OL
668
C2T17
REPT.

448
BIOL. LAB

QL
668
C2T17
Rept.

AMPHIBIENS
NATIONAL MUSEUM

Zur Entwicklungsgeschichte
des
Hyobranchialskelettes
von
Salamandra atra Laur. und Triton alpestris Laur.

—...—
Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Hohen philosophischen Fakultät
(Mathematisch-naturwissenschaftliche Sektion)
der
Universität Zürich
von
Helena Tarapani
aus Lodz.

—
Mit 6 Tafeln.
—

Begutachtet von Herrn Professor Dr. ARNOLD LANG.

Jena
Gustav Fischer
1909.

Abdruck aus der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft
Bd. XLV. N. F. XXXVIII. Heft 1. 1909.

Einleitung.

Das Hyobranchialskelett der Urodelen stellt, wie bekannt, ein System von paarigen Skelettspangen dar, die am Boden der Mundrachenhöhle gelagert, in der Mittellinie durch ein unpaares Verbindungsstück vereinigt sind. Bei den Urodelen erscheint das Hyobranchialskelett nur noch in der Larvenperiode in seiner ursprünglichen Anordnung und Zahl der es zusammensetzenden Skelettelemente. Mit Abschluß der Larvenperiode und Wegfall der Kiemenatmung erfolgt die Metamorphose, die sich als ein Zerstörungs- und Umbildungsprozeß kundgibt. Der reduzierte und vereinfachte hyobranchiale Skelettapparat bildet bei den umgewandelten Formen das Zungenbein, das hauptsächlich den Bewegungen der Zunge dient.

In den älteren Arbeiten über das Kopfskelett der Wirbeltiere wird das Hyobranchialskelett nur nebenbei behandelt. Aber schon seit den dreißiger Jahren liegen über dieses Thema umfangreiche Spezialarbeiten vor, und in der letzten Zeit wurde die Frage nach dem Hyobranchialskelett von zahlreichen Forschern sehr eingehend behandelt.

Die erste, auf diesem Gebiete erschienene Arbeit ist der schon 1818 publizierte Aufsatz von MECKEL: „Ueber das Zungenbein der Amphibien“, der jedoch in späteren Arbeiten nur selten Erwähnung findet. MECKEL war der erste, der das Vorkommen von Kiemenspalten bei den höheren Wirbeltieren als wahrscheinlich vermutete (zitiert nach GARNIER). Von grundlegender Wichtigkeit für die späteren Betrachtungen wurden erst die in den dreißiger Jahren erschienenen Arbeiten von MARTIN-SAINT-ANGE, GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, RATHKE, DUGÈS und REICHERT.

In seinem großen Werke „Anatomisch-philosophische Untersuchungen“ sagt RATHKE (1832) unter anderem schon damals: „Das Gerüst für die Kiemen bei Batrachiern unterscheidet sich hauptsächlich dadurch im allgemeinen von dem der Fische, daß die unteren unpaarigen Verbindungsstücke der Kiemenbogen fehlen, sowie auch die seitlichen Anhänge; der Bogen selbst besteht entweder nur aus einem einzigen Stück, oder höchstens aus zwei Segmenten, so daß das Kiemengerüst bei Batrachiern im ganzen weit einfacher ist als bei den Fischen“ (zitiert nach GARNIER).

Auch die Vorgänge der Metamorphose hat RATHKE in einer Weise gedeutet, die mit unserer heutigen Auffassung vollständig übereinstimmt. „Bei den europäischen Salamandern und Molchen erleiden von den in Rede stehenden Skeletteilen, während die Kiemen eingehen, nur diejenigen eine auffallende Veränderung, und zwar in Hinsicht sowohl der Zahl, als auch der Verbindung und der Form, welche hinter dem Zungenbein liegen. Von diesen aber schwindet allmählich einer nach dem anderen, bis endlich nur die des vordersten Kiemenpaares und diejenigen übrig geblieben sind, welche wir mit den Schlundkiefern der Fische verglichen haben. Gleichzeitig rückt das letzte Knorpelpaar, während es wie alle anderen übrig bleibenden Skeletteile sich vergrößert, immer weiter nach vorne, bis zuletzt die unteren Enden seiner beiden Hälften mit dem Mittelstücke des Zungenbeines in Berührung, und wenn dieses geschehen, auch durch fibröses Gewebe in Verbindung kommen. — So stellt denn, was bei Salamandra und Molchen übrig geblieben ist, zuletzt nur einen Anhang des Zungenbeines dar, auf dem der Pharynx eine Unterstützung behält.“

Auch die Werke von MARTIN-SAINT-ANGE (1831) und GEOFFROY-SAINT-HILAIRE (1832) haben die damalige Kenntnis des Visceralskelettes sehr wesentlich bereichert. Sie ergänzen sich gegenseitig bis zu einem gewissen Grade. Die Betrachtungen von GEOFFROY-SAINT-HILAIRE sind mehr philosophischer Natur und enthalten hauptsächlich allgemein gültige Sätze, die auf alle Wirbeltierklassen Bezug haben können. MARTIN-SAINT-ANGE dagegen richtet sein Augenmerk mehr auf einzelne Tatsachen, und gibt auch eine genaue Beschreibung der Metamorphose, eine Aufgabe, die ihm von der „Académie des sciences“ gestellt wurde und die mit folgenden Worten formuliert war: „Déterminer à l'aide d'observations et démontrer, par de préparations anatomiques et des dessins exacts les modifications, que présentent dans leur squelette et dans leurs muscles, les Reptiles Batraciens, tels que les grenouilles

et les salamandres, en passant de l'état de larve à celui d'animal parfait.“

Den Beschreibungen beider Gelehrten ist die gleiche, sehr instruktive Tafel zugrunde gelegt. Die Umwandlung des Kiemenbogenskelettes des Salamanders ist hier in drei Abbildungen dargestellt, denen im Hinblick auf den gegenwärtigen Stand der Sache bis auf einige Punkte zuzustimmen ist. So sind z. B. die vier Ceratobranchialia der Larve, hier „Pleural“ genannt, als zahntragend abgebildet, der Copulastiel, hier „Urohyal“, ist kaudal nicht gegabelt, und das umgewandelte Zungenbein entbehrt der Radien.

Die MARTIN-SAINT-ANGE von der Akademie gestellte Aufgabe wurde auch von DUGÈS (1835) in seinem umfangreichen Werke „Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens“ beantwortet. DUGÈS machte durch seine Untersuchungen auf dem Gebiete des Hyobranchialskelettes einen großen Schritt vorwärts, indem er einige von den früheren Forschern übersehene Skeletteile entdeckte und richtig deutete. Diese unbekannten Gebilde: die Radien des Salamanders und der Bügelknorpel des Triton, beschreibt er in folgender Weise: „Chez la salamandre terrestre nous trouvons la partie antérieure du basi-hyal supportant, à droite et à gauche, deux paires de pièces cartilagineuses, raides, mais mobiles, et que personne ne paraît avoir découvertes jusqu'ici; nous n'y pouvons voir autre chose que la pièce ou les pièces les plus internes du système hyo-styloïdien, c'est à dire les représentants de la corne styloïdienne (apo-hyal et cerato-hyal de M. GEOFFROY). Chez les Salamandres aquatiques il n'y a plus que deux de ces pièces cartilagineuses, et elles sont réunies par une barre transversale faisant arcade au-dessus du basi-hyal, et constituant ainsi en réalité une pièce impaire, mais provenant d'éléments doubles, comme nous le verrons chez la larve.“

Bald darauf, in den Jahren 1837 und 1838, publizierte REICHERT seine zwei Arbeiten „Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere“ und „Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien“.

In der zweiten Arbeit „ist auch die Bildung der Visceralbogen und -spalten bei dieser Tierklasse beschrieben, und aus REICHERTS Untersuchungen geht hervor, daß bei allen Tieren dieser Klasse die Bildung dieser Gebilde nach einem und demselben Typus verläuft, so daß in der Bildung der Visceralbogen, z. B. bei Triton und den Fröschen, fast keine Unterschiede sind“

(zitiert nach GARNIER). In derselben Arbeit gibt REICHERT schon damals eine klar gefaßte Antwort auf die Frage nach den Schleimhautzähnen, deren Angehörigkeit zum Kiemenbogenskelett noch viel später von manchen Autoren angenommen wird. REICHERT sagt, daß diese zahnartigen Schleimhautpapillen zwar auf ganz frühen Embryonalstadien auftreten, später aber wieder verschwinden. „Wir ersehen aus den Untersuchungen über das fragliche Zahnskelett, daß dieses aus der Schleimmembran sich entwickelt, daß es sich allerdings hie und da an die Gebilde der Visceral- und Rückenplatte anlegt und stützt, daß es aber frei und nur im Zusammenhange mit der übrigen Schleimhaut dargestellt werden kann; wir haben endlich beobachtet, daß dasselbe allmählich zum größten Teil verschwindet, sobald das Kiefergerüste der Rücken- und Visceralplatte, der Ober- und Unterkieferapparat, mit Zähnen ausgerüstet dasteht.“

Die Vorstellung REICHERTS über die Umgestaltungen der Metamorphose stimmt mit unseren heutigen Anschauungen und Kenntnissen nicht überein, doch soll hier darauf nicht näher eingegangen werden, da seine diesbezüglichen Angaben durch neuere Untersuchungen schon oft widerlegt worden sind. Erwähnen möchte ich nur, daß REICHERT ein Anhänger der in neueren Zeiten von GEGENBAUR vertretenen Theorie ist, nach welcher die Visceralbogen als Fortsatzbildungen des neuralen Craniums aufzufassen sind.

Ueber denselben Gegenstand gibt RUSCONI (1854) in seiner berühmten Monographie „Histoire naturelle de la Salamandre terrestre“, eine in kurzen Worten gefaßte Darstellung des larvalen Hyobranchialskelettes, die jedoch nicht in allen Punkten mit den wirklichen Verhältnissen übereinstimmt. So ist z. B. in der Abbildung der Copulastiel von der Copula, und sein hinterster gegabelter Abschnitt auch von dem ersteren abgegliedert. Die beiden Hypophyalia sind nicht berücksichtigt, die Ceratohyalia dagegen durch ein Ligament, welches die vorderste Spitze der Copula dorsal umgibt, verbunden. Die Ceratobranchialia sind auch hier mit einem Zahnbesatz versehen. Die Schilderung der Vorgänge während der Metamorphose ist, im Gegensatz zu derjenigen von REICHERT, eine überaus klare und verständliche, und ausgenommen die Radian, von welchen RUSCONI beide Paare als Neubildungen auffaßt, entspricht diese kurz gefaßte Schilderung im übrigen den tatsächlich vorhandenen Verhältnissen vollständig. Ich werde sie hier in seinen eigenen Worten folgen lassen. „La pièce impaire antérieure (copula) acquiert quatre filets ou quatre rayons, deux de chaque

côté; la partie antérieure des deux pièces suspensoires (ceratohyalia) s'élargit notablement; les arcs branchiaux deuxième, troisième et quatrième disparaissent entièrement, et c'est en conséquence de leur disparition que la tête devient plus petite; du premier arc il ne reste plus qu'une très-petite portion qui se soude avec l'extrémité postérieure de la pièce f (Hypobr. I) laquelle se trouve ainsi transformée en corne postérieure de l'os hyoïde. Le stylet median (copulastiel) est absorbé et par suite de son absorption la petite pièce médiane c (gegabeltes Ende) se trouve isolée, suspendue dans les chairs et retenue dans sa position par l'antagonisme des muscles; pendant que les arcs branchiaux se ramolissent peu à peu; les deux pièces ee (Hypobr. II) enfin se soudent à la longue par leur extrémité postérieure avec les pièces f f.“

Sehr wertvolle Angaben über die Zahl und Gliederung der Kiemenbogen finden wir bei FISCHER (1864), in seiner „Abhandlung über die Perennibranchiaten und Derotremen“.

Seine Angaben lassen sich nur teilweise auf Salamandra und Triton beziehen, da er seine Schilderung dieser beiden Vertreter der Urodelen nur insofern gibt, als er sich auf diejenige von SIEBOLD und DUGÈS stützen kann. Die Art der Gliederung jedoch, wie er sie schon damals erkannt hat, war seinen Vorgängern noch nicht bekannt und verdient deshalb besondere Beachtung. FISCHER sagt: „Die Anheftung des ersten Kiemenbogens an den Zungenbeinkörper erfolgt bei den mit einem Ventralsegment versehenen Gattungen meist in ziemlich fester Weise. Der kegelförmige Zungenbeinkörper endigt bei diesen Gattungen nämlich an der ventralen Seite seines hinteren Endes, in zwei für das vordere Ende des dem ersten Kiemenbogen jeder Seite angehörigen Ventralsegmentes genau passende Flächen. An diese sind die entsprechenden Ventralsegmente durch fibröses Gewebe dicht, aber beweglich angeheftet.“ „In der Regel ist auch der zweite Kiemenbogen in ein Ventral- und Dorsalsegment zerfallen. Am deutlichsten und ganz die Form des dem ersten Kiemenbogen angehörigen Ventralsegmentes wiederholend ist dasselbe bei den Larven der Salamandrinen gebildet. Sein vorderes Ende ist genau so an den Zungenbeinkörper, durch dessen Dorsalfläche, näher angeheftet, wie das dem ersten Kiemenbogen angeheftete Ventralsegment. Das hintere Ende dieses Ventralsegmentes ist dann an das zugehörige Dorsalsegment ebenso wie bei dem ersten Kiemenbogen durch fibröses Gewebe eingelenkt.“ Und weiter: „Die vorderen Enden

der Dorsalsegmente aller Kiemenbogen sind nicht nur an ihre Ventralsegmente — wenn deren vorhanden sind — sondern auch aneinander durch fibröses Gewebe beweglich angeheftet.“

WIEDERSHEIM (1877) gibt in seinem Werke „Ueber das Kopfskelett der Urodelen“ nur eine ganz kurze Darstellung des Visceralskelettes, die zu den Resultaten der früheren Forscher nicht viel Neues hinzufügt. Eine Angabe von WIEDERSHEIM ist insofern von Interesse, als er das Basibranchiale I als einen nach hinten auslaufenden, sehr früh verknöchernden Stiel, der außerdem kaudal gegabelt ist, schildert. Da jedoch die Gattung nicht genannt wird, so könnte man daraus schließen, daß sich diese Angabe (bezüglich der terminalen Gabelung) auf alle Vertreter der Salamandriden bezieht, obwohl es aus mancherlei Gründen nicht sicher anzunehmen ist. Uebrigens wird von allen Forschern eine terminale Gabelung des Copulastiels unter den Salamandriden für Triton als nicht vorhanden angegeben.

Auch FERD. WALTER (1887) gibt in seinem „Visceralskelett der Amphibien und Reptilien“ nur eine ganz allgemeine Besprechung des Kiemenbogenskelettes, wobei weder die Entwicklungsgeschichte noch die Vorgänge der Metamorphose näher berücksichtigt werden.

In den bisherigen Untersuchungen ist die histologische Seite der Sache fast völlig unberücksichtigt geblieben und der erste, der dieselbe neben der bisher nahezu ausnahmslos betrachteten morphologischen behandelte, war STÖHR (1880), der in seiner „Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels“ die erste Entstehung des Hyobranchialskelettes sehr eingehend darstellte. In bezug auf die erste Verknorpelung der Kiemenbogen bei den Urodelen gilt immer noch seine Annahme, nach der die Kiemenbogen einheitlich verknorpeln, und erst sekundär in die einzelnen Segmente zerlegt werden. Seine Untersuchungen erstrecken sich aber nur über die frühesten Larvenstadien.

Der chronologischen Folge nach wären hier die Arbeiten von PARKER (1877, 1882) zu erwähnen. Da aber die grundlegenden Arbeiten der neuesten Zeit, diejenigen von DRÜNER (1901, 1904) und GAUPP (1904, 1905), sich an die ersteren anschließen und die zu Recht bestehenden Resultate enthalten, so gehe ich direkt auf diese über.

In den „Studien zur Anatomie der Zungenbein-Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen“ gibt DRÜNER eine nach allen Punkten hin erschöpfende Schilderung der Formverhältnisse des ausgebildeten larvalen und umgewandelten Hyobranchialskelettes.

Seine Darstellung geht in die feinsten morphologischen Einzelheiten, auf die Vorgänge der Verknorpelung und der Segmentation geht er jedoch nicht näher ein.

Die allgemeinen Fragen nach der Entstehung, Gliederung und der Verbindungsweise der Skeletteile im Bereiche des Hyobranchialskelettes, wie auch die Frage nach der Nomenklatur dieser Teile wurden von GAUPP im „Hyobranchialskelett der Wirbeltiere“ in fundamentaler Weise behandelt. In der älteren Literatur und auch vielfach in neueren Zeiten werden die hyobranchialen Skeletteile nach den verschiedensten Gesichtspunkten benannt und erst GAUPP verdanken wir die Einführung einer klaren, einheitlichen und jedes Mißverständnis ausschließenden Nomenklatur. Da im folgenden dieselbe beibehalten werden soll, so möge sie hier angegeben sein, um spätere Wiederholungen zu vermeiden. Nach dieser Nomenklatur werden die dem Hyobranchialskelett zugehörigen paarigen, in der Mittellinie durch die Copula zusammenhängenden fünf Visceralbogen in nachstehender Weise bezeichnet:

Der auf den Kieferbogen folgende zweite Visceralbogen — Zungenbeinbogen — wird Hyale, sein kleiner vorderer Abschnitt Hypo-, der größere hintere Ceratohyale genannt. Die beiden Segmente des dritten und vierten Visceralbogens, — erster und zweiter Branchialbogen — werden in derselben Weise bezeichnet, das vordere Segment Hypo-, das hintere Ceratobranchiale I bezw. Hypo- und Ceratobranchiale II. Und analog der fünfte und sechste Visceralbogen — dritter und vierter Kiemenbogen — da sie nur aus dem hinteren Abschnitte bestehen, als Ceratobranchiale III und IV. Für das mittlere Verbindungsstück bleibt der eingebürgerte Name Copula.

