Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Herausgeber: Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

Band: 57 (1967-1968)

Heft: 1

Artikel: Beiträge zur Morphologie und Embryogenese des Brustschulterapparates von Hemidactylus (Lacertilia, Gekkonidae)

Autor: Ampalathinkel, Bellarmina

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308431

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Beiträge zur Morphologie und Embryogenese des Brustschulterapparates von Hemidactylus *(Lacertilia, Gekkonidae)*

von Bellarmina Ampalathinkel
Zoologisches Institut der Universität Freiburg, Schweiz

1. Historischer Überblick

Studiert man die bisher erschienene Literatur, so wird deutlich, daß die *Scapula* und das *Coracoid* bei den Lacertilia stets als einheitliche Anlage entstehen (natürlich für jede Körperseite separat). Götte (1877) nennt diese Anlage «*Scapulocoracoideum*», Fürbringer (1900) «*primärer Schultergürtel*».

Auseinanderweichende Meinungen bestehen bei den einzelnen Autoren darin, inwieweit die zentrale Schultergürtelanlage auch an der Bildung des Schlüsselbeins, des Brustbeins und des sogenannten «Episternums» beteiligt ist.

Wohl nur Götte behauptet eine direkte Verknöcherung eines knorpelig vorgebildeten Fortsatzes am Vorderrande des Scapulocoracoideums zur *Clavicula*. Alle übrigen Autoren finden, daß die Clavicula ein mehr oder minder selbstständig entstehender Deckknochen ist (Gegenbaur, 1898; Fürbringer, 1900; Schauinsland, 1900; Wiedersheim, 1906; Bogoljubsky, 1914; Juhn, 1923; Portmann, 1965). Nach Wiedersheim handelt es sich dabei den Anuren gegenüber um eine «Emanzipation der Clavicula vom Procoracoid» [1].

[1] Ob sich das Procoracoid der Reptilien und der Anuren wirklich nicht homologisieren läßt, wie es die Ansicht von Fuchs (1927) ist, sei dahingestellt. Jedenfalls hat sich der Fuchssche Ausdruck «Paracoracoid» für das Reptilienprocoracoid nicht durchgesetzt.

GEGENBAUR stellt ihre erste Anlage als eine knöcherne, erst allmählich sich zu einer Röhre schließende Rinne dar. In diesem Verhalten soll sich ein Rest des bei Amphibien vorhandenen Zustandes, den die Clavicula dort in der Anlagerung an den Procoracoidknorpel besitzt, zeigen.

NAUCK (1938) erkennt bei rezenten Lacertilia überhaupt keine Clavicula an und nennt den Deckknochen *Thoracale*, da er als Clavicula nur einen Mischknochen aus Thoracale (Deckknochen) + Procoracoid (Ersatzknochen) ansieht.

Das sogenannte «*Episternum*» oder die «*Interclavicula*» wird von allen Autoren als reiner Hautknochen anerkannt mit Ausnahme wiederum von GÖTTE, der hierbei von «im Zusammenhang mit der übrigen Schultergürtelanlage sich entwickelnden, rückwärtsgebogenen medialen Verlängerungen der Schlüsselbeine» spricht, welche «wahrscheinlich knorpelig vorgebildet sind».

GÖTTE dürfte unrecht haben, da es sich hierbei wohl um den ehemaligen Brustpanzer der Stegocephala handelt, der ventral des Sternums liegt und der auch bei rezenten Reptilien in reduzierter Form noch vorhanden ist, wobei er eine sehr unterschiedliche Konfiguration aufweist: Wir finden ihn z. B. im Entoplastron der Schildkröten als dreieckiges Gebilde wieder; bei den Crocodilia ist er stabförmig, bei Sphenodon T-förmig und bei den Lacertilia rhombisch, kreuzförmig oder stabförmig geworden.

Unterschiedlicher Meinung sind die außer GÖTTE erwähnten Autoren nur darin, ob die Anlage des Episternums völlig selbstständig (SCHAUINSLAND, WIEDERSHEIM, JUHN) oder im Zusammenhang mit der Clavicula (sensu FÜRBRINGER et. al., non NAUCK, non PORTMANN) erfolgt (BOGOLJUBSKY, 1914; VAN GELDEREN, 1925). FÜRBRINGER zieht beide Möglichkeiten in Erwägung.

Einen Zusammenhang der Entstehung des *Brustbeins* mit dem Scapulocoracoideum sieht von den erwähnten Autoren nur T. J. PARKER (1890): Nach diesem Autor liegt der Entstehungsort des Brustbeins in den beiden caudalen Enden des Coracoids. Später sollen allerdings auch noch die Rippen an der Sternalbildung beteiligt sein. Rein costal soll das Sternum nach GÖTTE (1877), GEGENBAUR (1898), FÜRBRINGER (1900), SCHAUINSLAND (1900), WIEDERSHEIM (1906), R. HERTWIG (1922) und HOWES and SWINNERTON (1900), völlig selbstständig nach BOGOLJUBSKY (1914), ROMER (1953) und GLADSTONE

and WAKELEY (1931/32) entstehen. VAN GELDEREN läßt nur das «*Prosternum*» autochthon entstehen, das «*Xiphisternum*» costal.

Der Schultergürtel der rezenten Lacertilia ist fast stets von Fenstern (einem oder mehreren) durchbrochen, welche aber in der Regel durch Bindegewebsmembranen (Membranae obturatoriae) verschlossen sind, eventuell sogar durch Knochenlamellen. Ausgehend vom undurchbrochenen Typ des Schultergürtels, wie ihn *Hatteria* (*Sphenodon*) besitzt, können sowohl die Scapula als auch das Coracoid Fenster bekommen: In der Scapula kann man die Fenestra scapularis FÜRBRINGERS = das Fenster Nummer 4 GEGENBAURS finden, zwischen Scapula und Coracoid die Fenestra coracoscapularis (F.) = das Fenster Nummer 3 (G.), im Coracoid wenigstens die Fenestra coracoidea principalis sive anterior (F.) = das Fenster Nummer 1 (G.), eventuell auch noch die Fenestra coracoidea posterior (F.) = das Fenster Nummer 2 (G.). Einen Überblick über die Verhältnisse der Fensterbildung bei ca. 70 Arten der Lacertilia geben CAMP (1923) und FÜRBRINGER (1900).

Außer in der Scapula und im Coracoid können sogar im Episternum und in der Clavicula Fenster auftreten (von W. K. PARKER, 1868, z. B. bei *Hemidactylus* beobachtet).

2. Material und Technik

Material

Das für meine Arbeit notwendige Embryonal-Material, bestehend aus Embryonen von *Hemidactylus* sp., verdanke ich der Liebenswürdigkeit meines hochverehrten, verstorbenen Lehrers, des Herrn Professors Dr. Josef Kälin, ehem. Direktor des Zoologisch-Vergleichend-Anatomischen Institutes der Universität Freiburg in der Schweiz. Er hatte dieses wertvolle Material von Herrn Professor Dr. M. W. Woerdeman, ehem. Professor der Anatomie und Embryologie an der Universität von Amsterdam, bekommen. Die ursprüngliche Herkunft ist Java, wo es von einem Mitarbeiter Professor Woerdemans, Herrn Dr. J. Westenberg, gesammelt wurde.

Neben dem oben angeführten Material habe ich direkt aus meiner Heimat, Kottayam, Kerala, Süd-Indien, mehrere unbestimmte adulte Gekkos aus den *Biotex Laboratories* erhalten. Ein Teil der Tiere wurde in 80%igem Alkohol fixiert, ein anderer in 4%igem Formol. Aus den in Formol fixierten Tieren habe ich Aufhellungspräparate hergestellt, bei den anderen den Brustschulterapparat seziert. Herr Hauptkonservator Dr. Heinz Wermuth aus Ludwigsburg war so zuvorkommend, alle diese Tiere zu bestimmen. Es handelt sich um *Hemidactylus brookii* GRAY und *Gehyra mutilata* (WIEGMANN). Nach Herrn Dr. Wermuth (briefliche Mitteilung) «lassen sich die beiden Arten auf den ersten Blick dadurch trennen, daß *Hemidactylus brookii* große, gekielte und ungefähr in Längsreihen angeordnete Schuppen zwischen den Granulae des Rückens aufweist, während *Gehyra mutilata* eine einförmige Pholidosis aus kleinen Granula-Schuppen zeigt».

