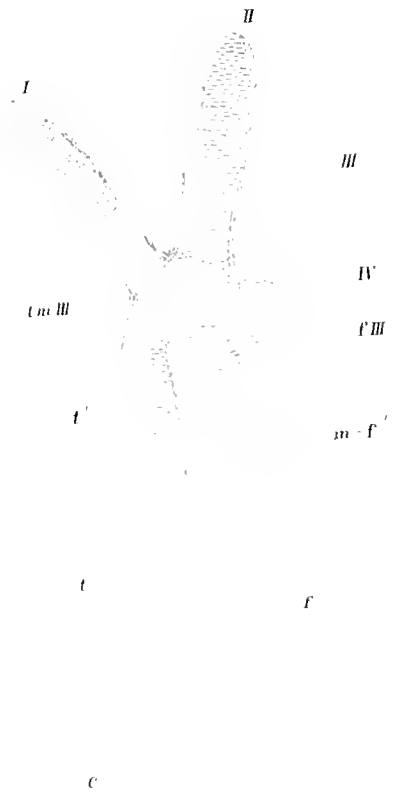
15



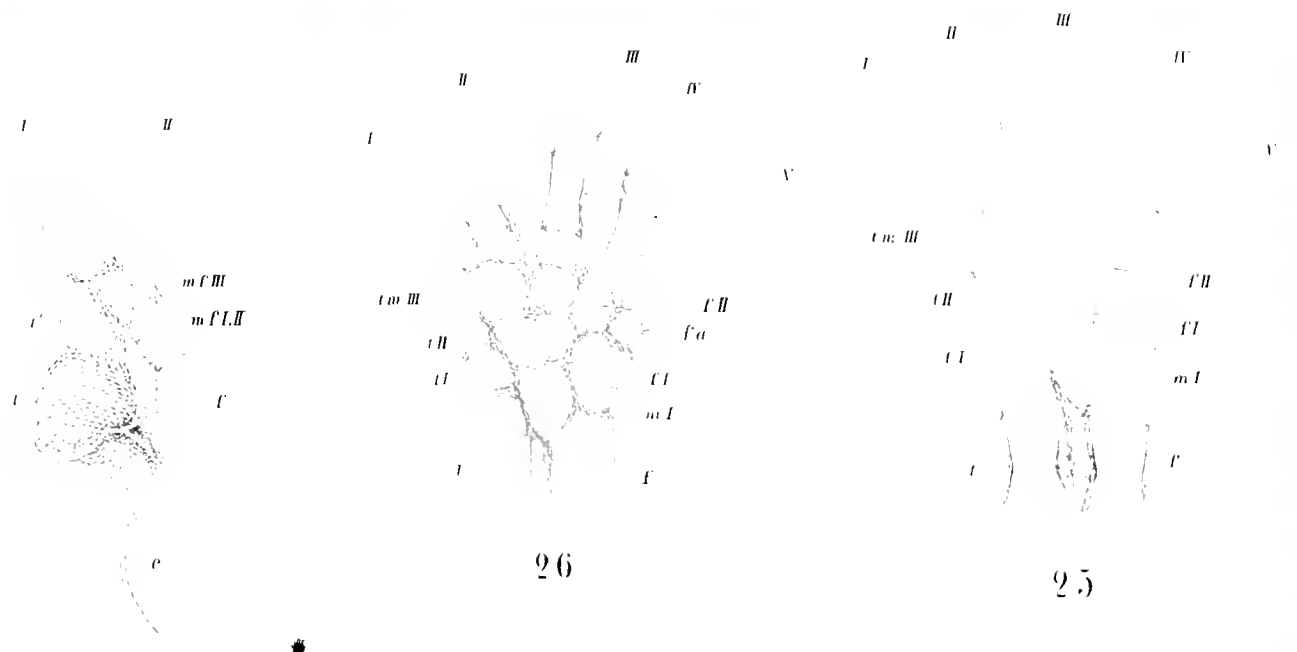
17



19



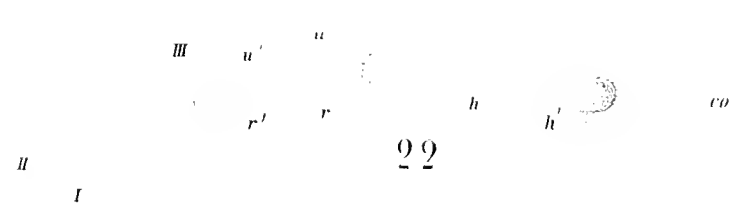
18



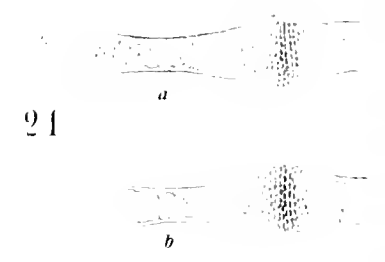
27

25

26

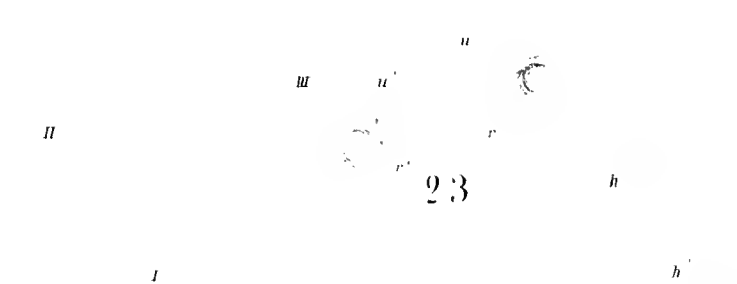


22

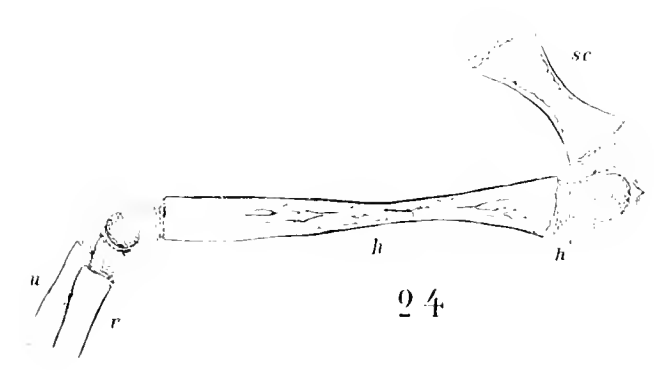


28