Die Bestandteile des Zungenbeins, Os hyoides, werden nach denjenigen bezeichnet, aus denen sie durch Umwandlung während der Metamorphose entstehen. Das Ceratohyale der Larve wird somit nach der Umwandlung als Cornu hyale, die beiden Teile des ersten Kiemenbogens, Hypo- und Ceratobranchiale I als Cornu branchiale I, der Rest des zweiten Bogens, Hypobranchiale II als Cornu branchiale II bezeichnet. Die larvale Copula als Zungenbeinkörper, Corpus ossis hyoidei.

Auch für die Art der Verbindungen wie sie im Bereiche des Hyobranchialskelettes auftreten, führte GAUPP neue Bezeichnungen ein, die eine den feineren Zusammenhängen gerechter werdende Einteilung gestatten. Von den in der Anatomie zu unterscheidenden kontinuierlichen und diskontinuierlichen Verbindungen haben wir

es im Hyobranchialskelett der Urodelen nur mit der ersteren Art zu tun, da hier keine Gelenke im anatomischen Sinne auftreten. In der kontinuierlichen Verbindung unterscheidet GAUPP noch eine homo-, hetero- und homöokontinuierliche.

Die erstere dieser Bezeichnungen wird dort angewendet, wo zwei histologisch gleichwertige Skeletteile ununterbrochen und ohne Gewebsänderung, einheitlich ineinander übergehen. (Wenn z. B. zwei Knorpelstäbe miteinander so verschmolzen sind, daß sie nur einen einheitlichen Stab bilden.)

Als heterokontinuierliche Verbindung betrachtet GAUPP eine solche, die durch ein Gewebe anderen Charakters erfolgt, wenn nämlich zwei Knorpelstäbe durch eine bindegewebige Zwischenschicht zusammenhängen. (Syndesmotische Verbindung.)

Homöokontinuierlich heißt endlich diejenige Verbindungsart, bei der zwei Skelettelemente durch ein Gewebe verbunden werden, das histologisch dem der zusammenhängenden Teile sehr nahe steht, also sich von diesen nur durch eine geringe Modifikation unterscheidet. Diese letzte Art der Verbindung beobachtete GAUPP jedoch nur bei den Anuren.

Was die speziellen Angaben der hier kurz angeführten Literatur anbelangt, so werden dieselben im Laufe der Darstellung, die sich hauptsächlich auf die Arbeiten von STÖHR, DRÜNER und GAUPP stützt, sowie auch die Ergebnisse von KALLIUS, insofern sie mit meinen Resultaten nicht übereinstimmen, noch weiter unten angeführt werden. Damit wollen wir den historischen Ueberblick über unseren Gegenstand als abgeschlossen betrachten, und gehen zur Vorführung der eigenen Arbeit über, wobei das zunächst folgende Kapitel die Methode und Hilfsmittel derselben schildert.

Methode.

Für die Untersuchung dienten selbstgezüchtete Larven von *Triton alpestris* LAUR., intrauterine und eben ausgeschlüpfte Larven von *Salamandra atra* LAUR. Dieselbe mußte sich infolge von technischen Schwierigkeiten auf diese beiden Vertreter der Salamandriden beschränken. Und zwar lagen die Schwierigkeiten in der Beschaffung von Material, hauptsächlich aber in der mühsamen und zeitraubenden Einbettungsmethode, in der Herstellung von lückenlosen Schnittserien und in der Anfertigung von Plattenmodellen. Es wurden von allen Stadien des *Triton alpestris* Schnitt-

serien angefertigt, und zwar während der ersten 4 Wochen im Altersunterschied von je 2 Tagen, später in einem solchen von 8 Tagen, da ungefähr von diesem Zeitpunkte an bis zum Eintritt der Metamorphose nur geringe Unterschiede auftreten. Die jüngsten von den untersuchten Exemplaren waren eben aus der Eihülle ausgeschlüpfte Larven von 9 mm Länge, die ältesten, ca. 3 Monate alt, haben sämtlich im Aquarium die Metamorphose durchgemacht. Zur Bestimmung der Altersstufen der Larven von *Salamandra atra* mußten äußere Merkmale herangezogen werden, wie: die Gesamt- und die Kopf-Afterlänge, die Länge der Kiemen, die Größe des Dotterbauches, Ringelung, Farbe usw. Junge Larven wurden hauptsächlich in der Sublimat-Pikrinsäuremischung nach RABL (1894) fixiert. Von anderen Fixierungsmitteln bewährten sich für ältere Larven am besten die verschiedenen Mischungen, wie: Chrom-Pikrinsäure, Sublimat-Chromsäure und Sublimat-Pikrinsäure. Sublimat allein ergab keine guten Resultate, insofern die Objekte brüchig und spröde wurden. Sie wurden aus absolutem Alkohol in Zedernholzöl übergeführt und in diesem ohne jeden Nachteil oft monatelang aufbewahrt. Zur Einbettung wurde eine Mischung aus hartem und weichem Paraffin benutzt, deren quantitative Zusammensetzung in Abhängigkeit von der Lufttemperatur bestimmt wurde. Die Objekte wurden je nach dem Alter 4—8 Stunden im Paraffinofen gehalten und das Paraffin viermal gewechselt. Zum Zwecke der Rekonstruktion wurden sie dann in dem mit einer Richtfläche versehenen BORNschen Apparat eingebettet.

Im allgemeinen befolgte ich bei dieser Operation die ausführlichen Angaben von PETER (Methoden der Rekonstruktion). In manchen Punkten nur wurden kleine Aenderungen eingeführt. So z. B. war ein einmaliges Eintauchen des Blockes in Paraffin ungenügend und erst ein zwei- oder dreimaliges in überhitztem Paraffin gibt einen Ueberzug, der der Richtebene beim Schneiden einen genügenden Schutz gewährt. Die so eingebetteten Objekte wurden mit dem REICHERTschen Mikrotom in Schnitte von 10—20 μ Dicke zerlegt. Der von PETER zum Anstreichen der Richtebene empfohlene schwarze Schuhlack „Nubian waterproof blacking“ erwies sich als zweckentsprechend, da er auf den Schnitten reine tiefschwarze Linien ergab. Es stellte sich aber heraus, daß dieses Präparat in absolutem Alkohol leicht löslich ist, und ebenso den langen Manipulationen des Nachfärbens nicht standhält. Wo Nachfärbung unerlässlich war, wurde der mit Schnitten bedeckte Objekt-

träger für einen Augenblick in eine Mischung von gleichen Teilen absolutem Alkohol, Aetheralkohol und Kollodium eingetaucht, welche auf dem Objektträger ein homogenes Häutchen hinterläßt.

Das Kollodiumhäutchen ermöglicht das Nachfärben, wobei aber absoluter Alkohol durch ein anderes Medium, z. B. Amylalkohol, ersetzt werden muß. Für die Färbung in toto wurde Hämalaun, EHRLICHs Hämatoxylin und Boraxkarmin und Jodgrün verwendet. Nach Boraxkarmin allein wurden die Schnitte in Bleu de Lyon (in 70-proz. Alkohol gelöst) nachgefärbt, welches den Knorpel durch intensiv blaue Färbung sehr markant von der roten Umgebung abhebt.

Im Anschluß an diese Schnittserien habe ich auf Grund einer besonderen Anregung von Herrn Professor LANG auch die Aufgabe zu lösen versucht, dieselben zur Herstellung von Plattenmodellen zu verwerten. Diese letzteren geben dann eigentlich erst ein anschauliches und übersichtliches Bild der äußeren Form des Skelettes.

Bei der Anfertigung wurde nach der BORN-PETERSchen Methode verfahren und diese insofern modifiziert, daß anstatt Wachs Kartonplatten von ganz bestimmter Dicke benutzt wurden. Wenn die Schnitte bei starker Vergrößerung gezeichnet sind und die Platten entsprechend dicker werden sollen, können einfache oder doppelte Kartoneinlagen verwendet werden. Die Schnitte (ein jeder oder jeder zweite) wurden auf Briefpapier gezeichnet und auf Karton pausiert, da die Zeichnungen auch nach Aufbau des Modells eine wünschenswerte Kontrolle liefern. Die meisten Brücken wurden sofort nach Aufkleben der Platten abgeschnitten, die übrigen erst, nachdem das Modell vollständig fertig, mit Wachs überzogen und montiert war, gleichzeitig mit der Richtebeane entfernt.

Nach diesen kurzen Angaben über die Herstellung soll, besonders um sich auf dieselbe späterhin stützen zu können, zunächst übergegangen werden zur

Beschreibung der Modelle.

Da die Formverhältnisse des Hyobranchialskelettes von *Salamandra atra* und *Triton alpestris* bis zur Metamorphose fast in allen Punkten vollständig übereinstimmen, so werden hier die Modelle, ohne Rücksicht auf die Gattung der sie entstammen, in einer Reihenfolge beschrieben, welche die fortschreitende Entwicklung und Umwandlung in einer anschaulichen Weise wiedergibt.

Modell I (Fig. 1a und b, Taf. 1).

Hyobranchialskelett einer 12 mm langen Larve von *Salamandra atra*.
Vorknorpelstadium.

Das Skelett besteht aus zarten ungegliederten Spangen, die mit der Copula ein knorpeliges Kontinuum bilden.

Der Hyalbogen und die 4 Kiemenbogen haben eine fast horizontale Lage und sehen wie Aeste aus, die von einem schlanken Mittelstück, der Copula, nach beiden Seiten hin sich abzweigen. Von den 4 Kiemenbogen erreichen die 2 letzten die Copula nicht und werden von dem zweiten Bogen getragen, so daß er wie eine dreizählige Gabel aussieht. Der Hyalbogen stellt einen langen, dünnen Stab dar, der keine Gliederung in ein Hypo- und Ceratohyale aufweist. Er ist in sagittaler Richtung verbreitert, in frontaler verschmälert. Sein hinteres Ende ist etwas verdickt und abgerundet und kaudal und medial leicht gebogen.

Die Gestalt des 1. Kiemenbogens entspricht fast vollkommen derjenigen des Hyalbogens, auch dieser bildet noch einen einheitlichen ungegliederten Stab, der außer durch die Copula in keinem anderen Zusammenhang mit den übrigen Kiemenbögen steht. Er ist ebenfalls sagittal verbreitert und frontal verschmälert, erscheint aber etwas länger als der Hyalbogen, und sein hinteres Ende ist nach derselben Richtung gebogen, dabei aber etwas stärker verbreitert und abgeplattet und läuft in eine Spitze aus.

Der 2. Kiemenbogen ist noch zarter gestaltet als der 1. Sein vorderer Abschnitt, der sich später als das Hypobranchiale II von dem weiter distal gelegenen Ceratobranchiale II abgliedert, ist ein rundlicher, sehr schlanker Knorpelstab und liegt ganz dicht hinter dem (späteren) Ceratobranchiale I, dieses fast berührend. Sein distales Ende geht wie am 1. Bogen ununterbrochen einheitlich in das Ceratobranchiale II über. Dieses ist wie das Ceratobranchiale I abgeplattet und nach hinten hin nur unbedeutend verbreitert.

Die Ceratobranchialia III und IV sind rundliche Stäbchen, von denen das erstere dem Ceratobranchiale II an Länge gleichkommt, das letztere aber kürzer und etwas dicker ist. Ihre vorderen Enden vereinigen sich zu einer Spange, die mit dem Hypobranchiale II einen offenen Winkel bildet. Die hinteren Enden der drei letzten Ceratobranchialia sind nicht beiderseits gleich ausgebildet, die der rechten Seite endigen frei, die der linken verbinden sich untereinander, wobei das Ceratobranchiale IV

in einen sich dem III. anschmiegenden Zipfel ausgezogen ist. Wie oben schon erwähnt, nimmt das Ceratobranchiale I an dieser Verbindung keinen Anteil.

Die Copula, ein einheitlicher Knorpel, besteht aus zwei Abschnitten: einem ventralen und einem dorsalen, die dicht übereinander liegen und nach vorn in einen halsförmigen Teil zusammenfließen. An diesen vordersten Teil der Copula setzen sich seitlich die vorderen, etwas verjüngten Enden der Hyalia an. Der ventrale Copulaabschnitt ist plattenförmig verbreitert und ganz leicht gewölbt; seitlich geht er in die vorderen Enden des Hypobranchiale I über, nach hinten läuft er in ein rundliches Stäbchen, den Copulastiel, aus. Der dorsale Abschnitt stellt ein verhältnismäßig dickes Stäbchen dar, dessen kaudalem Ende die beiden lateralwärts divergierenden Hypobranchiale II entspringen.

Das ganze Skelett ist aus Vorknorpel aufgebaut und alle Skeletteile gehen einheitlich ineinander über.

Modell II (Fig. 3 a und b, Taf. 2).

Hyobranchialskelett einer 10 mm langen, 4 Tage alten Larve von *Triton alpestris*.

Das Hyobranchialskelett ist auf diesem Stadium noch aus Vorknorpel aufgebaut, in der Form aber fast vollständig ausgebildet. Die Skeletteile sind schärfer herausgearbeitet und kräftiger entwickelt als bei der Larve von *Salamandra atra* (Modell I). Das Hyale und die 4 Branchialia haben ihre frühere horizontale Lage verlassen und verlaufen jetzt schräg nach hinten und seitwärts.

In dem knorpeligen Kontinuum lassen sich schon teilweise die einzelnen Abschnitte unterscheiden, die jedoch nicht deutlich dargestellt sind, da sie nur sehr unvollständig abgegliedert und von einem gemeinsamen Perichondrium umgeben sind. — Der Zungenbeinbogen stellt einen einheitlichen, geraden Stab von kreisrundem Querschnitt dar. Ein Hypo- und Ceratohyale ist an ihm noch nicht zu unterscheiden. Sein vorderes Ende ist etwas abgeplattet und winklig gebogen, das hintere ist zipfelartig ausgezogen.

Der 1. Kiemenbogen ist im Verhältnis zum Hyalbogen und den anderen Kiemenbogen am kräftigsten entwickelt. Ein Hypo- und Ceratobranchiale I wird hier insofern unterscheidbar, als sein vorderer Abschnitt eine ziemlich starke medial gerichtete konvexe Auskrümmung nach dem Hypobranchiale II hin zeigt, die auf eine

an dieser Stelle sich später deutlicher auszubildende Gliederung hinweist. (Ein Querschnitt durch diese Stelle ist in Fig. 5, Taf. 4 abgebildet.)

Das Ceratobranchiale I ist ein frontal verbreiteter, sagittal abgeplatteter Knorpel, etwas länger als das Hypobranchiale I und medial- sowie dorsalwärts leicht gebogen. Sein hinteres Ende trägt einen Knorpelzipfel, der mit demjenigen des Ceratobranchiale II eine Verbindung eingeht. Eine mediale Verbindung des Ceratobranchiale I mit dem zweiten Kiemenbogen besteht auf diesem Stadium nicht.

Am 2. Branchialbogen ist das Hypobranchiale II vom Ceratobranchiale II nicht abgesetzt. (Eine Andeutung der Abgliederung besteht hier ebenso wie am 1. Kiemenbogen, kann aber nur in der feineren histologischen Struktur nachgewiesen werden.) Das Hypobranchiale II ist ein schlanker rundlicher Knorpelstab, der dem Hypobranchiale I ganz dicht anliegt und ziemlich stark nach innen gewölbt ist, so daß die Verbreiterung desselben direkt in diese Wölbung zu liegen kommt. Die Ceratobranchiale II und III sind ungefähr gleich gestaltete, leicht medialwärts gebogene, rundliche Knorpelstäbchen. Das vordere etwas verdickte Ende des letzteren setzt sich seitlich an das mediale Ende des ersteren an. Das IV. Ceratobranchiale ist bedeutend kürzer, zeigt keine mediale Biegung, sein vorderes Ende verbindet sich seitlich mit dem III. in derselben Weise wie dieses mit dem II. Die hinteren Enden aller vier Ceratobranchiale sind dorsalwärts aufgerichtet und durch die wohlentwickelten Commissurae terminales jederseits untereinander verbunden.

Die beiden Abschnitte der Copula sind in dorso-ventraler Richtung weiter auseinandergerückt als bei der vorigen Larve. Der ventrale hat die Form einer dreieckigen gewölbten Platte, deren lateral-hintere Ecken homokontinuierlich knorpelig in die beiden Hypobranchiale I übergehen. Nach hinten hin setzt sich diese ziemlich breite Platte in den Copulastiel, ein verhältnismäßig dickes zylinderförmiges, kaudal abgerundetes Stäbchen fort. Der dorsale Copulaabschnitt ist ungefähr stäbchenförmig gestaltet. Sein hinterer Teil geht kontinuierlich in die beiden einander genäherten vorderen Enden des Hypobranchiale II über. Das orale Ende der Copula schließt sich an die vorderen winklig gebogenen Enden der Hyalia, die ihr wie eine quergestellte Spange aufsitzen, an (Fig. 3, Taf. 4).

Modell III (Fig. 4a und b, Taf. 2).