Technik

Aus dem schon in Bouin-Gemisch fixierten Embryonal-Material vom Zoologisch-Vergleichend-Anatomischen Institut der Universität Freiburg in der Schweiz stellte ich Schnittserien her, während die adulten Tiere vor allem als Totalpräparate zur Untersuchung gelangten. Das Entkalken war nur für die größten Embryonen nötig und erfolgte nach ROMEIS (1948) §§ 1604–1613.

Die Schnitte wurden teils durch Dreifachfärbung mit Bleu de Lyon, Carmalaun und Bismarckbraun, teils mit Azan (ROMEIS § 1489) gefärbt. Leider muß einschränkend bemerkt werden, daß die erstgenannte Färbung, vermutlich auf Grund der Fixierung, nicht immer hervorragende Untersuchungsresultate ergab.

Resultate:

1. Dreifachfärbung mit Bleu de Lyon, Carmalaun und Bismarckbraun:

Kerne	–	rot
Mesenchym	–	blaßorange
älteres Bindegewebe	–	orange
Knorpel, vor allem Interzellularsubstanz	–	gelborange
Knochen	–	violett–blau

2. Azanfärbung:

Kerne	–	rot
Mesenchym	–	blaßblau
älteres Bindegewebe	–	blau
Osteoid	–	tiefblau
Knorpel, vor allem Interzellularsubstanz	–	blau
Knochen	–	rot

Von einigen Embryonalstadien (B, C, D, F und I) wurden nach der Plattenmodelliermethode von Born-Peter (Peter, 1906) plastische Modelle des Schultergürtels in 140facher Vergrößerung angefertigt. Jeder Schnitt wurde mit einem Zeichenapparat auf 1,4 mm dicken Karton gezeichnet und ausgeschnitten, und die Ausschnitte wurden der Reihenfolge nach aufeinander geklebt. Von diesen Modellen stammen die plastischen Zeichnungen des gesamten Schultergürtels inklusive Sternum des Kapitels 3b.

Nach His' projektiver Konstruktionsmethode wurden auch graphische Rekonstruktionen hergestellt. Wegen näherer Einzelheiten über die Technik dieser Methode verweise ich auf Peter (1906). Ich habe die Teile des Brustschulterapparates jeweils einzeln gezeichnet, d. h. das Scapulocoracoid, das Episternum und das Sternum mit den Rippen. Für das Scapulocoracoid wurden die Rekonstruktionen gleichzeitig zur Veranschaulichung der Verknorpelungs- und Verknöcherungsprozesse benützt.

Die meisten Exemplare von adulten Tieren wurden in toto untersucht: Von den in Formol fixierten wurden zwei Exemplare von *Hemidactylus brookii* Gray und ein Exemplar von *Gehyra mutilata* (Wiegmann) nach der Aufhellungsmethode von R. Keller (1946) und A. F. Bernasconi (1951) behandelt. An den in Alkohol fixierten Tieren wurde die Präparation der Brustschulterapparate vorgenommen, damit diese von beiden Arten verglichen und gezeichnet werden konnten. Durch Behandlung mit Toluidinblau wurden außerdem die knorpeligen Teile selektiv angefärbt.

Nur je ein Adulttier von *Hemidactylus brookii* und *Gehyra mutilata* wurde auch geschnitten, und von dem adulten *Hemidactylus brookii* wurde eine graphische Rekonstruktion des Scapulocoracoids zum Vergleich mit der Embryonalserie angefertigt.

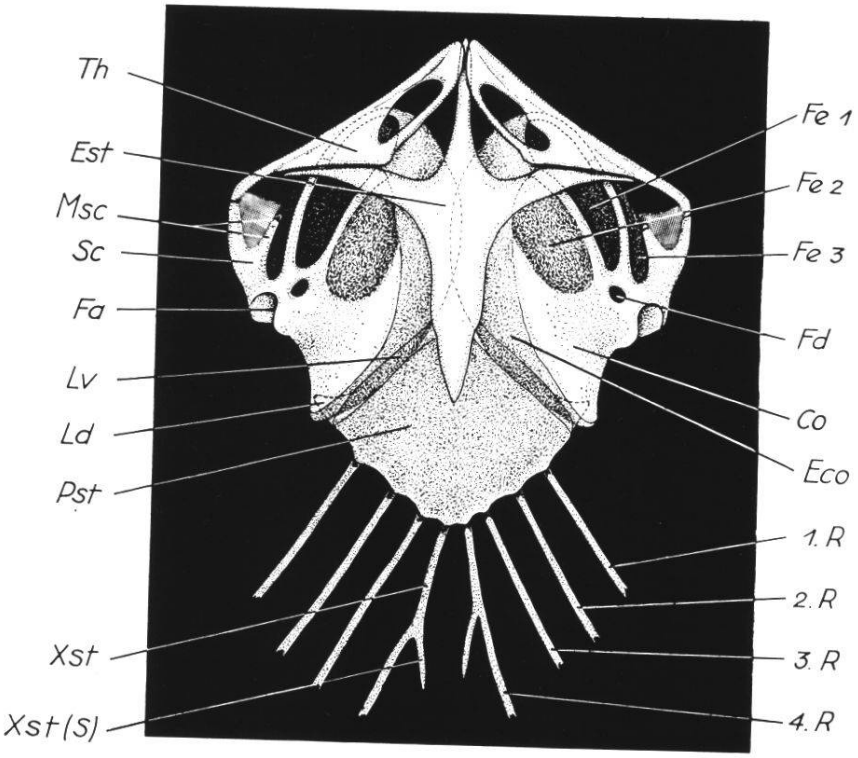


Abb. 1a: Ventrale Ansicht des Brustschulterapparates eines erwachsenen *Hemidactylus brookii* GRAY. Vergrößerung 6,5 ×.

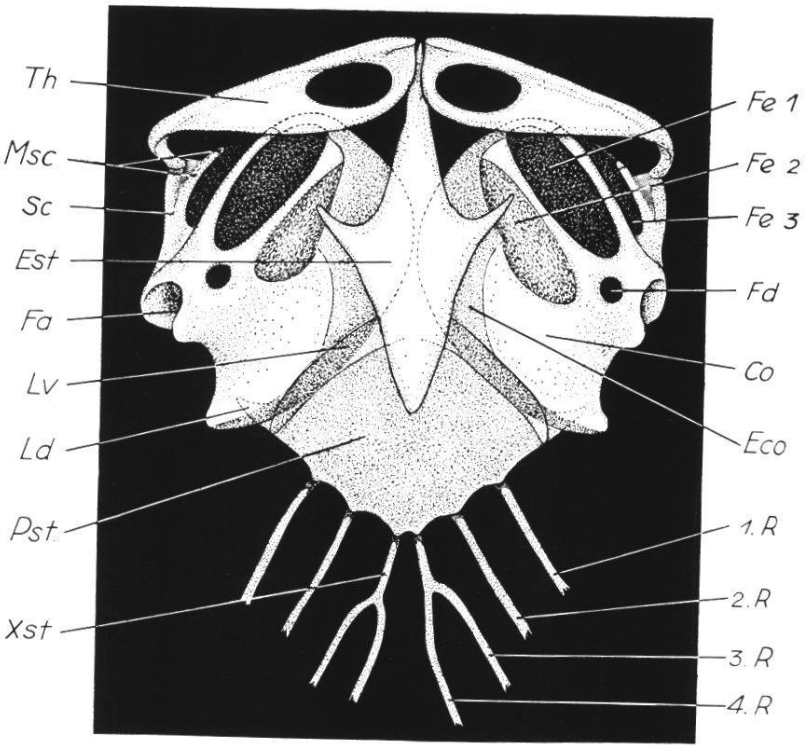


Abb. 2a: Ventrale Ansicht des Brustschulterapparates einer erwachsenen *Gehyra mutilata* (WIEGMANN). Vergrößerung 6,5 ×.