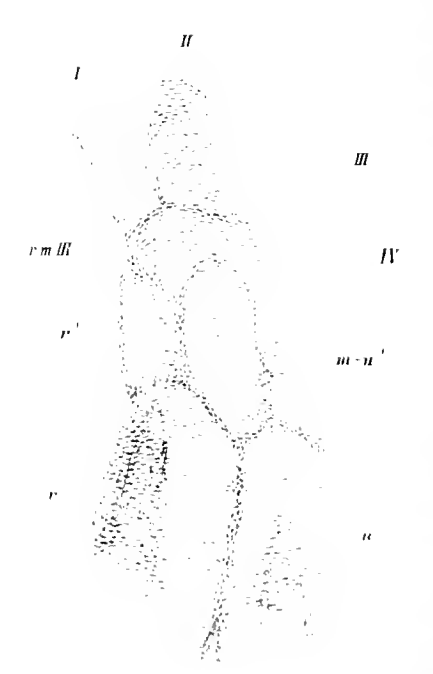
29



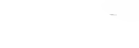
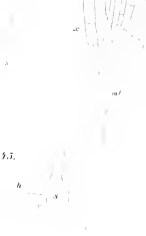
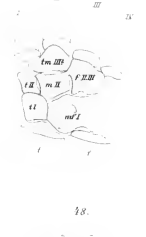
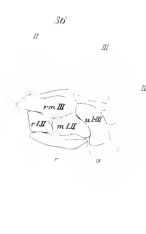
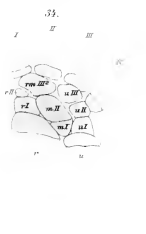
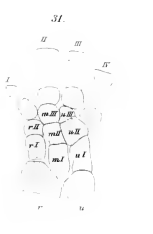
23



24



20





3 2044 072 204 712