Hyobranchialskelett einer 30 mm langen (ungefähr 8 Wochen alten)
Larve von *Triton alpestris*.

Das Hyobranchialskelett zeigt die Segmentierung vollendet und alle Skeletteile auf der Höhe der larvalen Ausbildung. Der Zungenbeinbogen und die 4 Kiemenbogen stellen jetzt kräftig entwickelte gegliederte Knorpelstäbe dar, die sich der Medianlinie bedeutend genähert haben.

Der Zungenbeinbogen ist in ein Hypo- und ein Ceratohyale gegliedert. Das erstere stellt ein kleines Knorpelstückchen dar, das nach vorn spitz zulaufend vor dem oralen Ende der Copula, dieser seitlich anliegt und mit ihr durch ein elastisches Bindegewebspolster verbunden ist (Fig. 6, Taf. 4). Gegen das Ceratohyale ist es weniger deutlich, durch eine dünne bindegewebige Zwischenschicht, abgesetzt (Fig. 7, Taf. 4). Letztere ist ungefähr sensenförmig gestaltet. Der Querschnitt des vorderen Teiles von kreisrunder Gestalt, der des mittleren dagegen stellt ein Dreieck mit abgerundeten Ecken dar. Es verbreitert sich [nach hinten in frontaler Richtung und erhält eine ventrale und dorsale Kante. Die ventrale endigt in einem eckigen Vorsprung, die dorsale läuft am hinteren Ende in einen zugespitzten Knorpelzipfel aus. Dem 1. Kiemenbogen liegt das Hyale sehr dicht an, so daß der dorsale Knorpelzipfel dieses berührt.

Der erste Kiemenbogen ist wie bei der jüngeren Tritonlarve (Modell I) auch hier der kräftigste Knorpel des ganzen Kiemenbogenskelettes. Er besteht aus einem kürzeren Hypo- und einem längeren Ceratobranchiale I. Das Hypobranchiale I, in der ganzen Länge von dreieckigem, an den Ecken abgerundetem Querschnitt, verdickt sich nach hinten hin zu einer Keule, deren kaudales Ende eine breite Verbindungsfläche für das Ceratobranchiale I trägt (Fig. 9, Taf. 4). Dasselbe ist ein in sagittaler Richtung verbreiteter Knorpelstab, auf dem Querschnitt länglich-oval mit Zuspitzung auf einer Seite, so daß eine ziemlich scharfe dorsale Kante entsteht. Sein vorderes Ende ist zu einem Köpfchen verdickt, das neben der breiten Verbindungsfläche für das I. Hypobranchiale eine kleinere mediale für das II. trägt. Das hintere Ende schließt ventral mit einem eckigen Vorsprung, dorsal mit einem ausgezogenen Knorpelzipfel ab. Das Hypobranchiale II ist ein schlanker drehrunder Knorpel. Sein kaudales Ende trägt zwei Verbindungsflächen: eine laterale für das I. Ceratobranchiale und eine größere

kaudale für das verdickte Köpfchen des II. Die vorderen Enden der Ceratobranchiale II und III sind vorn zu kleinen Köpfchen verdickt, die ebenfalls zwei Verbindungsflächen tragen. Ersteres hat eine schon oben genannte vordere Fläche für die Verbindung mit dem Hypobranchiale II und eine gleichgroße mediale für das Köpfchen des Ceratobranchiale III. Dieses verbindet sich lateral mit dem letzteren, medial mit dem Ceratobranchiale IV.

Dieses IV. ist dicker als die zwei vor ihm gelegenen Ceratobranchialia und flach S-förmig gebogen. Sein vorderes Ende setzt sich lateral an dasjenige des Ceratobranchiale III an.

Alle oben genannten Verbindungen werden durch Syndesmosen gebildet. Die hinteren Enden der Ceratobranchialia sind gebogen und in Knorpelzipfel ausgezogen, die dorsal durch die knorpeligen Comm. term. verbunden werden.

Die Copula besteht wie gewöhnlich aus dem dorsalen stäbchenförmigen und dem ventralen rundlichen, gewölbten Abschnitt. Zwischen beiden Teilen befindet sich von hinten her ein tiefer Einschnitt. Der dorsale Copulateil ist etwas länger und trägt kaudal die beiden benachbarten Ansatzflächen für die vorderen Enden der Hypobranchiale II (Fig. 8, Taf. 4). Der ventrale Abschnitt geht am dorso-lateralen Umfang homokontinuierlich knorpelig in die beiden Hypobranchialia I über; sein kaudaler Rand setzt sich nach hinten in den Copulastiel fort, dessen hinteres Ende von einer feinen Knochenlamelle umgeben ist und seitlich vorstehende Ränder trägt (Fig. 10, Taf. 5).

Modell IV (Fig. 2a und b, Taf. 1).

Hyobranchialskelett einer 40mm langen Larve von *Salamandra atra*.

Dieses Hyobranchialskelett entstammt einem am Ende der Larvenperiode stehenden Tiere und zeigt die ersten Andeutungen der nahe bevorstehenden Metamorphose.

Der Zungenbeinbogen und die Kiemenbogen übersteigen an Mächtigkeit bei weitem die viel zarter gestalteten Knorpelstäbe der etwas jüngeren Tritonlarve und weisen eine viel deutlicher ausgebildete Gliederung auf. Der erstere ist von der Copula abgegliedert und steht in keinem Zusammenhange mehr mit dem übrigen Hyobranchialskelett. Sein vorderes Segment, das Hypohyale, stellt ein kurzes flaches, fast quergestelltes Knorpelstäbchen dar, das vom Ceratohyale durch eine halsförmige Einschnürung abgegliedert und mit ihm syndesmotisch verbunden ist (Fig. 11,

Taf. 4). Sein mediales Ende liegt seitlich neben der vorderen Spitze der Copula in Bindegewebe eingebettet.

Das Ceratohyale ist viel mächtiger entwickelt als dasjenige der Tritonlarve (Modell III). Fast noch dicker als der 1. Kiemenbogen, steht es diesem auch in der Länge nur wenig nach. Es ist medial und ventral leicht gebogen und liegt mit seinem hinteren Ende dem Ceratobranchiale I auf. Das vordere Ende des Ceratohyale ist auf dem Querschnitt dreieckig, mit abgerundeten Ecken, nach hinten zu verschmälert es sich in frontaler und verbreitert sich in sagittaler Richtung, so daß eine dorsale und eine ventrale Kante entsteht. Die dorsale Kante verliert sich noch vor dem hintersten Ende, welches mit einem Knorpelzipfel abschließt, die ventrale Kante endigt in einem flachen Vorsprung.

Das Hypobranchiale des 1. Kiemenbogens stellt einen ziemlich kurzen und dicken Knorpelstab dar. Sein vorderes Ende ist von dem ventralen Copulaabschnitt schon abgegliedert, und an der Stelle der früheren knorpeligen Kontinuität ist eine trennende Bindegewebsschicht aufgetreten. Der vorn auf dem Querschnitt ovale Knorpel verdickt sich nach hinten und nach dem Hypobranchiale II hin zu einer Keule mit ebenflächiger Basis, deren lateraler Teil die Verbindungsflächen für das Ceratobranchiale I liefert.

Das Ceratobranchiale I stimmt in seiner Form ungefähr mit dem Ceratohyale überein. Es ist ebenfalls sagittal verschmälert und frontal verbreitert, die ventrale Kante tritt aber stärker hervor als am Ceratohyale. Sein vorderes, medial kopfartig verdicktes Ende trägt drei Verbindungsflächen: eine vordere für das hintere Ende des Hypobranchiale I, und zwei nebeneinander liegende seitliche für das Hypo- und Ceratobranchiale II.

Alle diese Knorpelsegmente sind untereinander syndesmotisch verbunden. Das Ceratobranchiale I liegt nicht in der Verlängerung des Hypobranchiale I, sondern verläuft schräg seitwärts, und infolgedessen sieht der 1. Kiemenbogen wie geknickt aus.

Das Hypobranchiale II, viel zarter und viel schlanker als das Hypobranchiale I, ist von kreisrundem Querschnitt und etwas seitwärts herausgebogen. Sein hinteres Ende verbindet sich seitlich mit dem Ceratobranchiale I, kaudal mit dem Ceratobranchiale II. Dieses wie auch das Ceratobranchiale III sind gegeneinander abgeplattet und ihre vorderen Köpfchen tragen vorn und seitlich die bekannten bindegewebigen Verbindungs-Zwischenschichten. Das Ceratobranchiale II hat eine vordere, eine mediale und eine laterale,

— das Ceratobranchiale III eine vordere und eine laterale. An diese letztere Fläche setzt sich das vordere Ende des Ceratobranchiale IV an. Die hinteren Enden der Ceratobranchialia sind wie gewöhnlich gebogen und durch Knorpelzipfel dorsal untereinander verbunden.

Die Gestalt der Copula weicht von derjenigen der Tritonlarve (Modell III) bedeutend ab. Infolge der Abgliederung des Hypobranchiale I hat sie den Hauptabschnitt der ventralen gewölbten Platte verloren, von der nur noch ein kleiner vorstehender Rand geblieben ist. Gleichzeitig mit dem Hypobranchiale I hat sich auch der Copulastiel abgegliedert, hängt aber mit den seitlichen Rändern des Hypobranchiale I knorpelig zusammen. Sein hinteres Ende trägt zwei große, seitliche Knorpelzipfel, die *Cartilago triangularis*.

Der dorsale stäbchenförmige Teil ist in die Länge gewachsen, sein hinteres Ende trägt die beiden kaudal gestellten Ansatzflächen für die syndesmotische Verbindung mit dem Hypobranchiale II (Fig. 12, Taf. 4). Hinter dem oralen Ende dieses dorsalen Stäbchens entspringen seitlich zwei kleine quergestellte Knorpelstäbchen, die zu dieser Zeit schon gebildeten hinteren Radien.

Modell V (Fig. 5a und b, Taf. 3).

Hyobranchialskelett einer 30 mm langen Larve von *Triton alpestris* während der Metamorphose.

Das Modell stellt ein Hyobranchialskelett im vorgeschrittenen Stadium der Metamorphose dar, auf welchem zwar alle Skeletteile des definitiven Zungenbeins ausgebildet sind, in ihrer Gestalt aber und der gegenseitigen Lage Abweichungen von den Verhältnissen beim umgewandelten Tiere aufweisen.

Das Cornu hyale — Ceratohyale ist ein mächtiger, vom übrigen Apparat losgelöster, selbständiger Knorpelstab. Er besteht aus einer vorderen oral abgerundeten, breiten Platte, welche von einer scharfen medialen und lateralen Kante begrenzt ist, und die nach hinten zu in einen unregelmäßig dreikantigen Stab ausläuft. Die Kanten erleiden gemeinsam mit dem Stabe eine sanfte Schraubung nach außen und verlieren sich kaudalwärts ganz allmählich in einer Kuppe, die das kaudale Ende des Knorpelstabes bildet. Die breite Platte liegt dorsal mit ihrer medialen Kante auf dem Cornu branchiale I auf, und verdeckt teilweise seinen vorderen Abschnitt.

Das Cornu branchiale I läßt von der Zartheit dieses Skelett-

teiles im erwachsenen Zustand noch nichts sehen und ist hier ebenso mächtig entwickelt wie das Cornu hyale. Nicht nur in seiner Gestalt, sondern auch in den Beziehungen zur Copula liegt ein bedeutender Unterschied von dem definitiven Cornu branchiale I. Das knorpelige Skelettstück hat sich von der Copula nur unvollständig abgegliedert und ist mit ihr durch Bindegewebe fest verschmolzen (Fig. 20, Taf. 6). Die Abgliederung ist aber wegen des Perichondriums nicht deutlich sichtbar. Es besteht wie im Larvenzustand aus den beiden Segmenten: dem Hypo- und Ceratobranchiale I, die miteinander durch eine breite Verbindungsfläche syndesmotisch zusammenhängen.

Das Hypobranchiale I ist bedeutend länger als das Ceratobranchiale I und stellt einen in derselben Richtung wie das Cornu hyale abgeplatteten Knorpel dar, dessen dorsale Fläche jedoch konvex, die ventrale konkav gewölbt ist. Die hier ebenfalls ausgebildete mediale und laterale Kante ist weniger scharf als am Ceratohyale.

Das Ceratobranchiale I, ist ein ziemlich stark abgeplatteter Knorpel, liegt fast in der Horizontalebene, so daß es mit dem schräg nach außen gerichteten Hypobranchiale I einen stumpfen Winkel bildet. Sein hinteres Ende ist kaudal- und medialwärts leicht gekrümmt und trägt eine bedeutende Verdickung, die kappenförmig abgerundet ist. Sein vorderes verbreitertes Ende trägt, neben der großen Verbindungsfläche für das Hypobranchiale I, medial einen Vorsprung für die Verbindung mit dem Hypobranchiale II.

Dieses ist ein verhältnismäßig schlanker, kreisrunder, nur wenig gebogener Knorpelstab. Sein hinteres Ende ist gegen das Ceratobranchiale I hin verdickt und verbreitert, und lateral mit der medialen Verbindungsfläche desselben bindegewebig verschmolzen (Fig. 22 und 23, Taf. 6). Das vordere Ende des Hypobranchiale II ist von der Copula abgegliedert und hängt mit ihrer kaudalen Fläche durch eine weniger verknorpelte Zone zusammen (Fig. 21, Taf. 6).

Auch die Copula weicht in ihrer Gestalt von dem Zungenbeinkörper des umgewandelten Tieres bedeutend ab. Sie stellt einen massigen Knorpel dar, an dem drei verschieden gestaltete Teile unterschieden werden können: ein ventraler Abschnitt, der die Form eines kurzen und dicken Zylinders hat, trägt kaudal die schräg gestellten, breiten Verbindungsflächen für die vorderen Enden des Hypobranchiale I. Nach vorn verbreitert sich dieser

Copulaabschnitt und bildet oral einen breiten dreieckigen Rand, der vorn einen abgerundeten und lateral zwei zugespitzte, frei endende Knorpelzipfel trägt. Dieselben stellen die Rudimente der Hypohyalia dar (Fig. 19, Taf. 5). Von dem der Copula dorsal aufsitzenden Bügelknorpel ist dieser vordere Rand durch einen schmalen Einschnitt getrennt.

Der dorsale Copulaabschnitt ist stäbchenförmig, bedeutend länger als der ventrale Teil, und trägt kaudal die benachbarten Ansatzflächen für die Hypobranchialia II. Seinem vorderen Ende sitzt der Bügelknorpel auf. Er besteht aus den bekannten drei Teilen: den zwei seitlichen Stäbchen und der mittleren verbindenden Spange (Fig. 19, Taf. 5).

Die kurzen seitlichen Stäbchen sind fast vertikal gestellt, so daß ihre vorderen Enden frei nach vorn ragen. Das hintere Ende besitzt zwei Wurzeln, von denen die ventralen dem seitlichen Umfang der Copula hinter der Ansatzfläche des Hypohyale entspringen. Mit der dorsalen verbindet sich seitlich die mittlere Spange, die einen horizontal gestellten rundlichen, halbkreisförmig gebogenen Knorpel darstellt. Die mittlere Wölbung der letzteren liegt der Copula nicht an, so daß zwischen den beiden Knorpeln eine kleine Lücke entsteht.

Im kaudalen Teil des Skelettes befindet sich ungefähr in der Medianlinie ein Knorpelstäbchen, dessen hinteres Ende zwei seitliche Zipfel trägt, einen kleineren linken und einen größeren rechten (Fig. 24 und 25, 1 bis 6, Taf. 6). Dieses Gebilde kann seiner Gestalt und Lage nach nichts anderes vorstellen als den Rest des Copulastiels, somit eine dem Os thyreoideum des Salamanders homologe Bildung.

Modell VI (Fig. 6 a und b, Taf. 4).

Hyobranchialskelett einer 40 mm langen Larve von *Salamandra atra* während der Metamorphose.

Das Hyobranchialskelett besteht in diesem Stadium aus 10 miteinander nur lose bindegewebig zusammenhängenden, knorpeligen Skelettstücken, die alle Bestandteile des fertigen Zungenbeines darstellen, die aber noch plump und nicht endgültig geformt sind. Schon auf den ersten Blick liefert dieses Skelett ein anderes Bild als dasjenige von Triton (Modell V) infolge der verschiedenen Gestaltung der Skeletteile.

Das Cornu hyale und die Cornua branchialia I und II stellen nur wenig gebogene Knorpelstäbe dar, die alle fast in derselben Ebene liegen. Auch der Zungenbeinkörper weist gegenüber dem von Triton einen weiteren Fortschritt in der Umwandlung auf.

Das Cornu hyale ist der längste Knorpelstab des ganzen Skelettes. Sein vorderer Abschnitt stellt eine dünne, aber im Verhältnis zum ganzen Skelettstück nur wenig verbreiterte Platte dar mit einer lateralen und einer schärferen medialen Kante. Ungefähr von der Mitte an nach hinten zu verlieren sich allmählich die Kanten und die Platte geht in einen dicken rundlichen Stab über, der leicht gebogen ist und dorsal dem Cornu branchiale I dicht anliegt. Sein kaudales Ende ist schräg abgestutzt. Von der Ventralseite gesehen überdeckt der vordere Teil der Platte fast die beiden Radienpaare.