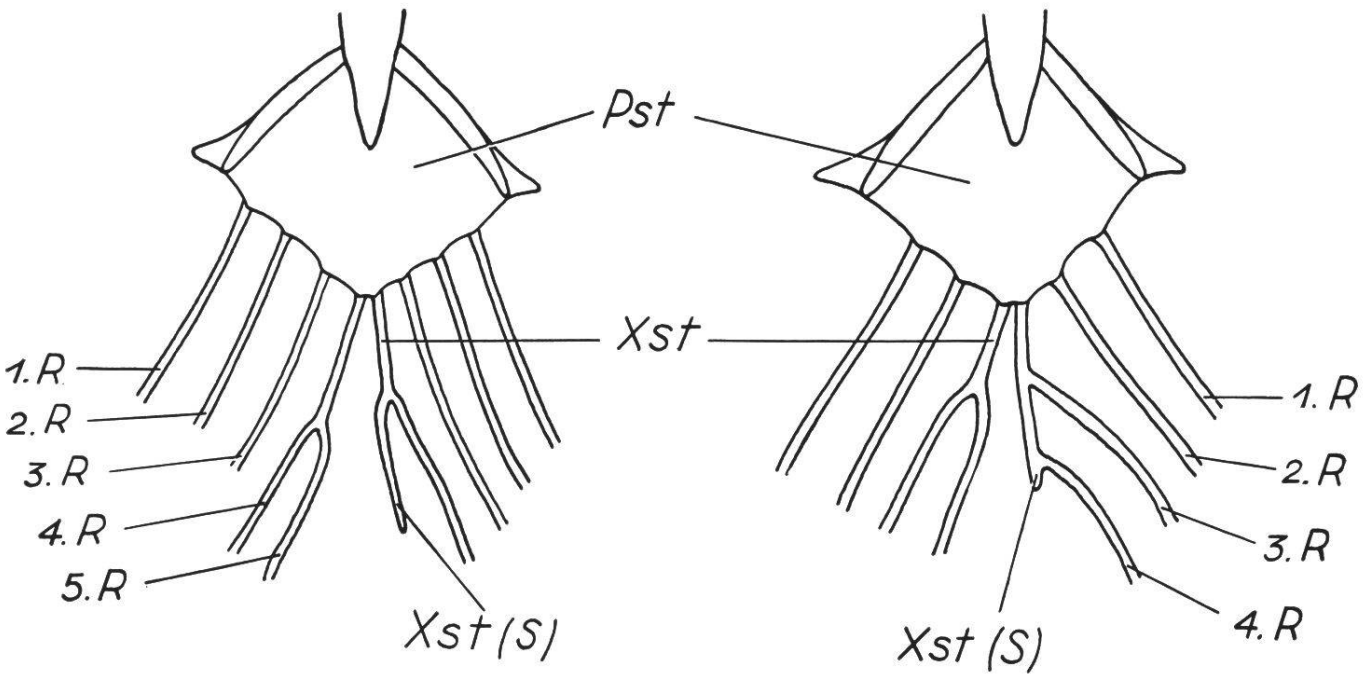
3. Eigene Untersuchungen

a) Untersuchungen am adulten Brustschulterapparat

Der adulte Brustschulterapparat wurde außer bei *Hemidactylus* auch bei *Gehyra* untersucht. Zur allgemeinen Orientierung sei zuerst der Brustschulterapparat eines adulten *Hemidactylus brookii* GRAY und einer adulten *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) in ventraler Ansicht wiedergegeben (Abb. 1a und 2a).

Der Schultergürtel des *Hemidactylus brookii* GRAY (Abb. 1a) besteht auf jeder Seite aus einem dorsalen Scapularabschnitt (*Pars scapularis*) und einem ventralen Coracoidabschnitt (*Pars coracoidea*). Während der Entwicklung differenziert sich die Pars scapularis in einen dorsalen, knorpeligen Teil, die *Suprascapula*, und einen ventralen verknöcherten, die *Scapula*. Beide sind nicht als selbständig angelegte Elemente, sondern als verschiedenartig differenzierte Partien der Pars scapularis aufzufassen. Das dorsale Ende der Suprascapula ist sehr stark verbreitert. Ventro-cranial trägt sie einen *Processus clavicularis* (*Acromion*), an den sich die Clavicula (= das Thoracale) ansetzt. An der Grenze zwischen Scapula und Coracoid liegt die *Semifenestra coracoscapularis* FÜRBRINGERS (= Fenster Nr. 3 GEGENBAURS). Sie ist durch eine Membrana obturatoria verschlosen und wird ventral von einer Coracoidspange, dorsal von der sogenannten Mesoscapula begrenzt.

Das *Coracoid* besteht aus dem cranial liegenden knorpeligen *Procoracoid*, dem medial gelegenen knorpeligen *Epicoracoid* und dem caudal liegenden knöchernen Hauptteil, dem *Coracoid* s. str. In letzterem befindet sich ein großes Fenster, FÜRBRINGERS *Fenestra coracoidea principalis sive anterior* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 1), das vom Procoracoid cranial begrenzt und auch mit einer Membrana obturatoria verschlossen ist. Medial davon zeigt sich FÜRBRINGERS *Fenestra coracoidea posterior* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 2) als eine starke Vertiefung, die durch eine dünne Knochenlamelle geschlossen ist. Seitlich bildet das Coracoid in Verbindung mit der Scapula die Fossa articularis zur Artikulation mit dem Humerus. Das *Foramen diazonale* (Foramen supracoracoideum) liegt am caudalen Rand des Fensters Nummer 1, oder, besser gesagt, zwischen dem Hauptfenster und der Gelenkhöhle für den Humerus. Das Coracoid ist in seinem



1b 2b

Abb. 1b: Sternum eines adulten *Hemidactylus brookii* GRAY von ventral. Abweichendes Verhalten des Rippenansatzes: 5. Rippe rechts mit Xiphisternum verbunden. Vergrößerung 6,5 ×.

Abb. 2b: Sternum einer adulten *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) von ventral. Abweichendes Verhalten des Rippenansatzes: 4. Rippe links vor Ende des Xiphisternums abzweigend. Vergrößerung 6,5 ×.

hinteren Bereich mit dem Sternum gelenkig verbunden, indem es sich zwischen die beiden Labia desselben einfügt. Sein medialer Rand schiebt sich über den Rand des Coracoids der Gegenseite und überschreitet so die Mittellinie (Arcizonie, wobei bei verschiedenen Individuen ein unterschiedliches Verhalten festzustellen ist: manchmal liegt der Rand des linken Coracoids ventral, manchmal dorsal des rechten). In der Jugend wird die Verbindungsstelle von Scapula und Coracoid durch Synchondrose, im Alter durch Synostose gebildet.

Die Abbildungen 3 und 4 zeigen deutlich die Abgrenzungen der verknorpelten und verknöcherten Teile des *Hemidactylus*-Schultergürtels. Außer dem Procoracoid, dem Epicoracoid, dem cranialsten Ende der Mesoscapula und der Suprascapula, welche knorpelig bleiben, sind

alle Teile verknöchert, d. h. das Coracoid s. str., die Scapula und der größte Teil der Mesoscapula. In der Gegend der Fossa articularis findet sich ein Knorpelüberzug. An der Grenze zwischen verknorpelten und verknöcherten Teilen liegt eine schmale Schicht von großblasigem Knorpel.

Die *Clavicula* (das Thoracale) legt sich dorsal der Suprascapula an und ist mit derselben durch Bindegewebe verbunden. Ventral stoßen beide Claviculae zusammen und legen sich unter das Episternum. Jede Clavicula zeigt eine ähnliche winkelige Biegung wie der primäre Schultergürtel (d. h. das Scapulocoracoid). Ihr mediales Ende ist verbreitert und durchlöchert, die laterale Hälfte aber ist schmal.

Das *Episternum* ist sehr gut ausgebildet, und zwar als kreuzförmiges, unpaares Gebilde. Es liegt an der Ventralseite des vorderen Sternumteiles, ragt aber craniad noch beträchtlich über letzteren hinaus, wodurch ihre vordere Partie zwischen die bzw. dorsal der beiden Thoracalia zu liegen kommt. Die relativ langen Queräste des Episternums berühren beinahe die Thoracalia mit ihren cranio-lateralen Spitzen.