Das Cornu branchiale ist ebenfalls selbständig. Etwas schlanker als das Cornu hyale, von ovalem Querschnitt, in der ganzen Länge von gleichem Durchmesser, stellt es im Modell einen einheitlichen Knorpelstab dar, an dem ein Hypo- und Ceratobranchiale I nicht zu unterscheiden sind. Auf einem Querschnitt durch das hintere Drittel dieses Knorpels ist jedoch an der Uebergangsstelle noch teilweise die trennende Bindegewebsschicht zu sehen (Fig. 17, Taf. 5). Das vordere Ende des Hypobranchiale I führt eine leichte mediale Drehung aus und ist dem seitlichen Umfang des Zungenbeinkörpers ungefähr in dessen Mitte angefügt und mit ihm bindegewebig verbunden (Fig. 15, Taf. 5). Das hintere Ende des Cornu branchiale I ist kaudalwärts gekrümmt und kugelförmig abgerundet.

Das Cornu branchiale II (Hypobranchiale II) ist ein rundlicher, gerader, schlanker Knorpelstab. Sein vorderes Ende reicht bis an das kaudale des Corpus und ist hier in ein Bindegewebsspolster eingebettet (Fig. 16, Taf. 5). Sein hinteres Ende läuft in einen Knorpelzipfel aus, der eine kurze Strecke vor dem hinteren Ende des Cornu branchiale I diesem seitlich anliegt, mit ihm auch bindegewebig verbunden ist.

Der Zungenbeinkörper stimmt im allgemeinen in seiner Gestalt mit dem des umgewandelten Tieres überein. Er stellt einen ziemlich kurzen gedrungenen Knorpel mit abgerundetem oralen und kaudalen Ende dar. In sagittaler Richtung ist er verdickt und an der Ventralseite leicht vorgewölbt. In der Nähe des vorderen Endes entspringen seinem lateralen Umfang zwei quer-gestellte abgeplattete Stäbchen, die hinteren Radien (Fig. 14, Taf. 5).

Ihre freien Enden divergieren in dorsolateraler Richtung, die medianen sind mit der Copula verschmolzen.

Das vordere Radienpaar liegt in derselben Frontalebene weiter oralwärts. Die vorderen Radien stellen rundliche etwas kürzere Knorpelstäbchen dar mit kuppenartigem vorderen und hinteren Ende. Die hinteren Enden berühren seitlich fast die vordere Corpusspitze und sind hier in Bindegewebe eingebettet. Die freien vorderen divergieren schräg nach der Seite und nach vorn hin.

Median, zwischen den Hypobranchialia II, liegt ein massiver dreieckiger Knorpel, das Os thyreoideum.

Entwicklungsgeschichte.

Auf Grund der im vorhergehenden Kapitel dargestellten technischen Methoden und Veranschaulichungsmittel für die Lösung der vorliegenden Aufgabe sollen in dem hier folgenden die Resultate wiedergegeben werden, zu denen die Untersuchung, die an zahlreichen Exemplaren von *Triton alpestris* und *Salamandra atra* vorgenommen wurde, gelangte. Die Schlüsse, zu denen dieselbe führte, stimmen mit den Angaben der bekannten Literatur über das Hyobranchialskelett der behandelten Formen in manchen Punkten nicht überein. Darum werden zunächst die Tatsachen vorgeführt, auf die sich die Folgerungen meiner Untersuchung stützen.

Für die Reihenfolge in der Aufführung der Ergebnisse war vornehmlich der Stand der Entwicklung maßgebend. Ich glaube, dies deswegen besonders betonen zu müssen, weil man von vornherein geneigt wäre, das Alter als maßgebenden Gesichtspunkt zu nehmen. Allein dies ist hier, wo die Entwicklung des Skelettes vor allem anderen interessiert, nicht zulässig, weil für die Vorführung Exemplare gewählt werden mußten, an denen das betreffende Entwicklungsstadium besonders gut ausgeprägt war, und diesbezüglich die Tiere starke individuelle Variationen aufweisen, so daß manchmal ältere in ihrer Entwicklung gegenüber jüngeren zurückgeblieben sind. Da außerdem die frühen Entwicklungsstadien bei *Salamandra* und *Triton* völlig übereinstimmen, so wurden aus demselben Grunde wie bei der Beschreibung der Modelle die Larven beider Gattungen gleichzeitig verwendet.

Was die Punkte betrifft, in denen meine Beobachtungen mit denjenigen bekannter Forscher über diesen Gegenstand völlig über-

einstimmen, erlaubte ich mir deren eigene Worte darüber anzuführen, da sie die Sache meist in erschöpfender Weise wiedergeben.

Und nun seien die gewonnenen Ergebnisse der Beobachtungen vorgeführt.

***Salamandra atra*, 7 mm lang.**

Das früheste von den untersuchten Stadien, eine 7 mm lange und etwa 2 Tage alte Larve von *Salamandra atra* zeigt schon eine deutlich erkennbare Anlage des Hyobranchialskelettes.

Die Formverhältnisse der einzelnen Skeletteile sind auf diesem Stadium noch nicht zu unterscheiden. Die letzteren sind transversal gerichtet, so daß die ganze Anlage in dieser Richtung eine größere Ausdehnung hat als in der Längsrichtung. Das Hyobranchialskelett besteht zu dieser Zeit aus einer medianen Gewebsmasse, der Anlage der Copula, den Hyalia und den ersten zwei Branchialbogen, die sogar distal untereinander verbunden sind; eine mediale Verbreiterung ungefähr in der Mitte des 2. Bogens läßt die Anlage des 3. vermuten. Vom 4. Bogen, ebenso wie vom Copulastiel, ist noch nichts zu sehen. An der medianen Gewebsmasse können auch schon die beiden Abschnitte unterschieden werden. Die auf den vordersten Schnitten noch vollständig undifferenzierte Anlage der Copula verbreitert sich auf weiteren Schnitten in der Transversalrichtung und zerfällt in einen dorsalen und einen ventralen Teil. Diese gehen nach einigen Schnitten gleichzeitig in weitere Teile auseinander, der ventrale in das linke und rechte Branchiale I, der dorsale in den linken und rechten 2. Kiemenbogen.

Alle diese Teile bilden untereinander eine einheitliche ungliederte Gewebsmasse aus indifferentem embryonalen Gewebe. Die Anlagen bestehen aus Zellen, deren Zellkerne fast den ganzen Zellraum ausfüllen, und deren protoplasmatischer Zellkörper oft nur einen dünnen Ueberzug bildet. An vielen Stellen ist das Protoplasma um den Kern herum so hell und in so winzigen Mengen vorhanden, daß der Zellkörper überhaupt nicht oder nur mit der größten Schwierigkeit nachzuweisen ist. Darunter finden sich aber einzelne Zellen oder Zellkomplexe, deren Zellkörper deutlich zu unterscheiden sind, und an einzelnen Stellen treten sogar schon die Zellgrenzen auf, aber die Gesamtanlagen sind auch dort nicht deutlich umschrieben.

Nach STUDNICKA (1903) wird von den meisten Autoren¹⁾ in

1) STRASSER, HASSE, SCHAFFER, RETTERER.

diesem embryonalen Bindegewebe oder Mesenchym der Ursprung des Knorpelgewebes gesucht.

Auch nach STÖHR (1880) verhält sich dieses Gewebe gerade so „wie die von STRASSER beschriebene axiale Gewebsmasse der Extremitäten junger Urodelenlarven“.

STRASSER (1879) nimmt bei der Genese des Amphibienknorpels das Vorhandensein einer einheitlichen protoplasmatischen Anlage an. „Zwischen den Kernen“ kommt nach ihm „nur eine verhältnismäßig geringe Menge hellen Protoplasmas, das wenig optisch differenziert erscheint“, vor. „Erst später treten in diesem nicht weiter differenzierten Protoplasma zwischen den einzelnen Kernen die Zellgrenzen auf, indem hier die ersten Grundsubstanzen auftreten.“

Die Anfangsstadien der Bildung von Vorknorpelzellen aus embryonalen Bindegewebszellen können schon in dieser Serie beobachtet werden. Zu einer Zeit, wo die mediane Gewebsmasse nur aus einer vollständig undifferenzierten Anhäufung von Mesenchymzellen gebildet wird, stellen die Anlagen der lateralen Spangen stellenweise schon ein ganz anderes Bild dar. Die Anlage des 1. und 2. Kiemenbogens zeigt die Zellkerne weiter auseinandergerückt, die protoplasmatischen Zellkörper deutlich sichtbar, und die schon entstandenen Zellgrenzen, feine Linien, sind mit den benachbarten verschmolzen und bilden deutliche Scheidewände (Fig. 1, Taf. 4). Diese Scheidewände werden nach vielen Autoren im Innern der Zelle gebildet und stellen ein umgewandeltes verdichtetes Protoplasma dar, welches STUDNICKA mit dem Namen „Exoplasma“ bezeichnet hat. Dasselbe Verhalten zeigen vorn die Hyalia und die seitlichen Partien der Copula im Uebergang in die Branchialia I, wogegen weiter kaudalwärts die gewebliche Differenzierung im 1. Kiemenbogen und im Zungenbeinbogen noch mehr vorgeschritten ist, die Anlagen weisen dort am Rande stärker abgeplattete Kerne auf und sind dadurch auch deutlicher umschrieben.

Schon aus diesen Andeutungen ist ersichtlich, daß die gewebliche Differenzierung nicht in allen Teilen des Hyobranchialskelettes gleichzeitig auftritt, und daß die lateralen Spangen früher verknorpeln als die mediane Gewebsmasse, und daß außerdem dieser Vorgang von hinten nach vorn schreitet.

Weiter vorgerückt sind die Verhältnisse bei einer jüngeren Larve:

Triton alpestris, 8 mm lang, einen halben Tag alt.

Auf dem Stadium, das hier repräsentiert ist, ist das Hyobranchialskelett insofern in der Entwicklung weiter vorgeschritten, als schon die Anlagen sämtlicher Visceralbogen gebildet sind. Sie hängen untereinander einheitlich zusammen und die Anlage des 4. Bogens bildet einen kurzen Sproß des 3. Die Copula zerfällt in die beiden bekannten Abschnitte, von denen der ventrale eine Verlängerung nach hinten, die Anlage des Copulastiels, aufweist. Dorsal sind alle 4 Kiemenbogen untereinander verbunden.

Die histologische Struktur ist fast noch die gleiche wie bei der vorigen Larve. Mit Ausnahme der Copula, die in ihrer Entwicklung nur wenig weiter gekommen ist, sind die Anlagen der Kiemenbogen, hauptsächlich die der Hyalia und der Branchialia I, von spindelförmigen Zellen mit stark abgeplatteten Kernen deutlich umgeben. Sie bestehen aus Zellen, die einen großen, feingekörnten Kern enthalten, und zwischen welchen die Scheidewände noch deutlicher als früher zu unterscheiden sind. Die Anlagen der drei letzten Bogen zeigen im hinteren Abschnitt dasselbe Verhalten, ihre vorderen Enden bestehen noch aus dem indifferenten embryonalen Gewebe, ebenso wie die Copula und die Anlage des Copulastiels.

Dieses Stadium führt uns zu einem weiteren über, das durch die im folgenden Paragraphen beschriebene Larve dargestellt ist.

Triton alpestris, 9 mm lang, 2 Tage alt.

Das Hyobranchialskelett ist hier in der vollen Zahl der Skeletteile angelegt. Die Lage der Kiemenbogen ist aus der früheren transversalen eine schräg nach hinten gerichtete geworden, nähert sich somit derjenigen, die wir in ausgebildeten Larvenstadien vorfinden.

In der histologischen Struktur weisen die einzelnen Skeletteile Verschiedenheiten auf, die mit dem zeitlich variierenden Auftreten der geweblichen Differenzierung zusammenhängen. Im großen und ganzen befinden sich hier die Gewebsmassen auf jener Stufe der Entwicklung, die dem von STRASSER eingeführten Namen „Vorknorpel“ entspricht.

Im Unterschied von den früher beschriebenen Anlagen sind die Zellen noch weiter auseinandergerückt, so daß die protoplasmatische Intercellularsubstanz deutlicher zum Vorschein kommt. Dies bewirkt, daß die Anlagen im Innern bedeutend heller sind als am Umfang, wo die Kerne viel dichter stehen. Infolge der

größeren Differenzierung ist jetzt der Unterschied in der Entwicklung der einzelnen Skeletteile viel ausgesprochener.

Dieser Unterschied tritt gleich in den vordersten Schnitten zum Vorschein. Die Anlage der Copula stellt gemeinsam mit den vorderen Enden der Hypohyalia eine einheitliche breite Platte aus indifferentem Gewebe dar. Aber schon auf den nächsten Schnitten treten in den seitlichen Partien, den Hyalia, deutliche Vorknorpelzellen auf, aus denen der ganze Zungenbeinbogen besteht.

Auch der 1. Kiemenbogen, der hintere Abschnitt des 2. und zum großen Teil der 3. und 4. Bogen sind knorpelig vorgebildet.

Im mittleren Abschnitt der Copula kommen im Innern einige Vorknorpelzellen zum Vorschein, weiter hinten erscheinen keine mehr, dort bleibt das undifferenzierte Gewebe. Ihr median-ventraler Teil mit dem Copulastiel, und der dorsale Abschnitt, der noch sehr kurz ist und kontinuierlich in die beiden Branchialia II übergeht, zeigen noch keine Andeutung der Verknorpelung. Desto bemerkenswerter erscheint das Verhalten des 1. Kiemenbogens, an dem hier schon die später auftretende Gliederung angedeutet ist. An derjenigen Stelle nämlich, an der sich bei älteren Larven das Hypobranchiale I vom Ceratobranchiale I abgliedert, läßt sich eine Gewebsänderung sehen, die darin besteht, daß hier keine Vorknorpelzellen, sondern die ganz indifferenten Bindegewebszellen auftreten. Diese Zwischenschicht geht in das angrenzende Gewebe der schon unterscheidbaren Segmente ganz allmählich über. (Ein Verhalten, das sich übrigens auch bei älteren Larven vorfindet.) An dieser Uebergangsstelle verbindet sich das schon verbreiterte Köpfchen des Ceratobranchiale I medial mit dem 2. Kiemenbogen. Sein Verhalten ist insofern ein abweichendes, als hier sein vorderer Abschnitt, das spätere Hypobranchiale II, noch ganz unverknorpelt ist, während das hintere Segment, das Ceratobranchiale II, schon vollständig vorknorpelig differenziert ist.

Die Ceratobranchialia III und IV bestehen, wie schon oben angedeutet, nur teilweise aus Vorknorpeln, ihre medialen Enden, die noch als Sprosse des 2. und 3. Bogens vorhanden sind, stellen nur Anhäufungen von dichten Kernen dar. Dorsal gehen die hinteren Enden aller 4 Ceratobranchialia ineinander über. Bei

Salamandra atra, 12 mm lang,

deren äußere Formen im Modell I dargestellt sind, sind die Verhältnisse in gewisser Beziehung gegenüber den früher beschriebenen

primitiver, in anderer aber weisen sie eine etwas höhere Entwicklungsstufe auf. Diese gibt sich darin kund, daß das ganze Hyobranchialskelett schon aus einem fast in allen Teilen gleichmäßig entwickelten Vorknorpel aufgebaut ist. STRASSER beschreibt kurz ein gleiches Gewebe mit folgenden Worten: „Zwischen gegeneinander stoßenden Kernen“ „finden sich Membranen überall“ und „die dichtere Substanz bildet durch das ganze Gewebe ein zelltrennendes Alveolenwerk, in den Alveolen selbst liegen die Zellen“. An Stellen, die als etwas älter aufzufassen sind, sind die Zellen größer, die Alveolenstruktur deutlicher, die Anlagen auch deutlicher umschrieben. An manchen Stellen tritt schon ein ganz feiner „hyaliner Saum“ auf, der nach STUDNICKA aus den auf den Umfang der Anlagen sich erstreckenden Zellmembranen entsteht. In der Anlage der Copula sind die Zellen noch ziemlich dichtgestellt, die Kerne größer, die Zellgrenzen aber schon sichtbar; nur ist die Alveolenstruktur noch nicht so deutlich ausgebildet, und die ganze Anlage ist nicht an allen Stellen gleichmäßig umschrieben (Fig. 2, Taf. 4). Von einer Gliederung ist nicht die leiseste Spur zu entdecken, alle Teile gehen einheitlich ununterbrochen ineinander über.

Um einen Schritt weiter führt uns die nun folgende Beschreibung eines:

Triton alpestris, 10 mm lang, 4 Tage alt (Modell II).

Der Prozeß der Verknorpelung ist hier weiter vorgeschritten und zeigt den Vorknorpel auf der Höhe der Entwicklung. Einzig in der Copula schreitet dieser Prozeß nur langsam vorwärts. In den seitlichen Skelettspangen ist die Alveolenstruktur noch schärfer ausgebildet, die Scheidewände haben sich verdickt und verbreitert, so daß sie stellenweise schon in Grundsubstanz übergehen, die sich derjenigen des künftigen Knorpels nähert. Nach STUDNICKA hat eine solche Grundsubstanz „noch nicht die Bedeutung einer Knorpelgrundsubstanz, und das Gewebe, das wir da vor uns haben, ist noch kein wirklicher Knorpel“. Auch der schon früher angeführte hyaline Saum hat eine größere Ausdehnung erlangt und tritt oft an die Stelle der den Umfang bildenden Bindegewebszellen.

Aber außer diesen Vorgängen treten hier noch neue Entwicklungsmomente hinzu. Die schon bei einer jüngeren Larve (Triton 9 mm) angedeutete Segmentierung des 1. Kiemenbogens hat sich hier auf noch andere Skeletteile erstreckt. So ist das noch einheitliche Hyale mit dem der anderen Seite, vor dem oralen

Ende der Copula, durch das indifferente embryonale Gewebe verbunden (Fig. 3, Taf. 4). Dieses Gewebe geht aber ganz allmählich in den Vorknorpel über, seitlich in den der Hyalia, nach hinten in den der Copula. Er unterscheidet sich nur wenig von demjenigen der letzteren, deren dorsaler Teil nur im Innern die typischen Vorknorpelzellen aufweist, am Rande aber noch von denselben dichtgestellten Zellen mit den großen Kernen umgeben ist. Etwas weiter nach hinten werden auch im Innern die Vorknorpelzellen seltener und es treten in überwiegender Mehrzahl die embryonalen Kerne hinzu. Eine ähnliche, aber nur ganz unbedeutende Aenderung im Gewebe zeigt die Uebergangsstelle des dorsalen Copulaabschnittes in die beiden Hypobranchialia II (Fig. 4, Taf. 4). Ebenso verhält sich das Gewebe an der späteren Abgliederungsstelle im 2. Kiemenbogen, was jedoch noch nicht als eine Abgliederung betrachtet werden kann, denn hier, wie auch in der Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Copula, ist dieser Prozeß erst eingeleitet. Am 1. Kiemenbogen ist er schon etwas weiter vorgeschritten, da zwischen den beiden Segmenten schon eine deutlicher zu unterscheidende bindegewebige Zwischenschicht ausgebildet ist (Fig. 5, Taf. 4).

Es bleibt noch zu bemerken, daß der Copulastiel in der Entwicklung etwas nachsteht. Auch zeigt er hier ein Verhalten, das bei mehreren ganz jungen Tieren beobachtet werden konnte. An der Stelle nämlich, wo sich der ventrale Abschnitt der Copula nach hinten in den Copulastiel verlängert, ist die Vorknorpelstruktur undeutlich, und es tritt hier das bekannte undifferenzierte embryonale Gewebe auf. Es wäre also anzunehmen, daß auf einem gewissen Stadium der Copulastiel vorübergehend im Begriffe ist sich von der Copula abzugliedern, was jedoch nicht zustande kommt, da bei älteren Larven durchweg eine homokontinuierliche Verbindung dieser Skeletteile besteht.

Dieser Vorgang könnte auch anders gedeutet werden, und zwar so, daß der Copulastiel unabhängig von der Copula selbstständig verknorpelt und daß der Prozeß der Verknorpelung diese Stelle zuletzt angreift.

Beständiger sind die Verhältnisse bei einer nur wenig älteren Larve von:

Triton alpestris, 13 mm lang, 9 Tage alt.

Der Vorknorpel ist hier in typischen Knorpel umgewandelt und in allen Skeletteilen gleichmäßig ausgebildet. Der Zungen-

beinbogen stellt noch einen einheitlichen Stab dar, ist aber von der Copula bereits abgegliedert. Sein vorderes Ende liegt jedoch der Copula, nur durch das dünne Perichondrium von ihr getrennt, seitlich so dicht an, daß seine Beweglichkeit relativ zu derselben eine nur sehr geringe sein kann. Die Gliederung des 1. Kiemenbogens ist viel deutlicher geworden, die beiden Segmente sind durch eine bindegewebige Zwischenschicht miteinander verbunden. Bei den verschiedenen Exemplaren unterliegt der 2. Kiemenbogen noch Schwankungen in bezug auf seine Gliederung und die Verbindung mit der Copula. In der Regel aber läßt er die beiden Segmente schon unterscheiden; oft ist das hintere Ende des Hypobranchiale II medial mit dem Köpfchen des Ceratobranchiale I knorpelig verschmolzen. Eine deutliche Abgliederung von der Copula war hier nur einmal zu beobachten, in den meisten Fällen besteht diese nur in einer ganz geringen Gewebsänderung, deren Charakter auf p. 25 schon bei einer jüngeren Larve beschrieben wurde. Die Ceratobranchialia II, III und IV sind, wie bekannt, medial untereinander syndesmotisch, distal durch Knorpelkommisuren verbunden.

Da wir damit auf einem Entwicklungsstadium der Larven angelangten, wo die Verhältnisse in ihren wesentlichen Zügen ausgebildet sind und von hier aus die Entwicklung nur allmählich vorwärts schreitet, so werde der Inhalt dieses Abschnittes noch kurz zusammengefaßt und eine Vergleichung seiner wesentlichen Resultate mit den Ergebnissen anderer Forscher vorgenommen.

Zusammenfassung des 1. Teiles.

Die erste Anlage des Hyobranchialskelettes stellt eine ungegliederte Gewebsmasse dar, die aus indifferenten embryonalen Zellen, den Mesenchymzellen, besteht. Dieselben sind anfangs dicht gedrängt und besitzen neben einem sehr großen Kerne nur wenig Protoplasma. Allmählich rücken die Zellen weiter auseinander, werden größer und es entstehen zwischen ihnen Scheidewände, die anfangs sehr dünn sind, später dicker und breiter werden. Gleichzeitig werden auch die Anlagen von dem umschließenden Bindegewebe deutlicher abgegrenzt und von spindelförmigen Zellen mit abgeplatteten Kernen umgeben.

Diese knorpelige Differenzierung erfolgt nicht in allen Teilen des Hyobranchialskelettes gleichzeitig. Zuerst verknorpeln die seitlichen Skelettpartien, zuletzt die mediane Gewebsmasse. Jeder

Bogen verknorpelt selbständig und wird erst später in die einzelnen Segmente zerlegt, indem sich der Vorknorpel oder auch Knorpel an gewissen Stellen, die für die spätere Gliederung vorgebildet sind, lokal in Bindegewebe umwandelt.

Der Prozeß der Verknorpelung fängt jederseits am Zungenbeinbogen an und schreitet medialwärts vor, so daß der Reihe nach zunächst der 1. Kiemenbogen und dann die übrigen verknorpeln. Zuletzt geschieht dies mit der Copula, erst später auch mit dem Copulastiel. Trotzdem daß die Kiemenbogen von vorn nach hinten wachsen, ist der Vorknorpel in den kaudalen Bogen teilen früher ausgebildet als in den vorderen Partien.

Die Gliederung der einzelnen Skeletteile geht mit der geweblichen Differenzierung nicht Hand in Hand und tritt zu den verschiedensten Zeiten auf. Einzelne Skeletteile zerfallen, noch bevor das ganze Kiemenbogenskelett verknorpelt ist, in Abschnitte, andere erst viel später.

STÖHR (1880) gibt für eine 10 mm lange Larve von Triton cristatus, deren Kiemenbogenskelett schon in Knorpel umgewandelt sein soll, an, daß sich der Zungenbeinbogen von der Copula löst zu einer Zeit, wo das übrige Hyobranchialskelett noch ein knorpeliges Kontinuum darstellt. Diese Angabe findet, trotzdem daß das Auftreten der Gliederung zeitlich individuellen Variationen unterliegt, in den Resultaten dieser Arbeit keine Bestätigung. Im Gegenteil geht aus den hier angestellten Untersuchungen an einer großen Zahl von Exemplaren hervor, daß die Segmentierung durchweg am frühesten im Bereiche des 1. Kiemenbogens auftritt, und daß erst dann die Ablösung des Zungenbeinbogens eingeleitet wird. Seine vollständige Abgliederung erfolgt erst viel später, nachdem das ganze Hyobranchialskelett in Knorpel umgewandelt ist. Dann lassen sich auch schon die beiden Segmente des 2. Bogens unterscheiden, worauf gewöhnlich das Ceratobranchiale I mit dem Hypo- oder Ceratobranchiale II eine Verbindung eingeht. Dieselbe kann eine bindegewebige oder auch eine knorpelige Verschmelzung sein. Die Ceratobranchialia III und IV haben zu dieser Zeit ihre Selbständigkeit bereits erlangt. Erst nachdem im Bereiche fast aller Skeletteile die Gliederung aufgetreten ist, erfolgt die Abgliederung der Hypobranchialia II vom kaudalen Ende des dorsalen Copulaabschnittes. Dieser Vorgang tritt während des ganzen Larvenlebens zu den verschiedensten Zeiten auf und besteht oft, sogar bei erwachsenen Larven, in einer nur sehr geringen Umwandlung des Knorpels an der betreffenden

Stelle. Ein ähnliches Verhalten zeigt der Zungenbeinbogen, der sehr lange ein einheitlicher Stab bleibt, von dem sich oft erst in einer späten Periode des Larvenlebens das Hyophyale abgliedert.

Eine Angabe STÖHRS, daß sich die ventralen Enden der Hypobranchialia I in einer frühen Periode von der Copula vorübergehend abgliedern sollen, habe ich bei keinem Exemplar von *Triton alpestris*, auch nicht auf den frühesten Stadien, bestätigt gefunden; die genannten Skeletteile hängen hier miteinander zu allen Zeiten homokontinuierlich knorpelig zusammen.

Dagegen konnte ich bei einigen sehr jungen Larven von *Triton* beobachten, daß am kaudalen Rand der ventralen Platte der Copula — im Uebergang in den Copulastiel — der Vorknorpel eine ähnliche Aenderung zeigt, wie sie sich in anderen Skeletteilen als erste Andeutung einer Gliederung kundgibt. Es wäre also anzunehmen, daß während einer sehr kurzen Zeit der Copulastiel im Begriff ist, sich von der Copula abzugliedern, was jedoch nicht zustande kommt, da sich dieser Vorgang später niemals wiederholt.

Die Entwicklungsvorgänge im Hypobranchialskelett der Salamanderlarven vollziehen sich im allgemeinen in derselben Weise wie bei *Triton*, lassen sich aber nicht wie bei diesem stufenweise verfolgen. Bei *Triton* entsteht die Gliederung in den einzelnen Teilen nur sehr allmählich und kann von den frühesten Stadien an beobachtet werden; bei *Salamandra* werden diese Vorgänge erst auf einer relativ späteren Entwicklungsstufe sichtbar, aber dann in einem fast schon fertigen Zustande, der während des späteren Larvenlebens nur noch geringe Aenderungen erleidet.

Die Beschreibung eines solchen Stadiums, welches schon eine in allen Teilen ausgebildete Gliederung zeigt, aber noch aus Vorknorpel aufgebaut ist, möge hier noch anhangsweise folgen, wobei sich die Schilderung allerdings nur auf die Beobachtung, angestellt an 2 Larven von *Salamandra atra*, die eine 22, die andere 23 mm lang, stützen kann.

Bei diesen zeigte sich das Kiemenbogenskelett noch nicht in Knorpel umgewandelt, es bestand in seiner ganzen Ausdehnung aus einem wohlausgebildeten Vorknorpel. Die Formverhältnisse des Kiemenbogenskelettes gleichen ungefähr denjenigen, die wir bei einer jüngeren Larve (12 mm) gesehen haben, denn alle Visceralbogen waren noch in der früheren transversalen Lage, und bei der jüngeren dieser beiden Larven enden die Ceratobranchialia distal frei, eine Knorpelkommissur ist also noch nicht gebildet.

Die Eigentümlichkeit dieser Skelette beruht darauf, daß die Gliederung im Bereiche aller Skeletteile bereits aufgetreten ist.

Der Zungenbeinbogen ist von der Copula losgelöst und hängt mit ihr durch ein dickes Bindegewebspolster zusammen. Bei der älteren dieser Larven ist auch das Hypohyale vom Ceratohyale abgegliedert und durch eine bindegewebige Zwischenschicht mit ihr verbunden. Der 1. und 2. Kiemenbogen sind gegliedert — der zweite weniger deutlich als der erste — und ihre vorderen Segmente, die Hypobranchialia I und II, sind medial miteinander syndesmotisch verbunden. Das Hypobranchiale II ist im Begriffe, sich von der Copula abzugliedern, und auch der Copulastiel ist kaudal schon gegabelt.

Ausgebildete Larvenstadien.

Die Verhältnisse des ausgebildeten larvalen Hyobranchialskelettes von Salamandra und Triton wurden von GAUPP (1904, 1905) und DRÜNER (1901, 1904) sehr eingehend behandelt, es bleibt mir deshalb zu den Angaben der genannten Forscher nur wenig hinzuzufügen.

In der Lebensperiode, die im folgenden dargestellt werden soll, gestaltet sich der Entwicklungslauf einheitlicher als bei den frühen Embryonalstadien. Die aufeinanderfolgenden Altersstufen weisen in ihrem Aufbau nur unwesentliche Unterschiede auf. Bei Triton kann diese Lebensperiode in zwei Hauptstadien eingeteilt werden: das eine, dessen Vertreter ungefähr 15 mm lang und 20 Tage alt sind, stellt in bezug auf die Gliederung erst eine Vorstufe der vollends ausgebildeten Larve dar; das zweite Stadium, ungefähr 25 mm lang, 8 Wochen alt, befindet sich auf der Höhe der Entwicklung und alle Gestaltungen sind in einem Zustande, der sich bis zum Eintritt der Metamorphose nicht mehr ändert.

Ich werde diese beiden Gruppen zusammenfassend behandeln und der Betrachtung je einen Vertreter zugrunde legen, und zwar zunächst für Triton und dann für Salamandra, für welch' letztere eine solche Einteilung der Entwicklung auf dieser Stufe aus früher schon genannten Gründen¹⁾ nicht zulässig ist.

1) Siehe p. 30.

Triton alpestris, 17 mm, 5 Wochen.

Die Gliederung ist mit Ausnahme des Zungenbeinbogens in allen Abschnitten ausgebildet. Wenn aber hier, wie bei den jüngeren und sogar vielen älteren Tritonlarven, von einer Gliederung gesprochen wird, so darf dies nur in einem rein morphologischen Sinne verstanden werden, denn funktionell kann, glaube ich, diese Art der Verbindung, wie sie in den meisten Fällen auftritt, nur eine beschränkte Leistungsfähigkeit liefern.

Ein Beispiel hierfür gibt zunächst das Hyale. Das vordere Ende dieses noch ungegliederten Knorpelstabes ist mit der Copula durch eine dünne Lage von Bindegewebe fest verbunden; an einigen Stellen ist sein Perichondrium mit dem der Copula sogar verwachsen, so daß der Zungenbeinbogen an dieser Stelle höchstens eine kleine Drehung um seine Achse ausführen kann. Die beiden Kiemenbogen sind gegliedert, aber nur im 1. ist der Knorpel an der Gliederungsstelle in deutliches Bindegewebe umgewandelt. Im 2. Bogen ist diese Gliederung fast durchweg weniger entwickelt. Die hinteren Enden der Hypobranchialia I und II sind hier miteinander knorpelig verschmolzen. Das letztere ist von der Copula durch eine mehr oder weniger verknorpelte Zone abgesetzt. Das Ceratobranchiale III trägt vorn die beiden bindegewebigen Verbindungsflächen für das Ceratobranchiale II und IV, letzteres nur eine solche für das Ceratobranchiale III; doch kommt es auch vor, daß die medialen Köpfchen des II. und III. miteinander knorpelig verschmelzen. Die dorsale Knorpelkommissur ist immer gut ausgebildet.

Eine sehr häufige Abweichung zeigt hier der Copulastiel, dessen kaudales Ende nicht abgerundet, sondern frontal verbreitert ist. Diese kaudale Verbreiterung, oder auch Gabelung, kommt bei Tritonlarven so oft vor, daß sie eigentlich nicht mehr als eine Abweichung betrachtet werden kann. Wenn sie auch nicht die Größe der *Cartilago triangularis* der Salamanderlarven erreicht, so liegt hier trotzdem nur die eine Deutung nahe, in dieser Bildung ein Homologon der genannten *Cartilago triangularis* zu erkennen. Diese Deutung findet ihre Berechtigung noch in dem Umstande, daß zuweilen dieser Teil des Copulastieles auch während der Metamorphose nicht zugrunde geht, sondern als ein dem *Osthyroideum* ähnliches Gebilde erhalten bleiben kann.

Daß sich darüber in den Literaturangaben nirgends eine Erwähnung findet, kann nur einem Uebersehen dieser Tatsache zugeschrieben werden, da sich ja bekanntlich das Fehlen dieser

Bildung als unterscheidendes Merkmal zwischen dem Hyobranchialskelett von Salamandra und Triton angegeben findet.

Triton alpestris, 30 mm lang, ungefähr 8 Wochen alt.

Der Darstellung ist ein Kiemenbogenskelett zugrunde gelegt, dessen Formverhältnisse im Modell III wiedergegeben sind.

Der Zungenbeinbogen ist an der Copula durch ein kleines Bindegewebspolster befestigt, welches ihm eine größere Beweglichkeit verleiht als diejenige ist, die wir bis jetzt gesehen haben (Fig. 6, Taf. 4). Dieses Polster besteht aus sehr großen, dicht gedrängten Kernen, die als kleine Anhäufungen der Copula jederseits anliegen und durch sehr zarte Bindegewebsfasern ihrem lateralen Umfange angeheftet sind. Die Fasern befinden sich nur an der Anheftungsstelle, von der aus sie wie ein Büschel ausstrahlen, das nur die der Copula zunächst gelegenen Kerne erreicht. Die vorderen Enden der Hypohyalia liegen in dem Polster eingebettet, werden aber weiter hinten in ihrer Beweglichkeit etwas beschränkt, da sie noch auf einer kurzen Strecke mit der Copula durch ein dünnes Bindegewebshäutchen zusammenhängen.