Im *Sternum* können zwei Regionen festgestellt werden: *Praesternum* bzw. *Prosternum* (Van Gelderen) bzw. eigentliches Sternum und *Xiphisternum* (Parker, 1868). (Nach der Wellbornschen Terminologie [1933/34] besteht das Sternum s. l. von *Hemidactylus* sogar aus drei Teilen, nämlich aus dem rostral gelegenen unpaaren Praesternum, dem sich caudal anschließenden, hier paarigen Mesosternum, welches bis zum Ansatz der 4. Rippen reicht, und dem zwei freie, hintere Knorpelenden bildenden Xiphisternum.) Das Praesternum stellt eine etwa rhombische Platte dar, deren beide Vorderränder zu aus je einem Labium dorsale und einem Labium ventrale bestehenden *Sulci articulares coracoidei* vertieft sind, mit denen das knorpelige Epicoracoid (sensu stricto, non sensu Romer) artikuliert. Die Knorpelenden der drei ersten Sternalrippen verbinden sich mit dem Praesternum. Die caudal gelegene Partie des Sternums, welche Parker als Xiphisternum bezeichnet (= Wellborns Mesosternum + Xiphisternum), bleibt zeitlebens getrennt, und jede Hälfte gabelt sich caudad. Der äußere Teil geht in die vierte Brustrippe über, der innere ist ein kurzer Stumpf (Wellborns Xiphisternum), welcher normalerweise frei endet. Bei einem Individuum fand ich auf einer Seite fünf Sternalrippen mit dem Brustbein verbunden, wobei der kurze Stumpf der rechten Seite Verbindung mit der fünften Sternalrippe besitzt (Abb. 1b). Auf der

gegenüberliegenden Seite hingegen endet dieser Stumpf wie gewöhnlich frei. Es gibt also innerhalb einer Art individuelle Varietäten, wenn sich auch normalerweise bei *Hemidactylus brookii* GRAY beidseitig vier echte Rippen finden. Drei davon verbinden sich mit dem Praesternum, eine mit dem Xiphisternum.

Als spezifische Besonderheit zeigt das *Episternum* der *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) (Abb. 2a) im Gegensatz zu *Hemidactylus* stets eine Lanzettform mit nur sehr kurzen, nach vorn gerichteten Querästen in der Mitte, und zwar dort, wo die größte Verbreiterung besteht. Die Queräste erreichen nie die Clavicula. Von den Brustrippen verbinden sich die vorderen zwei Paare mit dem Praesternum, das dritte und vierte Paar mit dem Xiphisternum (WELLBORNS Mesosternum). Normalerweise gibt es keine Stümpfe (WELLBORNS Xiphisternum), die frei enden wie bei *Hemidactylus brookii* GRAY. Nur ein von mir untersuchtes Individuum besitzt auf der linken Seite vier Rippen und dazu einen frei endenden Stumpf (Abb. 2b). Obwohl *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) auch sonst noch kleinere Unterschiede aufweist, stimmt doch der Bau ihres Skelettes im großen und ganzen mit dem von *Hemidactylus brookii* GRAY überein. Allerdings erfahren die Elemente ihres Schultergürtels eine kräftigere Ausbildung und haben eine größere Ausdehnung.

Abb. 4: Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids eines adulten *Hemidactylus brookii* GRAY. Pars scapularis in gleiche Ebene mit der Pars coracoidea gebracht. Flächenschnitt durch das Innere zur Darstellung der enchondralen Verknöcherung. Vergrößerung 12,5 ×.

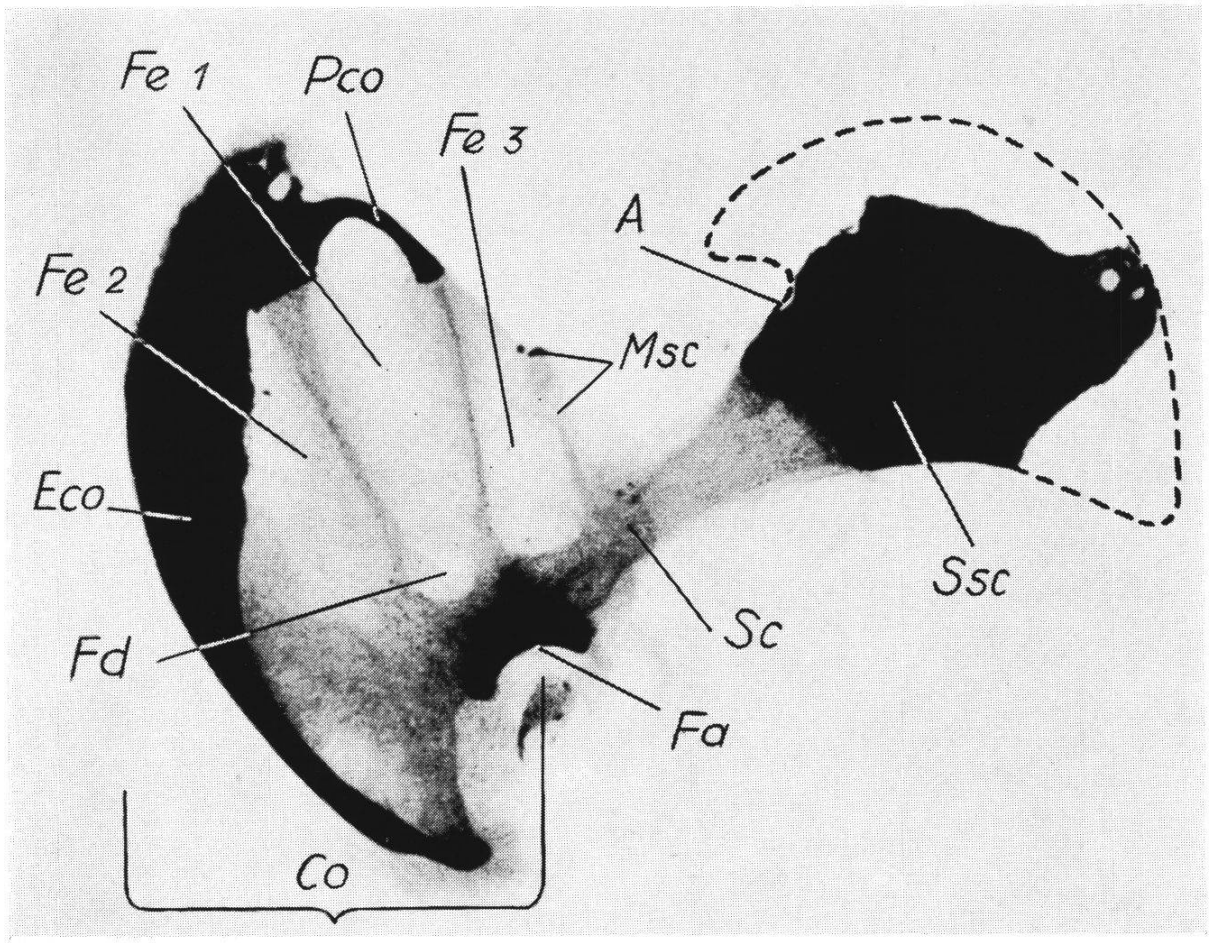
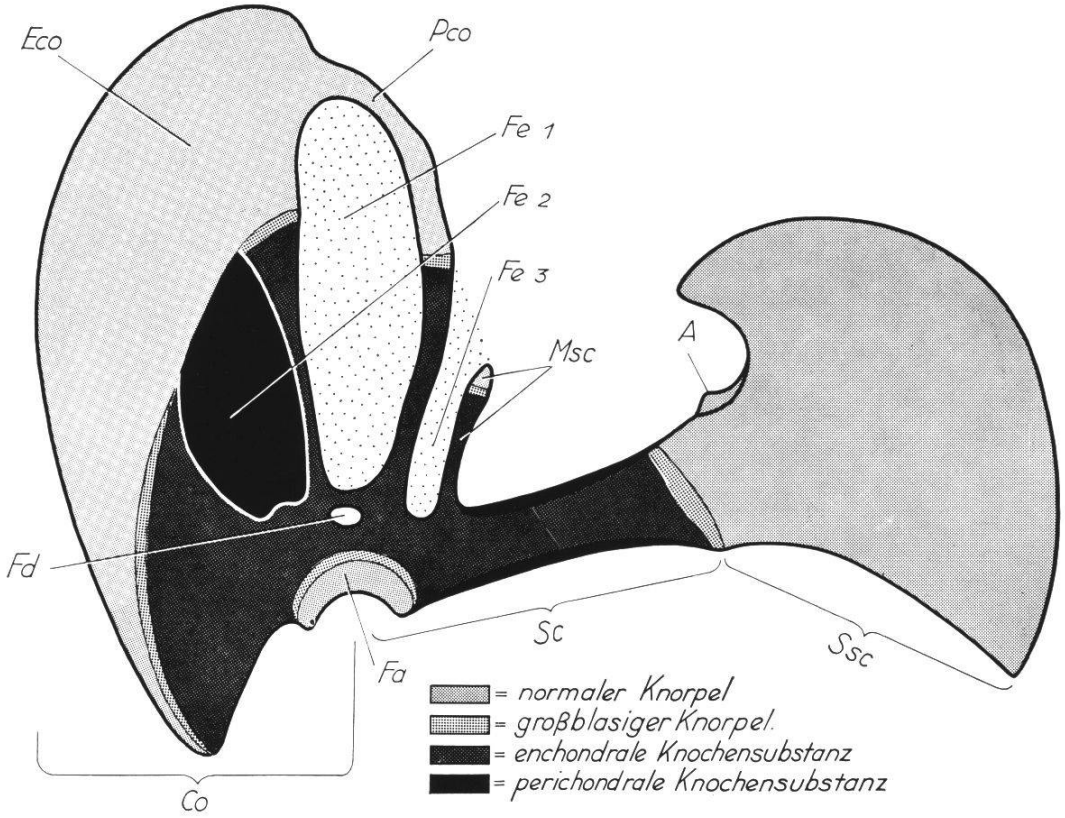