Zwischen dem Hypo- und Ceratohyale wie auch zwischen den anderen Segmenten, wo eine bindegewebige Verbindung besteht, zeigt das Bindegewebe überall ein Bild, das demjenigen des embryonalen Vorknorpels sehr ähnlich ist: auch hier die großen, dicht gedrängten Kerne, wenig Protoplasma und im allgemeinen keine Fasern. Diese sind nur an ganz bestimmten Stellen vorhanden, hauptsächlich am Umfang einer Bindegewebsschicht und sind bei Salamandra stärker ausgebildet als bei Triton. Alle solche, aus Knorpel umgewandelte Zwischenschichten werden mit diesem von einem gemeinsamen Perichondrium eingeschlossen.

Da die Visceralbogen nicht in der Längsachse des Tieres liegen, sondern schräg nach außen verlaufen, die Schnitte aber senkrecht zu dieser Achse geführt werden, so erhält man keine richtigen Querschnitte der einzelnen Bogen. Infolgedessen wird eine Bindegewebsschicht, die zwischen 2 knorpelige Segmente eingeschaltet ist, nur in einem kleinen Teile ihrer Fläche getroffen (Fig. 7, Taf. 4). Dieser Umstand erschwert unter anderem auch die Erkenntnis, zwischen welchen Abschnitten des 1. und 2. Bogens die Verbindung stattfindet, da sich die Segmente fast immer an ihrer Gliederungsstelle verbinden (Fig. 9, Taf. 4). So ist auch in den einzelnen Fällen nicht mit Gewißheit zu konstatieren, ob diese Verbindung oberhalb oder unterhalb der trennenden Schicht erfolgt.

Dieselbe kann sich hier außerdem noch in verschiedener Weise kombinieren; das mediale Köpfchen des Ceratobranchiale I kann mit dem des Ceratobranchiale II, oder mit dem Hypobranchiale II, oder auch mit beiden verbunden sein; oder es kann auch die Syndesmose zwischen den hinteren Enden der Hypobranchialia stattfinden. Neben der syndesmotischen Verbindung wird ebenso häufig eine knorpelige Verschmelzung angetroffen.

Eine so deutliche mediale Verbindung zwischen dem Ceratobranchiale I und II, wie sie GAUPP in seinem Modell (Triton taen., 2 cm) darstellt, habe ich nur selten beobachten können, die dominierende Mehrzahl bestätigt die Angabe von DRÜNER, nach der das Ceratobranchiale I mit beiden Segmenten des 2. Kiemenbogens verbunden ist. Die Verbindung des Hypobranchiale II mit der Copula stellt nur eine teilweise Abgliederung dar, denn ihre kaudale Fläche, an die sich die vorderen Enden der Hypobranchialia II ansetzen, zeigt den Knorpel nur wenig modifiziert; in der Achse bleibt er als solcher bestehen und nur vom Umfang her drängt sich das Bindegewebe in Form von zerstreuten Kernen zwischen die verbundenen Teile hinein (Fig. 8, Taf. 4).

Eine solche unvollständige Abgliederung des Hypobranchiale II findet sich im allgemeinen bei Tritonlarven viel häufiger als eine gut ausgebildete Syndesmose.

Hier wäre noch einmal die kaudale Verbreiterung des Copulastiels hervorzuheben, da er außerdem, der einzige unter allen knorpeligen Skeletteilen, von einer dünnen zirkulären Knochenlamelle umgeben ist (Fig. 10, Taf. 4).

Die Angaben von WIEDERSHEIM (1877) und anderen Forschern über die sehr frühe Verknöcherung des Copulastiels bestätigen sich bei einer großen Zahl von Exemplaren nicht, diese kommt zwar in einzelnen Fällen vor, jedenfalls aber erst in einer vorgeschrittenen Larvenperiode.

Damit wäre das Wesentlichste, was bei Triton zu sagen wäre, gesagt.

Bevor ich mich jedoch der Betrachtung entsprechender Stadien beim Salamander zuwende, möchte ich an dieser Stelle über zwei interessante Fälle von Atavismus berichten.

Bei einer 30 mm langen, gut entwickelten Larve von Triton alpestris fand ich ein ziemlich weit ausgebildetes, rudimentäres V. Ceratobranchiale (Fig. 18, Taf. 5). Dieser 5. Kiemenbogen war auf der rechten Seite länger als auf der linken, erreichte aber auch hier nicht die Ausdehnung des Ceratobranchiale IV. Sein mediales

Ende trug lateral die Verbindungsfläche für das Ceratobranchiale IV und setzte sich an dieses in der ganz gleichen Weise an wie das Ceratobranchiale IV an das dritte. Sein hinteres Ende war bedeutend verdickt und vereinigte sich mit dem des vierten in einer kleinen Entfernung vor dessen kaudalem Ende, welches dann, von doppeltem Umfang, distal die bekannte knorpelige Verbindung mit dem Ceratobranchiale III einging.

Eine andere, gleich große Tritonlarve zeigte eine ähnliche Abweichung. Auch hier handelte es sich um ein V. Ceratobranchiale, dessen rudimentäre Natur jedoch viel deutlicher zutage tritt. Dieser kleine Knorpel war nur auf der linken Seite zu sehen, er zeigte sich als medialer Sproß des Ceratobranchiale IV, verlief nach hinten in derselben Richtung wie dieses und endigte frei als dünnes Stäbchen, ohne sich mit ihm zu vereinigen.

Salamandra atra, 25—40 mm.

Das wichtigste Merkmal, welches die Salamander auf diesem Stadium von den Tritonen unterscheidet, ist die besser entwickelte Gliederung, welche den einzelnen Teilen eine erheblich freiere Beweglichkeit gestattet. Diesbezüglich konnte ich mich von der Richtigkeit der DRÜNERSchen Angabe, nach der den Tritonen eine stärkere Ausbildung der Gliederung zukommen soll als den Salamandern, nicht überzeugen.

Die freiere Beweglichkeit tritt hier bei *Salamandra* zunächst in der Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Copula zutage. Es läßt sich dies wahrscheinlich damit erklären, daß der Vorgang der vollständigen Loslösung des Hyale bereits während der Larvenperiode eingeleitet wird, während er bei Triton erst später eintritt. Das von DRÜNER (1901, 1904) angegebene Gelenk zwischen Copula und Hypohyale ist hier wie auch bei Triton nicht vorhanden, was schon von GAUPP (1904, 1905) bestätigt wurde. Das elastische Bindegewebsspolster ist aber kräftiger entwickelt als bei Triton, und seine Gestalt zeigt bei verschiedenen Exemplaren einige Verschiedenheiten.

Bei einer 25 mm langen Larve werden die Hyalia oral von der Copula durch eine breite Bindegewebsschicht verbunden, welche die erstere ventral bandartig umgibt und an die Hypohyalia ansetzt.

Bei einer ungefähr 30 mm langen Larve liegen die Hypohyalia der Copula seitlich an, aber eine Verschmelzung der Perichondrien, wie sie bei Triton oft vorkommt, findet hier nicht statt. Das Bindegewebe erstreckt sich als dicke Schicht zwischen Copula und

Hypohyalia und umwächst die drei Knorpel ringsherum in Gestalt eines Bindegewebshäutchens.

Noch eine dritte Art der syndesmotischen Verbindung kommt hier vor, die aber weniger häufig ist. Die Hypohyalia legen sich in diesem Falle dem dorso-lateralen Umfang der Copula hinter ihrer Spitze an, mit ihr gemeinsam von einer kräftigen Schicht Bindegewebe kapselartig umschlossen. Diese Kapsel besteht aus mehreren konzentrischen Lagen von Bindegewebsfasern mit dicht gestellten, länglichen, stark abgeplatteten Kernen. Sie umgibt dorsal die Copula und die beiden Hypohyalia bis über ihren lateralen Umfang, um dann, allmählich dünner werdend, sich ventral an der Copula anzuheften. Innerhalb dieser fibrösen Hülle befindet sich zwischen den Knorpелеlementen ein lose anastomosierendes Maschenwerk von Bindegewebsfasern, in dem die Kerne regellos zerstreut sind.

Als zweiter Punkt wäre die deutlicher ausgebildete Abgliederung des Hypo- vom Ceratohyale hervorzuheben, welche auch bei jüngeren Larven niemals fehlt (Fig. 11, Taf. 4). Dasselbe trifft zu für die Verbindung des Hypobranchiale II mit der Copula (Fig. 12, Taf. 4). Einen nur halbwegs in Bindegewebe umgewandelten Knorpel, wie es bei Triton so oft vorkommt, habe ich bei Salamandra an dieser Stelle niemals gefunden; von der kaudalen Ansatzfläche des dorsalen Copulaabschnittes sind die vorderen Enden der Hypobranchialia II immer durch eine dicke Bindegewebsschicht abgesetzt. Die medialen Verbindungen der Branchialia sind in der Regel Syndesmosen, doch kommen auch hier Varianten vor. Gewöhnlich verbindet sich das Ceratobranchiale I mit den Hypo- und Ceratobranchialia II. Das Ceratobranchiale IV ist nicht immer vom Ceratobranchiale III abgegliedert, es kann mit dessen medialem Köpfchen knorpelig verschmelzen.

Was die Verbindung des Hypobranchiale I mit der Copula betrifft, so beruht diese in der Regel auf einer homokontinuierlichen knorpeligen Verschmelzung dieser Skeletteile. Die Angabe jedoch, daß „bei Salamandra maculosa schon während der Larvenperiode das Hypobranchiale I vom ventralen Teil der Copula abgegliedert“¹⁾ sei, finde ich trotzdem nicht ganz unberechtigt, da ich bei einer 25 mm und einer 30 mm langen Larve das Hypobranchiale I von der Copula unvollständig abgegliedert fand. Diese beiden, gegenüber der überwiegenden Mehrzahl vereinzelt da-

1) Zitiert nach GAUPP.

stehenden Fälle dürfen zwar nicht verallgemeinert werden, deuten aber jedenfalls darauf hin, daß die Abgliederung des Hypobranchiale I, die erst während der Metamorphose erfolgen soll, schon viel früher auftreten kann.

Auch bei *Salamandra* findet die frühe Verknöcherung des Copulastiels keine Bestätigung. Unter einer großen Zahl von Exemplaren war nur einmal, bei einem 43 mm langen Tiere, welches unmittelbar vor der Metamorphose stand, ein kurzer Abschnitt des Copulastiels von einer feinen, perichondralen Knochenlamelle umgeben, die bis zur kaudalen Gabelung reichte.

Ein merkwürdiges Gebilde zeigte eine 30 mm lange Larve von *Salamandra atra*. Dasselbe bestand aus zwei winzigen Knorpelstäbchen, von denen das vordere seiner Form und Lage nach als ein rudimentäres III. Hypobranchiale zu deuten wäre. Die Bedeutung des zweiten, im kaudalen Abschnitt des Skelettes gelegenen Knorpels ist mir unklar, und auch in der Literatur finde ich keinen analogen Fall. Beide Knorpelstückchen lagen in der Mittellinie zwischen den Kiemenbögen in der Längsachse des Skelettes, und hingen durch einen langen Bindegewebsstrang miteinander zusammen. Der hintere Knorpel befand sich dorsal von der *Cartilago triangularis* und hatte die Form eines kurzen, vorn zugespitzten Stäbchens von länglich-ovalem Querschnitt. Von seinem hinteren Ende erstreckte sich kaudalwärts ein zweiter Bindegewebsstrang, der nur auf einer kurzen Strecke sichtbar war und dann verschwand. Die Form und Größe des vorderen Knorpels war fast die gleiche, nur daß dieser kreisrunden Querschnitt hatte. Er lag in der direkten Verlängerung des dorsalen Copulaabschnittes, zwischen die beiden Hypobranchialia II eingeklemmt und mit diesem und dem genannten Copulateil bindegewebig fest verbunden. Außerdem hing er noch mit dem hinteren Knorpel durch den langen Bindegewebsstrang zusammen (Fig. 13, Taf. 4).

KALLIUS (1901) fand bei einer 50 mm langen Salamanderlarve eine ähnliche Bildung, die er folgendermaßen beschreibt: „An der linken ein kleines spitzes, aus hyalinem Knorpel bestehendes Gebilde, das in der Richtung zur Copula hin verläuft, ohne sie zu erreichen. Diese Spange gehört dem 5. Visceralbogen an, und ist von dem hinteren, kiementragenden Teil deutlich abgegliedert. Da wo oralwärts dieser Knorpel aufhört, ist noch auf eine kleine Strecke hin ein Bindegewebszug nach vorn zu verfolgen, aber nicht bis ganz zur Copula hin. Auf der rechten Seite ist nichts davon zu sehen. Er ist zweifellos als rudimentäres Hypobranchiale (des

5. Bogens) aufzufassen. Es ist ein Vorkommnis, das auf primitivere Verhältnisse hinweist, als wir sie sonst bei den Urodelen zu finden gewohnt sind. Diese wahrscheinlich als Varietät zu deutende Bildung wird von FISCHER bei den Perennibranchiaten auch als rudimentäres Hypobranchiale an derselben Stelle zuweilen gefunden.“

Ueberblickt man das in diesem Kapitel bisher Gesagte, so erkennt man, daß die Larvenentwicklung sich ihrem Ende nähert, die Betrachtung sich also jetzt vornehmlich zuzuwenden hat der:

Metamorphose,

dargestellt durch

Salamandra atra, 43 mm lang.

Die ersten Vorläufer der Metamorphose bilden bei ihr die hinteren Radian, welche schon zu einer Zeit entstehen, wo das übrige Hyobranchialskelett noch vollständig den larvalen Habitus trägt. Ein solches Vorstadium liefert unter anderem auch das im Modell dargestellte Hyobranchialskelett einer 40 mm langen Larve. Auf diesem Stadium wird auch schon der Vorgang der Abgliederung der Hypobranchialia I von der Copula sichtbar, deren frühere homokontinuierliche, knorpelige Verbindung jetzt in eine syndesmatische umgewandelt ist. Der Copulastiel, der schon von der Copula abgegliedert ist, persistiert noch in seiner ganzen Länge, sein vorderes Ende ist mit den Hypobranchialia I seitlich knorpelig verschmolzen. Fast gleichzeitig löst sich das Hypohyale von der Copula vollständig ab, und seine Längsachse stellt sich senkrecht zu derjenigen des Ceratohyale, was schon bei der etwas jüngeren Larve (Modell IV) dargestellt ist. Seine Lage und die lose bindegewebige Verbindung mit dem Ceratohyale deutet auf die nahe bevorstehende vollständige Loslösung auch von diesem Skeletteil, und seine Umwandlung in das vordere Radianpaar. Die hinteren Radian sind schräg nach außen (divergierend) und noch ziemlich weit kaudalwärts gerichtet. Mit der Copula hängen sie homokontinuierlich knorpelig zusammen, doch besteht der Knorpel an dieser Stelle aus etwas kleineren und näher aneinander gerückten Zellen und wird wohl der in der Literatur gebräuchlichen Bezeichnung des „weicheren Knorpels“ entsprechen. Alle übrigen Skeletteile bestehen noch in der vollen Zahl und in ihrer larvalen Ausbildung.

Bei

Salamandra atra, 36 mm lang,

ist das vordere Ende des Hyobranchialskelettes schon vollständig zungenbeinartig umgewandelt, während die weiter hinten gelegenen Teile von den destruktiven und umbildenden Vorgängen noch nicht ergriffen worden sind. Auch ist hier noch keine Andeutung einer Verknöcherung zu sehen.

Die Loslösung des Hypohyale vom Ceratohyale ist schon vollzogen, und damit hat auch das Ceratohyale seine Selbständigkeit erlangt, besitzt aber noch nicht die charakteristische Form eines Cornu hyale.

Dagegen weist die Copula in ihrer Gestalt eine größere Uebereinstimmung mit derjenigen des umgewandelten Tieres auf. Sie stellt einen einheitlichen, ungefähr keulenförmigen Knorpel dar, mit dessen vorderster Spitze, am dorso-lateralen Umfang, die umgewandelten Hypohyalia — vordere Radies — bindegewebig verbunden sind. Ihre vorderen Enden sind schräg nach außen gerichtet und liegen denen des Ceratohyale dorsal ganz dicht auf, mit ihnen sogar bindegewebig fest verbunden.

Die Stellung des hinteren Radiespaares hat sich ebenfalls verändert, sie sind nicht mehr kaudal, sondern oralwärts gekehrt und mit der Copula bindegewebig verbunden.

Ungefähr in ihrem hinteren Drittel verbreitert sich die Copula ein wenig seitwärts und liefert hier die syndesmotischen Verbindungsflächen für die Hypobranchialia I. In der gleichen Weise setzen sich die Hypobranchialia II an ihr kaudales Ende an. Die Verbindungen geschehen hier durch ein Bindegewebe, welches, wie es schon bei einer anderen Gelegenheit beschrieben wurde, dem embryonalen Vorknorpel sehr ähnlich ist. Der Querschnitt einer Verbindungsfläche zeigt die bekannten großen, kugelrunden, dicht gedrängten Kerne, die nur an der Peripherie länglich und abgeplattet sind und hier in feinen, schwer unterscheidbaren Bindegewebsfasern liegen.

Mit Ausnahme des Copulastiels, der schon verschwunden ist, verhält es sich in bezug auf die übrigen Teile genau so wie am Ende des vorhergehenden Stadiums angegeben wurde.

Im Vergleich mit dem eben angeführten zeigt das Skelett bei :

Salamandra atra, 45 mm lang,

außer der weiter kaudalwärts fortschreitenden Umwandlung eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit auf, die darauf beruht, daß die

vorderen Radian nicht wie gewöhnlich dem Ceratohyale dorsal, sondern ventral anliegen. Ihre hinteren Enden hängen mit der Copula nicht zusammen, sie liegen in der nächsten Nähe des dorso-lateralen Umfanges des Zungenbeinkörpers in Bindegewebe eingebettet, wogegen die vorderen Enden mit denen des Ceratohyale durch ein dickes Bindegewebspolster verbunden sind.