Abb. 3: Verknorpelungs- (dunkel) und Verknöcherungszonen (hell) des linken Scapulocoracoids eines erwachsenen *Hemidactylus brookii* GRAY von ventral, Toluidinblau-Färbung. Vergrößerung 12,5 ×.



b) Untersuchungen über die Embryogenese

Stadium A

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 2,8 mm; Schnittdicke 7 μm.

Die Ausdehnung des *Schultergürtels* macht etwa 50 Schnitte aus, d. h. etwa 350 μm. Die Anlage des Gürtels ist rein mesenchymatös und noch nicht sehr deutlich vom umgebenden Bindegewebe abgegrenzt (Abb. 5). Nur die Zellkerne liegen in der entsprechenden Region dichter zusammen (sogenanntes Skleroblastem). Da, wo die Extremitäten ansetzen, liegen die Kerne am dichtesten. Es handelt sich also hier um das Zentrum der Anlage. *Einzelne Komponenten des Gürtels können noch in keiner Weise unterschieden werden.* Caudal dehnt sich die Gürtelanlage über die Region der spätern Gelenkpfanne für den Humerus aus. Das *Foramen diazonale* (Foramen supracoracoideum), welches dem Durchtritt des *Nervus supracoracoideus* und des gleichnamigen Gefäßes dient, ist schon vorhanden. Die Flächen des Gürtelbezirkes sind annähernd parallel zur Medianebene orientiert.

Außer der paarigen Scapulocoracoidanlage ist auch schon die erste, und zwar selbständig entstehende Anlage eines *Sternalleistenpaares* zu sehen: Am ventromedialen Rand des Schultergürtels liegen zwei Mesenchymverdickungen, aus welchen sich später das *Sternum* entwickeln wird (Abb. 5).

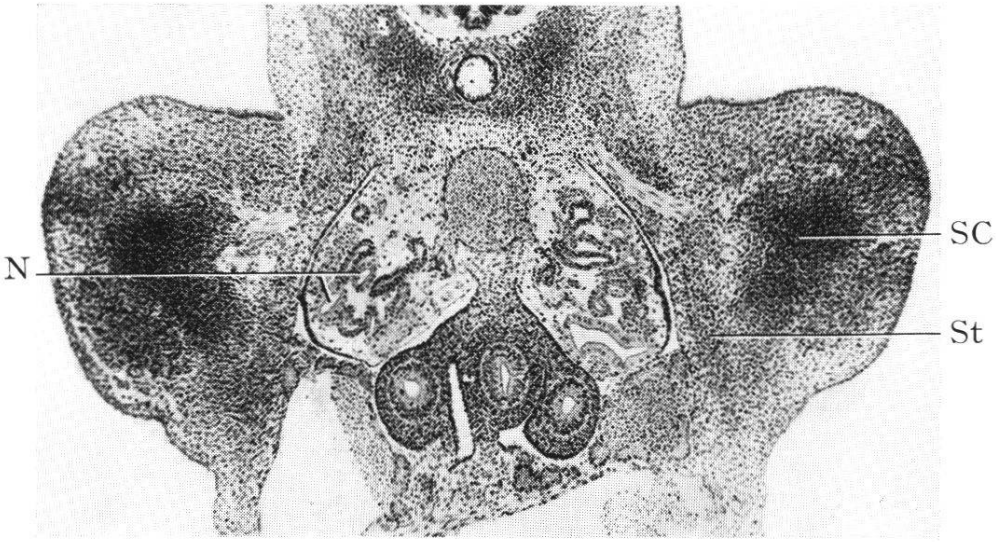


Abb. 5: Stadium A.
Querschnitt im Gebiet der Sternalanlage. Vergrößerung 60 ×.

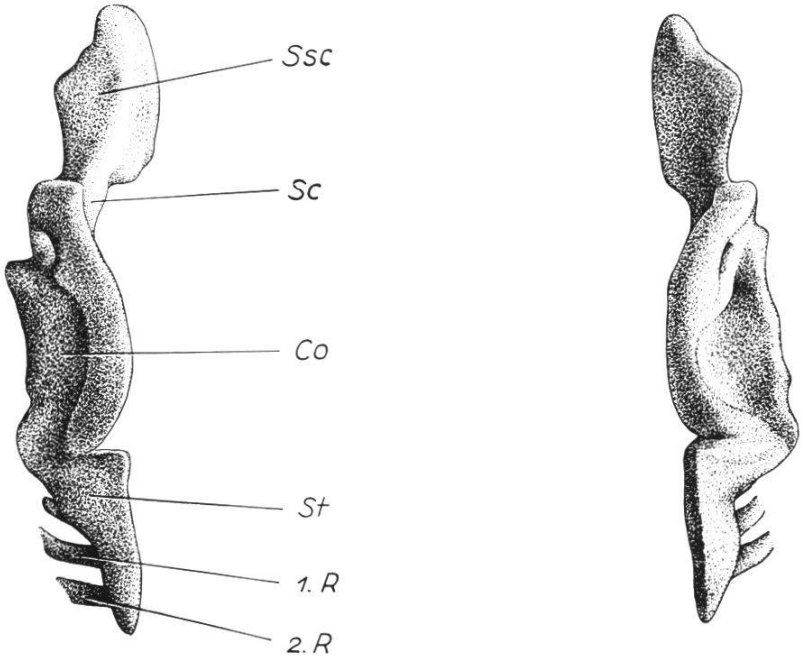


Abb. 6: Stadium B. Rekonstruktion des Brustschulterapparates. Ventralansicht. Vergrößerung 60 ×.

Stadium B

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 3,3 mm; Schnittdicke 10 μm.

Die paarige *Schultergürtelanlage* ist größer geworden. Ihre beiden Hälften liegen noch sehr weit auseinander (Abb. 6 zeigt dies besonders deutlich). Die einzelnen Komponenten des Gürtels können nun schon unterschieden werden. Die meisten, d. h. vor allem die *Suprascapula* und weitgehend auch das *Coracoid,* befinden sich noch auf der Stufe des Mesenchyms. Nur die *Scapula* ist bereits fast völlig vorknorpelig (Abb. 7). In einigen Schnitten sieht man die Anlage von *Membranae obturatoriae* in Fenstern (Abb. 8). Ein Fenster liegt an der Grenze zwischen Pars scapularis und Pars coracoidea. Das zweite liegt in der Pars coracoidea selbst. Die beiden Fenster sind ungleich groß. Das erstere, kleinere, ist FÜRBRINGERS *Fenestra coracoscapularis* = GEGENBAURS Fenster Nummer 3, das zweite, größere, FÜRBRINGERS *Fenestra coracoidea principalis sive anterior* = GEGENBAURS Fenster Nummer 1. Das Verschlußgewebe der Fensteranlagen geht ohne Unterbrechung in die übrige Skelettanlage über. Es ist auf dieser Stufe noch sehr dick,

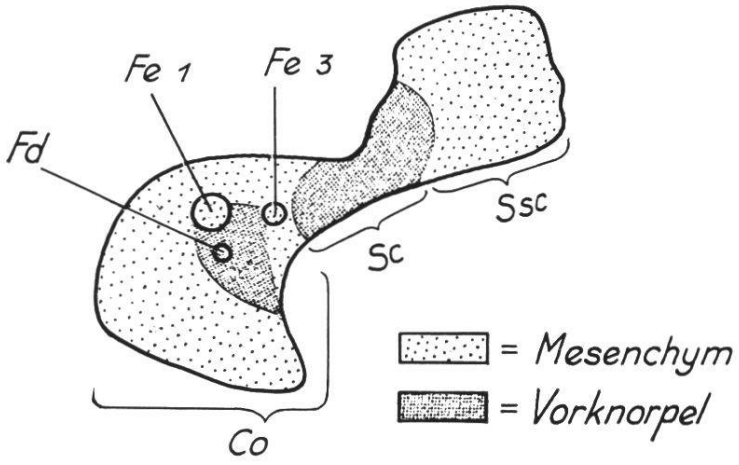


Abb. 7: Stadium B. Graphische Rekonstruktion der linken Scapulocoracoidanlage: Beginn der Verknorpelung. Vergrößerung 50 ×.

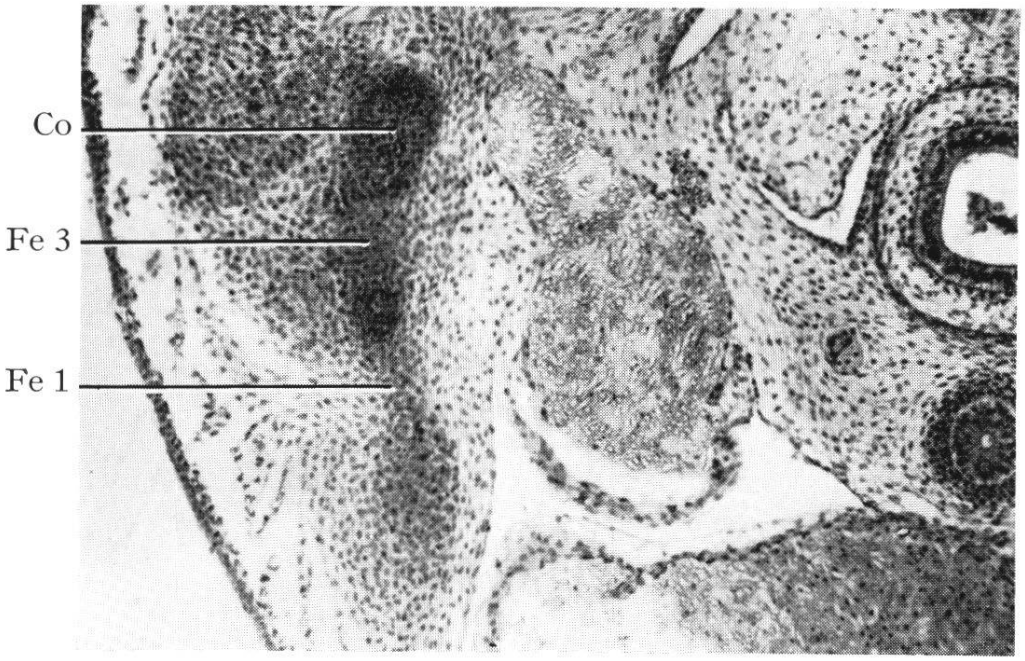


Abb. 8: Stadium B. Querschnitt durch die Anlage der Fenestra coracoidea principalis sive anterior (Fe 1) und der Fenestra coracoscapularis (Fe 3). Vergrößerung 105 ×.

während die fertigen Membranen viel dünner als die Skeletteile sind. Das *Foramen diazonale* für den Nervus supracoracoideus und das gleichnamige Gefäß findet sich auf diesem Stadium etwa 30 μm hinter dem Fenster Nummer 1. Die Grenze zwischen den Hauptregionen wird nur durch etwas dichtere Lagerung der mesenchymatischen Zellen angedeutet. Der Gürtel ist relativ breit geworden, trotzdem liegen seine beiden Hälften noch weit auseinander.

Das Gewebe, aus welchem sich die *Thoracalia* (bzw. die Claviculae) später entwickeln werden, erscheint in der craniocaudad verlaufenden Querschnittserie in ca. 10 Schnitten als je ein Fleck aus verdichteten Kernen ventrolateral jeder Suprascapula. Seine Kerne sind fast rund und gleichen in allen Teilen denjenigen des umgebenden Gewebes.

Vom *Episternum* läßt sich noch keine Spur entdecken.

Am ventromedialen Rand jeder der beiden Partes coracoideae liegt, durch Kernverdichtung gekennzeichnet, eine der beiden *Sternalleisten*. Ihre Beschaffenheit ist rein mesenchymatös. In einigen Schnitten weisen die Sternalleisten eine allerdings nur schwache (sekundäre) Verbindung mit den Partes coracoideae auf. Die ersten zwei Brustrippen haben eine sehr deutliche Verbindung mit den Sternalleisten (Abb. 6). Jedoch ist auch diese, soweit das meine Präparate erkennen lassen, erst sekundärer Natur. Nach der Verbindung mit den 2. Brustrippen verschwinden die Sternalleisten allmählich in der craniocaudaden Querschnittserie.

Stadium C

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 4 mm; Schnittdicke 10 μm.

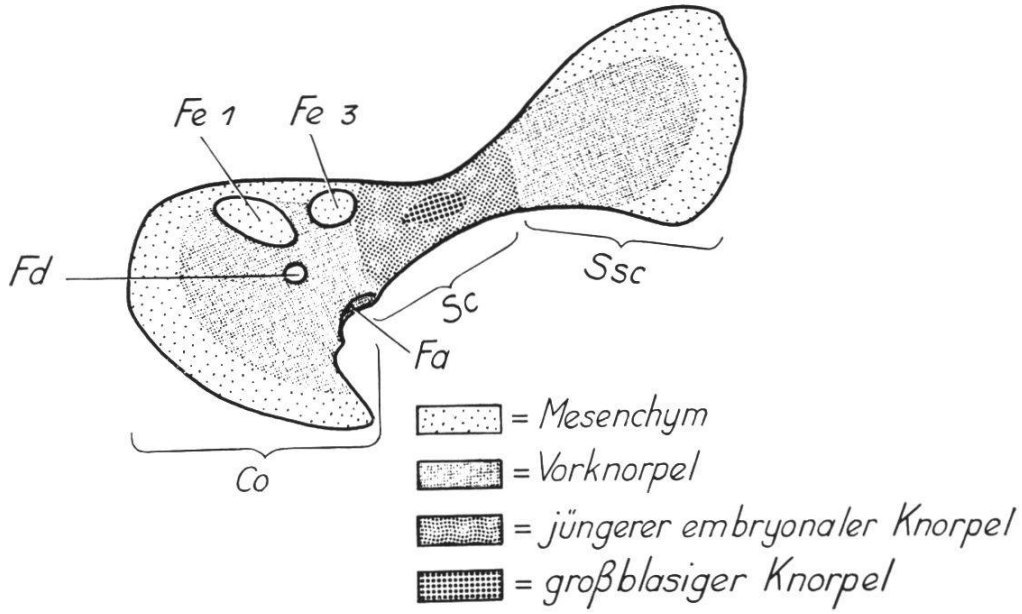


Abb. 9: Stadium C. Graphische Rekonstruktion der linken Scapulocoracoidanlage. Vergrößerung 50 ×.

Abb. 10: Stadium C. Querschnitt durch die Region der Sulci articulares coracoidei. Vergrößerung 60 ×.

Die Differenzierung des *Schultergürtels* hat weitere Fortschritte gemacht. Alle Gürtelregionen sind deutlich unterscheidbar. Die beiden Gürtelhälften nähern sich in ventraler Richtung, sind aber noch getrennt. Der größte Teil des Gürtels besteht nun aus Vorknorpel (Abb. 9). Nur die *Scapula* zeigt knorpeligen Charakter (jüngerer embryonaler Knorpel). Im Zentrum der Scapula findet sich sogar schon degenerierendes, großzelliges Knorpelgewebe. Der ventromediale und der craniale Rand des *Coracoids* (s. l.) und der dorsale Rand der *Suprascapula* werden immer noch aus rein mesenchymatischen Zellen gebildet.