Der 1. und 2. Kiemenbogen bestehen noch aus den beiden Segmenten und hängen mit der Copula syndesmotisch zusammen, untereinander aber verbinden sie sich nicht mehr und auch an der dorsalen Knorpelkommissur nimmt das Ceratobranchiale I keinen Anteil mehr.

Die drei letzten Ceratobranchiale bestehen zwar noch in ihrer gewöhnlichen Zahl und Stellung, das Gewebe selbst hat aber schon eine große Zerstörung erlitten. Der Knorpel ist nicht mehr deutlich umschrieben und im Innern fangen die Knorpelkapseln an zu verschwinden, die Kerne werden dichter aneinander geschoben und das Ganze liefert ein undeutliches verschwommenes Bild.

Vollendet zeigt sich die Metamorphose am Hyobranchialskelett mit vollständig zungenbeinartig umgewandelten Skeletteilen auf der folgenden Stufe, dargestellt durch

***Salamandra atra*, 45 mm lang.**

Die Ceratohyalia stellen jetzt die Cornua hyalia dar, deren vordere breite Platten gegeneinander verschoben sind und sich mit ihren Rändern decken, so daß die rechte ventral, die linke dorsal zu liegen kommt.

Die vorderen Radian sind schlanker als die hinteren, ihre oralen Enden reichen nicht ganz bis an die Spitze des Cornu hyale, sondern sind in einer kleinen Entfernung von dieser mit den medialen Rändern bindegewebig fest verwachsen. Die hinteren Enden der Stäbchen liegen seitlich neben der vordersten Spitze des Corpus ossis hyoidei in einem Bindegewebspolster, das außer den dicht gedrängten Kernen eine faserige Grundsubstanz aufweist.

Die hinteren Radian entspringen seitlich, etwas tiefer, mit der Copula durch das gleiche Gewebe verbunden.

Die Cornua branchialia I sind vom Zungenbeinkörper durch eine dünne Lage von Bindegewebe abgesetzt, zwischen dem Corpus und dem Hypobranchiale II besteht ebenfalls eine syndesmotische Verbindung. Das hintere Ende des Hypobranchiale II — Cornu branchiale II — ist mit der medialen Kante des Cornu bran-

chiale I der linken Seite knorpelig verschmolzen, mit dem der rechten Seite nur lose bindegewebig verbunden.

Die Ceratobranchialia II, III und IV, wie auch der Copulastiel sind spurlos verschwunden. Auch hier ist das Os thyreoideum nicht verknöchert.

Um die entsprechenden Vorgänge bei Triton verfolgen zu können, die sich bezüglich der Neubildungen von denen bei den Salamandern geschilderten unterscheiden, mögen die nachfolgenden Vertreter der anderen Gattung angeführt sein.

Triton alpestris, 30 mm lang.

Die ersten Umgestaltungen, die während der Metamorphose am Hyobranchialskelett von Triton auftreten, werden ebenso wie bei Salamandra zuerst an den vordersten Skeletteilen sichtbar. Bevor aber das larvale Kiemenbogenskelett noch irgendeine Umbildung erleidet, treten schon die Anlagen der neugebildeten Teile auf.

Die vorliegende Serie zeigt das Kiemenbogenskelett noch vollständig in seiner larvalen Gestalt. Die einzige Andeutung der bevorstehenden Metamorphose bildet die Anlage des neu auftretenden Bügelknorpels. Dicht hinter der Verbindung des Hypohyale mit der Copula wird an ihrem lateralen Umfang beiderseits eine Verdichtung des die Copula umgebenden Bindegewebes bemerkbar. Diese Gewebsverdichtung sieht jederseits wie ein Büschel von Bindegewebsfasern mit dichten Kernen aus, welche letztere lateral an der Copula entspringen, dorsalwärts ziehen und hier den Knorpel als ein dichtes Fasernetz umschließen.

Von den eigentlichen destruktiven und umbildenden Prozessen ist im Bereiche des ganzen Skelettes noch nichts zu bemerken. Das Hypohyale weist noch seine frühere Verbindung mit der Copula und dem Ceratohyale auf; zwischen der Copula und dem Hypobranchiale I besteht noch eine vollständige, knorpelige Homokontinuität, und auch die anderen Abschnitte sind untereinander wie gewöhnlich syndesmotisch verbunden. Der Copulastiel zeigt keine Verknöcherung, sein kaudales Ende trägt zwei seitliche Zipfel.

Bei

Triton alpestris, 25 mm lang,

wird die weiter fortschreitende Metamorphose in allen Abschnitten des Hyobranchialskelettes bemerkbar. Der Bügelknorpel hat sich

aus der früheren indifferenten Gewebsanhäufung herausgebildet und läßt eine schärfere Form unterscheiden, ohne jedoch seine definitive Gestalt erreicht zu haben. Die seitlichen Stäbchen sind in Knorpel umgewandelt; ihre hinteren verbreiterten Enden sind ventral mit dem seitlichen Umfang der Copula verschmolzen, dorsal verschmelzen sie mit der mittleren verbindenden, auf diesem Stadium noch nicht verknorpelten Spange. An der Verschmelzungsstelle der Stäbchen mit der Copula stellt das Gewebe die bekannte Modifikation des hyalinen Knorpels, den sog. „weiche Knorpel“ dar, der aus kleineren und dichter gestellten Knorpelzellen besteht. Die Knorpelstäbchen liegen noch nicht in der Transversalebene, ihre vorderen Enden sind dorsal- und oralwärts gerichtet.

Von der Ansatzstelle der Bügelstäbchen oralwärts trägt die Copula seitlich die noch persistierenden Hypohyalia. Diese sind von dem Ceratohyale schon losgelöst und mit der Copula inniger als früher verbunden, an der sie wie zwei nach außen vorragende Zipfel aussehen (Fig. 19, Taf. 5).

Das Ceratohyale ist somit selbständig geworden und etwas seitwärts gerückt, besitzt aber noch nicht die breite plattenförmige Gestalt des Cornu hyale.

Das Hypobranchiale I ist von der Copula noch nicht abgegliedert und hängt mit ihr wie im Larvenzustand knorpelig zusammen.

Die Copula ist erst im Begriff, die Gestalt des späteren Zungenbeinkörpers anzunehmen. Ihr ventraler plattenförmiger Abschnitt ist in der Rückbildung begriffen, und die Aushöhlung zwischen den beiden Abschnitten ist nicht mehr zu sehen. Beide stellen jetzt gemeinsam eine dicke Keule dar, die auf dem Querschnitt die Form eines Dreieckes mit abgerundeten Ecken hat, dessen Basis ventral und die Spitze dorsal liegt. Dieses Dreieck zerfällt auf weiteren Schnitten in 3 Teile; die ventralen gehen homokontinuierlich in die Hypobranchialia I über, der dorsale stäbchenförmige Abschnitt ist etwas länger und trägt an seinem kaudalen Ende die benachbarten Ansatzflächen für die Hypobranchialia II, von diesen durch eine bindegewebige Zwischenschicht begrenzt.

Der Copulastiel ist bis auf einen kleinen Rest verschwunden; dieser stellt ein minimales Knorpelstäbchen, das nur auf wenigen Schnitten auftritt, dar.

Der 1. Kiemenbogen besteht aus dem Hypo- und Ceratobranchiale I, welches mit dem Hypobranchiale II bindegewebig

verschmilzt. Das Ceratobranchiale II stellt nur noch einen winzigen Rest dar, ein rudimentäres Stäbchen, das sich zwar noch von dem Hypobranchiale II in der gewöhnlichen Weise abgliedert, aber bald hinter dieser Stelle frei endigt.

Von dem Ceratobranchiale III und IV ist nichts mehr zu sehen.

Im Bereiche des ganzen Hyobranchialskelettes ist an keinem Skelettabschnitt eine Verknöcherung aufgetreten.

Ein wenig weiter über das durch den eben beschriebenen Triton dargestellte Stadium führt uns

Triton alpestris, 27 mm lang.

Die Hypohyalia existieren noch in der vorhin beschriebenen Lage, sind aber bedeutend kleiner geworden und mit der Copula durch eine Bindegewebsschicht verbunden. Hinter ihnen setzen sich die beiden Bügelstäbchen an, mit der Copula durch weichen Knorpel verschmolzen. Ihre Lage ist jetzt eine mehr horizontale und die vorderen Enden sind weiter lateralwärts auseinander gerückt. Die dorsale verbindende Spange ist ebenfalls verknorpelt und mit den Stäbchen seitlich verschmolzen.

Jetzt sind auch schon die Hypobranchialia I von der Copula abgegliedert und mit ihr syndesmotisch verbunden.

Ihr Copulastiel ist auch hier nur teilweise verschwunden, indem wie bei dem vorigen Tier, in der Mittellinie zwischen den Hypobranchialia I während einiger Schnitte ein kleines Knorpelstäbchen auftritt, das kaudal etwas verbreitert ist. Die Verbindungsfläche des Hypobranchiale I mit dem Ceratobranchiale I ist größer und stärker ausgebildet als im Larvenzustand. Die Verbindung erfolgt durch eine Syndesmose, wie auch diejenige des Ceratobranchiale I mit dem distalen Ende des Hypobranchiale II. Die Ceratobranchialia II, III und IV sind spurlos verschwunden.

Die Metamorphose, auch noch nicht vollständig abgelaufen, zeigt uns

Triton alpestris, 30 mm lang.

Das Hypohyale ist dem Verschwinden nahe und stellt nur noch zwei seitliche bindegewebige Leisten dar. Die Seitenstäbchen sind in die Transversalebene verlagert, ihre vorderen Enden aber noch dorsalwärts gerichtet.

Der Zungenbeinkörper bewahrt noch seine plumpe Gestalt und läßt von der Schlankheit dieses Skeletteiles im ausgebildeten Zustand nichts sehen. Der Copulastiel ist vollends verschwunden.

Der weitere Fortschritt gibt sich hier auch darin kund, daß die Gliederungsstellen deutlich markiert sind, und somit auch die Skeletteile beweglicher untereinander verbunden.

Die weiteren Vorgänge, die sich am Zungenbeinskelett von Triton noch vor endgültigem Abschlusse der Metamorphose, teilweise auch noch später vollziehen, betreffen hauptsächlich die Verknöcherung der verschiedenen Skeletteile, die ich leider nicht habe weiter verfolgen können. Doch scheint mir dies aus leicht einzusehenden Gründen für die vorliegende Arbeit nicht von maßgebender Bedeutung, so daß damit die Vorführung von Beispielen als abgeschlossen betrachtet werden darf.

Analog wie am Schlusse des ersten Teiles dieses Kapitels sollen auch hier noch die wichtigsten Resultate dieses eben zu Ende gebrachten Teiles zusammengefaßt und die entsprechende Bezugnahme auf anderweitige Beobachtungen gegeben werden.

Zusammenfassung des 2. Teiles.

Die Gestaltung des larvalen Hyobranchialskelettes in das definitive Zungenbein beruht auf Rückbildungs- und Neubildungsprozessen.

Die Metamorphose beginnt am vorderen Ende des Hyobranchialskelettes und hier werden zuerst die neu auftretenden Skeletteile gebildet, während die Reduktion in den hinteren Partien des Kiemenbogenskelettes sich erst nach jenem vollzieht.

Als Vorläufer der Metamorphose werden schon bei älteren Larven von Salamandra die Anlage der hinteren Radian, bei Triton die des Bügelknorpels bemerkbar. Diese Anlagen entstehen lateral, jederseits neben der Copula, hinter ihrer Verbindung mit den Hypohyalia als Anhäufungen von fibrösem Gewebe und wandeln sich später in Knorpel um. Bei Salamandra sind die hinteren Radian anfangs quer gestellt und legen sich später schräg oralwärts um, ihre freien Enden divergieren lateral und stoßen, so weit meine Beobachtungen reichen, niemals aneinander, wie KALLIUS behauptet. Die hinteren Enden verschmelzen mit der Copula knorpelig oder bindegewebig.

Bei Triton sind die seitlichen Stäbchen des Bügelknorpels anfangs vertikal gestellt und kommen erst später in die Transversalebene zu liegen. Ihre medialen Wurzeln verschmelzen ventral mit der Copula, dorsal mit der verbindenden Spange, die selbständig und erst sekundär verknorpelt.

KALLIUS (1901) behauptet, daß die „ventralen Wurzeln des Processus“ mit der Copula bindegewebig verbunden sind, bei den hier untersuchten Exemplaren waren die genannten Teile einheitlich knorpelig verwachsen, zuweilen war der Knorpel nur an der Verwachungsstelle etwas modifiziert.

Und weiter findet KALLIUS bei einem Triton median von der Knorpelspange „ein Knorpelstäbchen, das oralwärts reicht und auch vollkommen isoliert von der Copula liegt. Dies setzt sich weiter oralwärts in einen Bindegewebsstrang fort, der nach kurzer Zeit wieder in ein Knorpelstückchen, das bis an das vordere Ende der Copula reicht“, übergeht. Diese Bildung wurde schon von DRÜNER (1901, 1904) und von GAUPP (1904, 1905) bei Triton cristatus und Triton taeniatus vermißt, bei Triton alpestris ist sie ebenfalls nicht nachzuweisen.

Zu gleicher Zeit mit der Entstehung des Bügelknorpels wird bei Triton die Loslösung des Hypohyale vom Ceratohyale eingeleitet. Ein ähnlicher Vorgang, wie wir ihn bei der Larve beobachtet haben, erfolgt hier in entgegengesetzter Richtung. In den Anfangsstadien der Entwicklung bildet das Hypohyale mit der Copula und dem Ceratohyale ein knorpeliges Kontinuum und differenziert sich später nur vorübergehend als selbständiger Knorpel, indem es sich von der Copula und vom Ceratohyale — von dem letzteren oft nur unvollständig — abgliedert.

Mit der fortschreitenden Metamorphose löst sich das Hypohyale vom Ceratohyale und verliert schließlich diesen Zusammenhang vollständig. Mit der Copula aber verbindet es sich inniger, bis es mit ihr knorpelig oder bindegewebig fest verschmilzt und nur kleine seitliche Auswüchse bildet, die sich dann in Bindegewebe umwandeln und allmählich verschwinden.

KALLIUS fand bei einem Exemplar an der Spitze des Ceratohyale ein kleines isoliertes Knorpelstückchen, das ohne Verbindung mit der Copula durch einen Bindegewebsstrang mit dem medialen Ende des Ceratohyale verbunden war. „Dadurch ist unzweifelhaft erwiesen“, schreibt KALLIUS, „daß wir hier das sehr rudimentär gewordene Hypohyale vor uns haben, das die Verbindung mit der Copula verloren, die mit dem Ceratohyale noch erkennen läßt.“

Diese, mit den gewöhnlich hier vorkommenden Verhältnissen nicht übereinstimmende Deutung wurde von GAUPP und von DRÜNER abgelehnt, und auch ich habe auf keinem Stadium der Metamorphose ein Hypohyale gefunden, das, von der Copula losgelöst, mit dem Ceratohyale noch eine Verbindung bewahrt hätte.

Salamandra weicht in dieser Beziehung von Triton ab. Hier verschwinden die Hypohyalia niemals. Bei Beginn der Metamorphose nehmen sie dem Ceratohyale gegenüber eine winkelige Stellung an und geben die Verbindung mit dem Ceratohyale später gänzlich auf. Dabei verändert sich ihre Gestalt und auch die Lage zur Copula, mit der sie knorpelig oder bindegewebig verwachsen und von da an das vordere Radienpaar repräsentieren.

Die größere Bedeutung der Hypohyalia des Salamanders für die späteren Umgestaltungen gibt sich schon in der Larvenperiode darin kund, daß ihre Größe diejenige der Hypohyalia von Triton beträchtlich übersteigt. Auch ist ihre Abgliederung von der Copula und vom Ceratohyale bei Salamanderlarven vollständiger als bei Triton und die Loslösung vom Ceratohyale erfolgt hier früher. Die definitive Umgestaltung tritt aber erst dann auf, wenn das hintere Radienpaar schon gebildet ist. Dann hat auch das Ceratohyale seine Selbständigkeit erlangt und seine Form wird allmählich in diejenige des Cornu hyale umgebildet.

Zur Zeit, wo sich diese Prozesse vollziehen, gliedert sich gewöhnlich das Hypobranchiale I von der Copula ab und es tritt an der Abgliederungsstelle eine syndesmotische Verbindung ein, was auch schon bei älteren Salamanderlarven geschehen kann. Triton behält die homokontinuierliche Verbindung dieser Skeletteile länger als Salamandra, und zuweilen wird eine solche noch in vorgeschrittenen Stadien der Metamorphose angetroffen.

Bei Triton besteht das Cornu branchiale I auch im erwachsenen Zustande aus 2 Segmenten — dem Hypo- und Ceratobranchiale I, deren breite Verbindungsflächen miteinander syndesmotisch zusammenhängen. Bei Salamandra verschmelzen später diese Teile zu einem einheitlichen ungegliederten Stabe. Trotzdem ist aber die Beweglichkeit der hyobranchialen Skeletteile untereinander auch nach der Metamorphose bei Triton kaum eine größere als bei Salamandra.

Nachdem der 1. Branchialbogen von der Copula abgegliedert ist, gibt er auch medial und distal seine Verbindung mit dem 2. Bogen auf und wird selbständig. Bald darauf beginnt die allmähliche Umgestaltung seiner Form und zugleich ändert sich auch seine Lage. Sobald der ventrale Copulaabschnitt zugrunde geht, rücken die vorderen Enden der Cornua branchialia I oralwärts vor und legen sich dem seitlichen Umfang des Zungenbeinkörpers an (bei Salamandra ungefähr in dessen Mitte, bei Triton im hinteren Drittel), mit dem sie bindegewebig verbunden werden.

Am Ceratobranchiale I von Triton und an einer entsprechenden Stelle des Cornu branchiale I von Salamandra befindet sich medial eine kleinere Verbindungsfläche für das dorsale Ende des Hypobranchiale II. Diese Verbindung ist ebensohäufig eine syndesmotische als eine knorpelige Verschmelzung.

Die Hypobranchialia II erleiden während der Metamorphose nur eine geringe Umgestaltung, ihre vorderen Enden bleiben dem kaudalen Ende des Zungenbeinkörpers angefügt und mit ihm bindegewebig mehr oder weniger fest verbunden.

In den hinteren Partien des Hyobranchialskelettes beginnt nach DRÜNER die Zerstörung mit dem II. und III. Ceratobranchiale. Aus den hier angestellten Untersuchungen ergibt sich jedoch, daß die Reduktion mit dem III. und IV. Ceratobranchiale anfängt, da bei einem Triton noch ein rudimentäres II. Ceratobranchiale zu sehen war, während das III. und IV. schon vollends verschwunden waren, wogegen, wie wir früher sahen, in allen anderen Fällen alle drei gleichzeitig verschwinden.

Die Copula bewahrt am längsten ihre larvale Gestalt. Die Rückbildung ihres ventralen, gewölbten Abschnittes beginnt mit dessen kaudalem Teil, wodurch zunächst die, die beiden Abschnitte trennende Aushöhlung verloren geht. Eine Zeitlang persistiert sie noch als ein plumper, ungefähr keulenförmiger Knorpel, der erst später schlanker wird und in die Länge wächst. Bei Salamandra bleibt die Copula auch im erwachsenen Zustande kurz und gedrungen.

Der Copulastiel gliedert sich am Anfang der Metamorphose vom ventralen Copulaabschnitt ab, bleibt aber zunächst mit dem Hypobranchiale I seitlich verschmolzen, später löst er sich auch von diesem ab und wird allmählich resorbiert. Bei Salamandra geht der Copulastiel nur teilweise zugrunde und das hintere gegabelte Ende bleibt als Os thyreoideum erhalten. Bei Triton ist dieses Gebilde nach der Metamorphose zwar seltener, aber auch zuweilen zu beobachten.

Was die Verknöcherung anbetrifft, so war eine solche bei älteren Larven von Salamandra und Triton einigemale am gegabelten Ende des Copulastiels vorhanden. Wo der Copulastiel bei Triton keine kaudale Verbreiterung trägt, unterbleibt auch die Verknöcherung. Auch während der Metamorphose verknöchert das Os thyreoideum nur selten. Alle anderen Skeletteile bleiben während der ganzen Metamorphose knorpelig und zeigen weder

bei Salamandra noch bei Triton die geringste Andeutung einer Ossifikation.

Das zeitliche Auftreten der Metamorphose unterliegt nur geringen Schwankungen. Gewöhnlich ist der Zeitpunkt der höchsten larvalen Ausbildung zugleich auch derjenige der eintretenden Metamorphose, was darauf hinweist, daß das vollständig ausgebildete Larvenstadium für diese Formen seine selbständige Bedeutung verloren hat.

Für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie das stete Interesse an derselben sei meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. LANG an dieser Stelle aufrichtiger Dank ausgesprochen. Danken möchte ich ferner Herrn Prof. Dr. HESCHELER, sowie Frl. Dr. DAIBER für mancherlei fördernde Bemerkungen. Die Anfertigung der Photographien hat Herr Prof. Dr. WETTSTEIN in liebenswürdiger und dankenswerter Weise übernommen.

Literaturverzeichnis.

- 1831 MARTIN-SAINT-ANGE, GASP. JOS., Recherches anatomiques-physiologiques sur les organes transitoires et la métamorphose des Batraciens. Annales des Sciences naturelles, T. XXIV, p. 366—434.
- 1832 GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, ETIENNE, Observations sur la concordance des parties de l'hyoïde dans les quatre classes des animaux vertébrés. Nouvelles Annales du Muséum d'histoire naturelle, T. I, p. 321—356.
- 1832 RATHKE, M. H., Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere, Riga und Dorpat.
- 1835 DUGÈS, ANT., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. Mémoires présentés par divers savants à l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France. Sciences mathématiques et physiques, T. VI, Paris.
- 1837 REICHERT, CARL B., Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphose bei Vögeln und Säugetieren. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medizin, p. 120—222.
- 1838 — Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien, Königsberg.
- 1854 RUSCONI, MAUR., Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre, Paris.
- 1864 FISCHER, J. G., Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen, Hamburg.
- 1875 WIEDERSHEIM, R., Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen, Genua.
- 1877 — Das Kopskelett der Urodelen. Morphol. Jahrb., Bd. III.
- 1877 PARKER, W. K., On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphioxus. Pt. I. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. CLXVII, Pt. 2.
- 1879 STRASSER, H., Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrb., Bd. V, Heft 2.
- 1880 STÖHR, PH., Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXIII, Heft 4.

- 1882 PARKER, W. K., On the morphology of skull in the *Amphioxus* Urodela. Trans. of Linnean Soc. of London, Ser. 2, Vol. II, Zoology Pt. 3 (1879—82).
- 1882 — On the structure and the development of skull in the Urodelous. Trans. of the Zoolog. Soc. of London, Vol. XI, Pt. 6.
- 1887 WALTER, FERD., Das Visceralskelett und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXI, N. F. Bd. XIV.
- 1890 GARNIER, R. v., Geschichtlicher Ueberblick der Lehre über die Kiemenspalten und -bogen. Zoolog. Anz., Bd. XIII.
- 1894 RABL, C., Einiges über Methoden. Zeitschr. f. wissenschaft. Mikroskopie, Bd. XI.
- 1901 KALLIUS, E., Beiträge zur Entwicklung der Zunge. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Anat. Hefte, 1. Abteil., Bd. XVI.
- 1901 DRÜNER, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. I. Teil. Zool. Jahrb., Bd. XV, Heft 3.
- 1903 STUDNICKA, F. K., Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anatom. Hefte, Bd. XXI, 1. Abteil.
- 1904 DRÜNER, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. II. Teil. Zoolog. Jahrb., Bd. XIX, Heft 3 u. 4.
- 1904 GAUPP, ERNST, Das Hyobranchialskelett der Wirbeltiere. Sonderabdruck aus: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. XIV.
- 1905 — Die Entwicklung des Kopfskelettes. HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre, Bd. III, Abteil. 2.
- 1906 SCHAFFER, JOSEPH, Ueber den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. 2. Teil in: Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., Bd. LXXX.
- 1906 PETER, KARL, Die Methoden der Rekonstruktion.
-

Erklärung der Tafeln.

Abkürzungen.

<i>Bind.polst.</i> Bindegewebspolster	<i>Com.term.</i> Commissura terminalis
<i>Br.I</i> Erster Branchialbogen	<i>Corp.</i> Corpus ossis hyoidei
<i>Br.II</i> Zweiter Branchialbogen	<i>Cornu br.I</i> Cornu branchiale I
<i>Bü.kn.</i> Bügelknorpel	<i>Cornu br.II</i> Cornu branchiale II
<i>Bü.sp.</i> Spange des Bügelknorpels	<i>Cornu hy.</i> Cornu hyale
<i>Bü.stäbch.</i> Seitliche Stäbchen desselben	<i>Hy.</i> Hyale
<i>Cart.tr.</i> Cartilago triangularis	<i>Hy.br.I</i> Hypobranchiale I
<i>Ce.br.I</i> Ceratobranchiale I	<i>Hy.br.II</i> Hypobranchiale II
<i>Ce.br.II</i> Ceratobranchiale II	<i>rud.Hy.br.III</i> Rudimentäres Hypobranchiale III
<i>Ce.br.III</i> Ceratobranchiale III	<i>Verb.fl.zw.Cop. u. Hy.br.II</i> Verbindungsfläche zwischen Copula und Hypobranchiale II
<i>Ce.br.IV</i> Ceratobranchiale IV	<i>Hy.hy.</i> Hypohyale
<i>rud.Ce.br.V</i> Rudimentäres Ceratobranchiale V	<i>Os thyr.</i> Os thyreoideum
<i>Ce.hy.</i> Ceratohyale	<i>R.ant.</i> Radius anterior
<i>Cop.</i> Copula	<i>R.post.</i> Radius posterior
<i>Cop.st.</i> Copulastiel	<i>Zung.körp.</i> Zungenbeinkörper.
<i>v.Cop.</i> ventraler Copulaabschnitt	
<i>d.Cop.</i> dorsaler Copulaabschnitt	

Alle Photographien auf die Hälfte verkleinert. a) Ventralansicht, b) Dorsalansicht.

Tafel 1.

Fig. 1. *Salamandra atra*, 12 mm lang; modelliert bei 115-facher Vergrößerung, Höhe des Modells 8 cm.

Fig. 2. *Salamandra atra*, 40 mm lang; modelliert bei 50-facher Vergrößerung, Modell 13 cm hoch.

Tafel 2.

Fig. 3. *Triton alpestris*, 10 mm lang, 4 Tage alt; modelliert bei 150-facher Vergrößerung, Höhe des Modells 10 cm.

Fig. 4. *Triton alpestris*, 30 mm lang, ungefähr 8 Wochen alt; modelliert bei 50-facher Vergrößerung, Höhe des Modells 10 cm.

Tafel 3.

Fig. 5. *Triton alpestris*, 30 mm lang (während der Metamorphose); modelliert bei 80-facher Vergrößerung, Höhe des Modells 12 cm.

Fig. 6. *Salamandra atra*, 40 mm lang (während der Metamorphose); modelliert bei 50-facher Vergrößerung, Modell 13 cm hoch.

Tafel 4.

Fig. 1. Querschnitt durch das vordere Ende des 2. Kiemenbogens einer 7 mm langen Larve von *Salamandra atra*. Vergrößerung ungefähr 500mal.

Fig. 2. Querschnitt durch die Copula und das vordere Ende des Hypobranchiale I einer 12 mm langen Salamanderlarve. Vergrößerung ungefähr 300mal.

Fig. 3. Der Querschnitt zeigt das vordere Ende des Zungenbeinbogens und seine Verbindung mit der Copula. *Triton alpestris*, 10 mm lang. Vergrößerung 213mal.

Fig. 4. Der Querschnitt zeigt den ventralen Copulaabschnitt, seinen Uebergang in das Hypobranchiale I und die Verbindung der Hypobranchialia II mit dem kaudalen Ende des dorsalen Copulaabschnittes eines *Triton alpestris*, 10 mm lang. Vergrößerung ungefähr 300mal.

Fig. 5. Der Querschnitt zeigt den Uebergang des Hypobranchiale I in das Ceratobranchiale I und das hintere Ende des Hypobranchiale II eines *Triton alpestris*, 10 mm lang. Umriß bei 50-facher, Details bei 115-facher Vergrößerung.

Fig. 6. Querschnitt durch das vordere Ende des Hypohyale und seine bindegewebige Verbindung mit der Copula eines *Triton alpestris*, 30 mm lang. Vergrößerung 150—180mal.

Fig. 7. Der Querschnitt zeigt die teilweise bindegewebig umgewandelte Trennungsschicht zwischen Hypohyale und Ceratohyale bei derselben Larve.

Fig. 8. Querschnitt durch die kaudale Ansatzfläche des dorsalen Copulaabschnittes für die vorderen Enden der Hypobranchialia II. Dasselbe Tier. Vergrößerung 150mal.

Fig. 9. Der Querschnitt ist durch die mittlere Region des Kiemenbogenskelettes desselben Tieres geführt und zeigt die Verbindung des Ceratobranchiale I mit dem Hypobranchiale I.

Fig. 10. Querschnitt durch das hintere verbreiterte Ende des Copulastiels, von einer feinen Knochenlamelle umgeben. *Triton alpestris*, 30 mm lang.

Fig. 11. Querschnitt durch die syndesmotische Verbindungsfläche zwischen Hypohyale und Ceratohyale, und die Verbindung der hinteren Radien mit der Copula. *Salamandra atra*, 40 mm lang. Vergrößerung ungefähr 60 mal.

Fig. 12. Ein Teil des Querschnittes durch die kaudale Ansatzfläche des dorsalen Copulaabschnittes für die Hypobranchialia II. *Salamandra atra*, 40 mm lang.

Fig. 13. Der Querschnitt zeigt zwischen den beiden Hypobranchialia II das rudimentäre Hypobranchiale III, die vorderen Enden der Hypobranchialia I und den Anfangsteil des Copulastiels bei einer 30 mm langen *Salamandra atra*.

Tafel 5.

Fig. 14. Querschnitt durch die hinteren Radien und die vorderen Enden der Cornua hyalia einer 40 mm langen *Salamandra atra* während der Umwandlung.

Fig. 15. Der Querschnitt zeigt den Zungenbeinkörper, die vorderen Enden der Cornua branchialia I (Hypobranchialia I) und ihre bindegewebige Verbindung mit diesem; seitlich die breiten Platten der Cornua hyalia. Dasselbe Tier.

Fig. 16. Der Querschnitt zeigt das kaudale Ende des Zungenbeinkörpers und daneben die vorderen Enden der Hypobranchialia II in Bindegewebe eingebettet. Ventral der mittlere Abschnitt des Hypobranchiale I und seitlich das Cornu hyale. Dasselbe Tier.

Fig. 17. Der Querschnitt ist durch das hintere Drittel des Zungenbeines dieses Tieres geführt und zeigt die Verbindungsfläche des Ceratobranchiale I für das Hypobranchiale I teilweise in Bindegewebe umgewandelt. Neben diesen das hintere Ende des Hypobranchiale II. Weiter lateral das Cornu hyale, und ventral der Copulastiel vor der Cartilago triangularis.

Fig. 18. Der Querschnitt zeigt neben den 4 Ceratobranchialia das rudimentäre Ceratobranchiale V eines 30 mm langen *Triton alpestris*.

Fig. 19. Querschnitt durch das vordere Ende des Zungenbeinkörpers, *Triton alpestris*, 30 mm Länge, während der Metamorphose. Der im Modell V dargestellte vordere Rand des ventralen Copulaabschnittes zeigt das Gewebe in Rückbildung begriffen und trägt seitlich die Reste der Hypohyalia. Dorsal ist die noch nicht verknorpelte mittlere Spange des Bügelknorpels mit den Stäbchen zu sehen. Vergrößerung der Umrisse 80 mal, der Details 115 mal.

Tafel 6.

Fig. 20. Querschnitt durch das hintere Ende des Zungenbeinkörpers und seine Verbindung mit dem vorderen Ende des Cornu branchiale I (Hypobranchiale I). Dasselbe Tier. Vergrößerung 150 mal.

Fig. 21. Querschnitt durch die kaudale Ansatzfläche des Zungenbeinkörpers für die Hyobranchialia II. Vergrößerung 213 mal. Dasselbe Tier.

Fig. 22. Der Querschnitt durch das hintere Drittel dieses Skelettes zeigt die Verbindung des hinteren Endes des Hypobranchiale II mit dem vorderen Ende des Ceratobranchiale I.

Fig. 23 zeigt dieselbe Verbindung auf der linken Seite und etwas weiter hinten. Vergrößerung 115 mal.

Fig. 24. Der Querschnitt durch das hintere Ende des Zungenbeines dieses Tieres. Er zeigt die kaudale Gabelung des Restes des Copulastiels (Modell V). Vergrößerung 80 mal.

Fig. 25. Diese Gabelung ist auf 6 aufeinander folgenden Querschnitten dargestellt.

Fig. 1. a.

Fig. 1. b.

Fig. 2. a.

Fig. 2. b.

Fig. 1. a.

Fig. 1. b.

Fig. 2. a.

Fig. 2. b.

Fig. 3. a.

Fig. 3. b.

Fig. 4. a.

Fig. 4. b.

Fig. 3. a.

Fig. 4. a.

Fig. 3. b.

Fig. 4. b.

Fig. 5. a.

Fig. 5. b.

Fig. 6. a.

Fig. 6. b.

Fig. 5. a.

Fig. 6. a.

Fig. 5. b.

Fig. 6. b.

Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 7.

Fig. 5.

verb fl. zw. Cap. u. Hy. br. II.

Fig. 8.

Cap. st.

Fig. 9.

d. Cop.

Fig. 2.

Fig. 6.

Hy. br. I.

ventr. Co

Hy. br. II.

Fig. 10.

Fig. 4.

r. I. Verb. zw. Cop. u. Hy. br. II.

Fig. 12.

ce. hy.

Fig. 11.

Fig. 13.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

Verb. zw. Cop. u. Hy. br. II.

Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 20.

Verb. zw. Cop. u. Hy. br. II.

Fig. 21.

Fig. 23.

Fig. 22.

Fig. 24.

Fig. 25.

QL Tarapani, Helena.
668 Zur Entwicklungs-
C2T17 geschichte des Hyobran-
Rept. chialskelettes von Sala-
mandra atra Laur. und
Triton alpestris Laur.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 00357204 7

nhrept QL668.C2T17

Zur Entwicklungsgeschichte des Hyobranc