Stadium C ist ein wichtiges Stadium zum Verständnis der Ausbildung der *Thoracalia*: In der Querschnittserie liegt cranial je ein dichter Fleck am ventrolateralen Rand jeder Suprascapula. Aus rein mesenchymatischen Zellen gebildet, stellt er die Verbindung zwischen dem eigentlichen Thoracale und der Suprascapula dar. Seine Kerne sind fast rund und nicht größer als die in dem ihn umgebenden Gewebe. Etwas weiter caudal erkennt man zwischen den zentral gelegenen Zellen dieses dichten Flecks eine mit Azan tiefblau anzufärbende Substanz. Hier beginnt das eigentliche Thoracale. Bei der blauen Substanz handelt es sich um Interzellularsubstanz mit eingelagerten kollagenen Fibrillen (Osteoid). Die darin eingeschlossenen Zellen sind *Osteoblasten*. Noch weiter hinten nimmt die blaue Farbe mit der Distanz von der Scapula ständig zu. Die beiden Thoracalia bilden je eine Spange, welche

dem cranialen Saum der Schultergürtelanlage entlang zieht und ventral über dessen Rand nicht hervorragt.

Eine *Episternalanlage* läßt sich noch nicht erkennen.

Die paarigen *Sternalleisten* sind mehr differenziert und liegen immer noch parallel in craniocaudaler Richtung. An dem cranialen Rand jeder Leiste befindet sich ein Gelenkfalz für das Coracoid, den man *Sulcus coracoideus* nennt. Der Sulcus trennt Labium dorsale und Labium ventrale der Sternalleiste (Abb. 10). Nach dem Ansatz der 3. Sternalrippen (im Gegensatz zu Stadium B verbinden sich nun schon jederseits 3 Rippen mit dem Sternum) verschwinden die beiden Sternalleisten allmählich in der craniocaudaden Querschnittserie.

Stadium D

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 4,3 mm; Schnittdicke 10 μm.

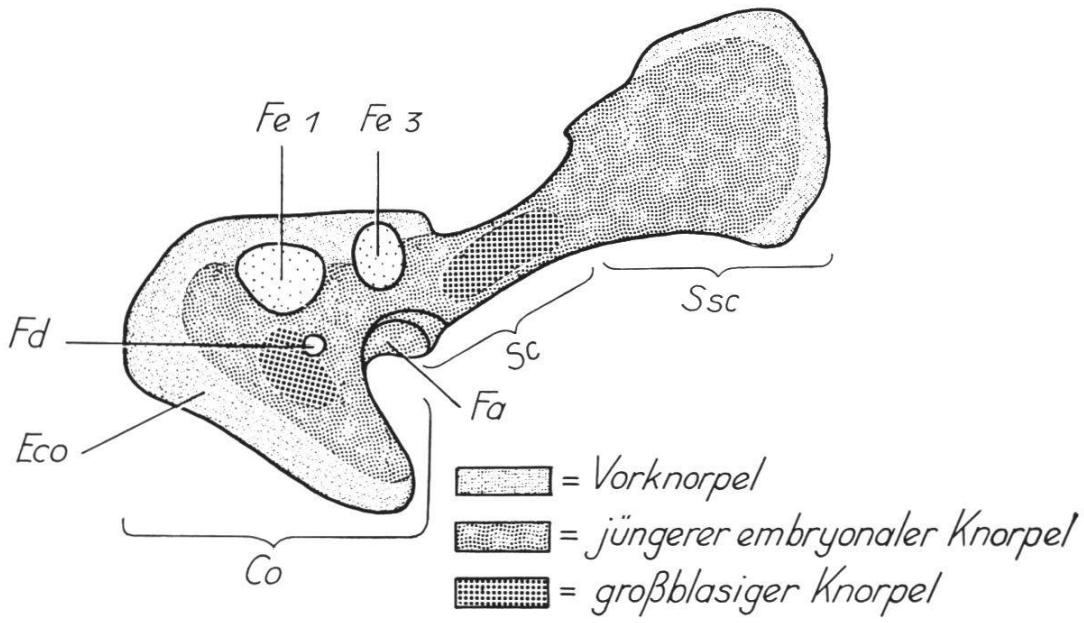


Abb. 11: Stadium D. Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 50 ×.

Das *Scapulocoracoid* besteht in Stadium D zum größten Teil aus jüngerem embryonalen Knorpel mit kleinen, dicht aneinanderliegenden Zellen (Abb. 11). Nur der dorsale Rand der *Suprascapula* und der ventromediale und craniale Rand des *Coracoids* werden aus Vorknorpel aufgebaut. Im Zentrum des Coracoids und der Scapula befindet sich degenerierender, großzelliger Knorpel.

Die *Thoracalia* sind nur wenig weiter entwickelt als in Stadium C. Sie sind höchstens etwas breiter geworden und haben sich einander noch mehr mediad genähert.

Das *Episternum* (auch Interthoracale oder Interclavicula genannt) tritt in der Querschnittserie etwa 120 μm caudal der Thoracalia auf. Es erscheint hier ein unpaares, regelmäßiges, dichtgedrängtes Bindegewebe, welches eine mit Azan intensiv blau gefärbte, linienförmige Stelle in seinem Inneren zeigt. Das ist die erste Anlage des Episternums. Es entsteht also selbständig und besitzt weder mit den Thoracalia noch mit dem Schultergürtel eine Verbindung (Abb. 12).

Die Anlage des *Sternums* beginnt an derselben Stelle wie in Stadium C. Die immer noch relativ weit auseinanderliegenden Sternalleisten sind aber nicht mehr so parallel angeordnet; sie divergieren caudad (Abb. 12). Die Sternalleisten bestehen nun schon überwiegend aus Vorknorpel und verbinden sich mit je 3 Rippen (Abb. 13). Nur

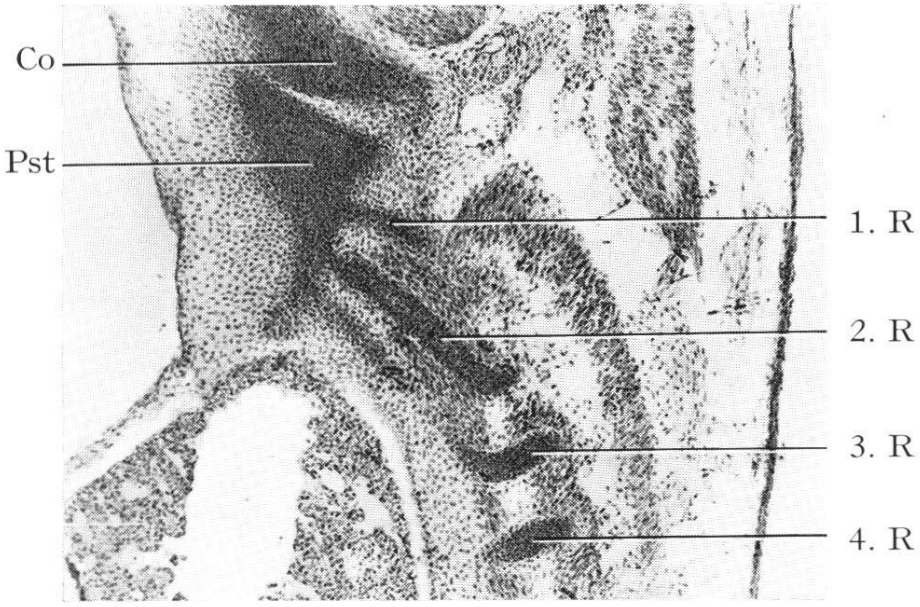


Abb. 13: Stadium D. Längsschnitt durch die Region des Sternums. Vergrößerung 55 ×.

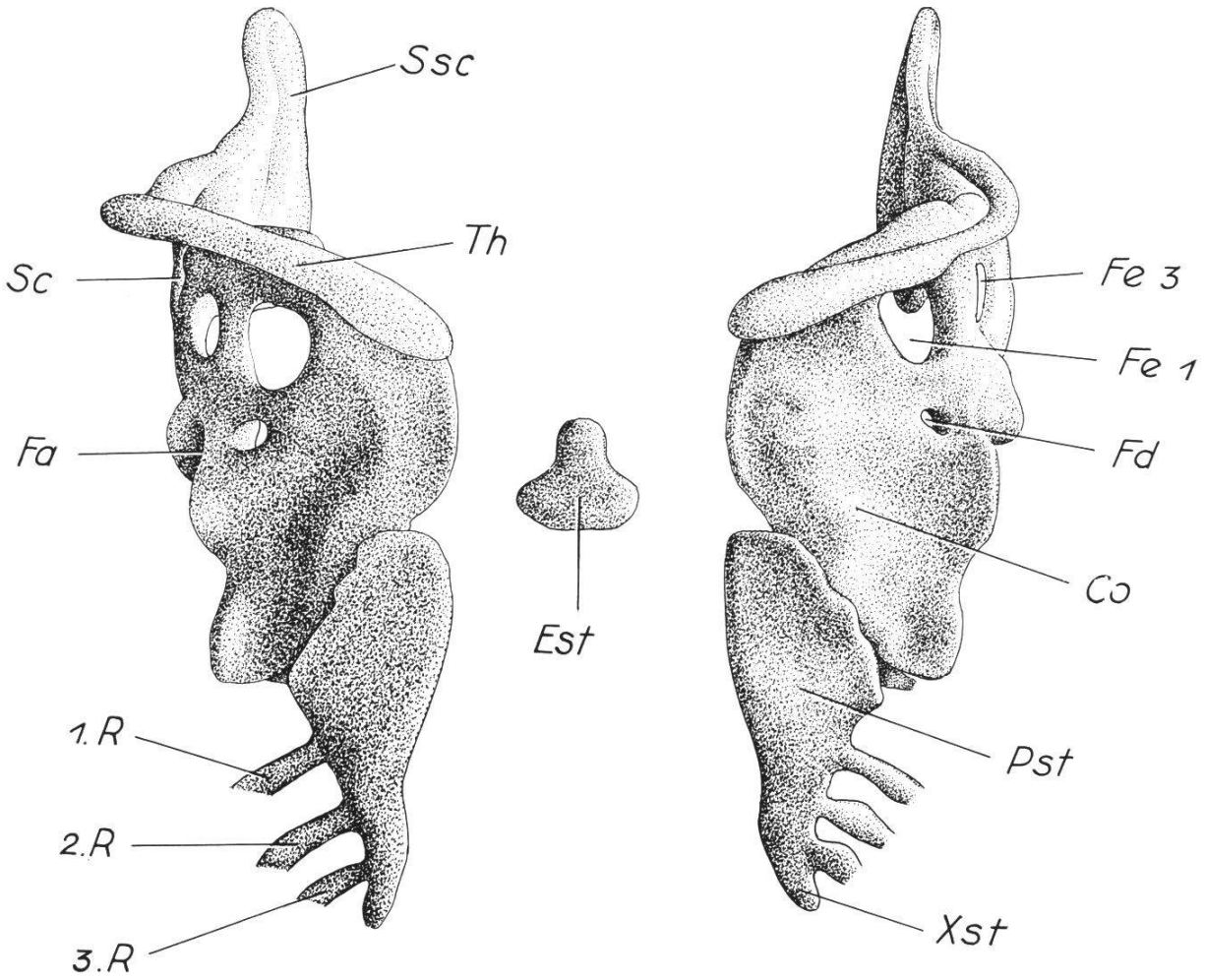


Abb. 12: Stadium D. Rekonstruktion des Brustschulterapparates. Ventralansicht. Vergrößerung 95 ×.

nach dem Ansatz der 3. Brustrippen sind sie noch mesenchymal. Die Sulci articulares coracoidei sind vertieft. Wiederum findet sich eine schwache Verbindung zwischen Sternalleisten und Coracoiden.

Stadium E

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 4,6 mm; Schnittdicke 10 μm.

Der größte Teil der *Suprascapula* besteht aus jüngerem embryonalen Knorpel und nur ihr dorsaler Rand aus Vorknorpel (Abb. 14). In diesem Stadium findet man in der vorderen ventralen Region der Suprascapula erstmals einen deutlichen Auswuchs, das *Acromion*

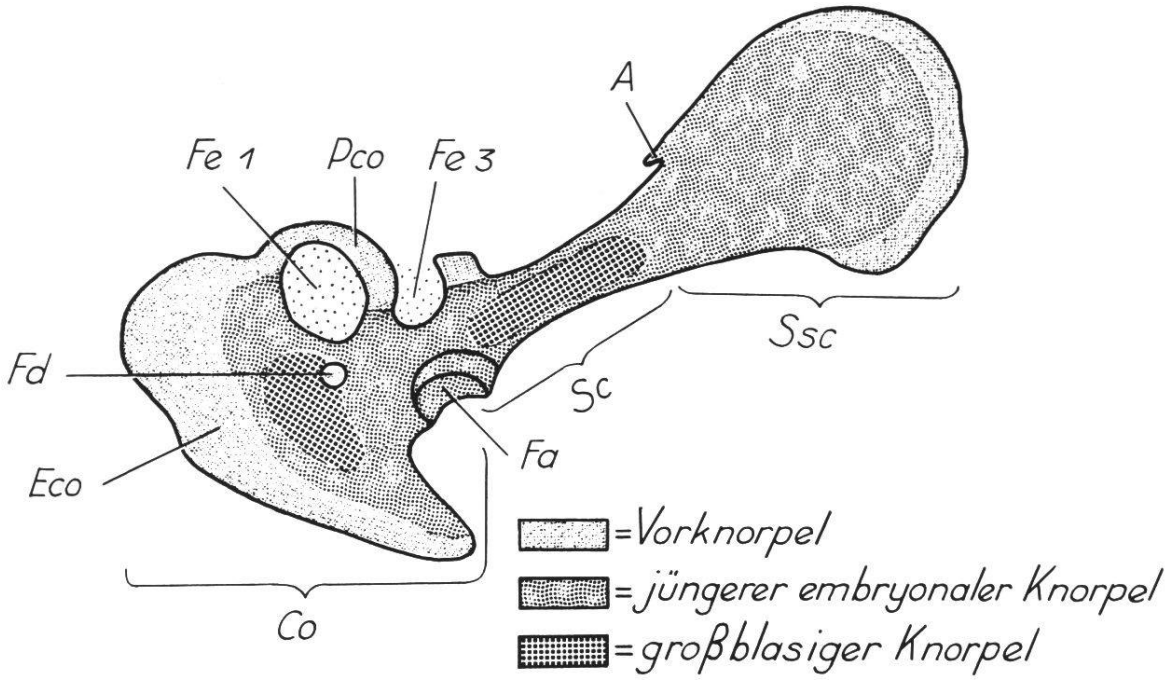


Abb. 14: Stadium E. Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 50 ×.

(in Stadium D ist das Acromion nur leicht angedeutet). Im Vergleich zur Verknorpelung der Suprascapula und des Coracoids ist diejenige der *Scapula* stark vorangeschritten, d. h. die größte Partie der Scapula besteht nun aus degenerierendem (großzelligem) Knorpel und nur noch ein kleiner Teil aus jüngerem embryonalen Knorpel. Im Zentrum des *Coracoids* befinden sich etwas mehr degenerierende Knorpelzellen als in Stadium D. Der ventromediale und craniale Rand hingegen bleibt vorknorpelig. Der Durchmesser der Fensteranlagen hat sich vergrößert, die Membranae obturatoriae sind, besonders in der Mitte, dünner geworden (Abb. 15). Fenster Nummer 3 schließt dorsal nicht mehr durch eine Spange ab (sogenannte «Semifenestra», Abb. 14). Es besteht keine deutliche Abgrenzung zwischen Scapula und Coracoid.

Die beiden *Thoracalia* haben sich mediad etwas mehr genähert und ragen mit ihren freien Enden ventral vor. In ihren ventralen verbreiterten Teilen zeichnet sich je ein Markraum ab. Die Verbindung zur Suprascapula wird immer noch aus rein mesenchymatischen Zellen gebildet. Die Lage der Thoracalia hat nun fast vollkommen die dorsoventrale Richtung des erwachsenen Zustandes erreicht.

Im Vergleich mit dem Stadium D ist das *Episternum* noch weiter entwickelt. Das unpaare Episternum liegt ventral der Partes coracoideae und cranial des Sternums.

Das *Sternum* ist immer noch paarig, aber die Sternalleisten liegen jetzt ganz dicht nebeneinander (Abb. 16). Kurz nach der 3. Sternalrippe verschwinden die Leisten gänzlich in der Querschnittserie. Im Stadium E bestehen die Sternalleisten (-platten) zum Teil aus jüngerem embryonalen Knorpel, zum Teil aus Vorknorpel und zum Teil aus Mesenchym.

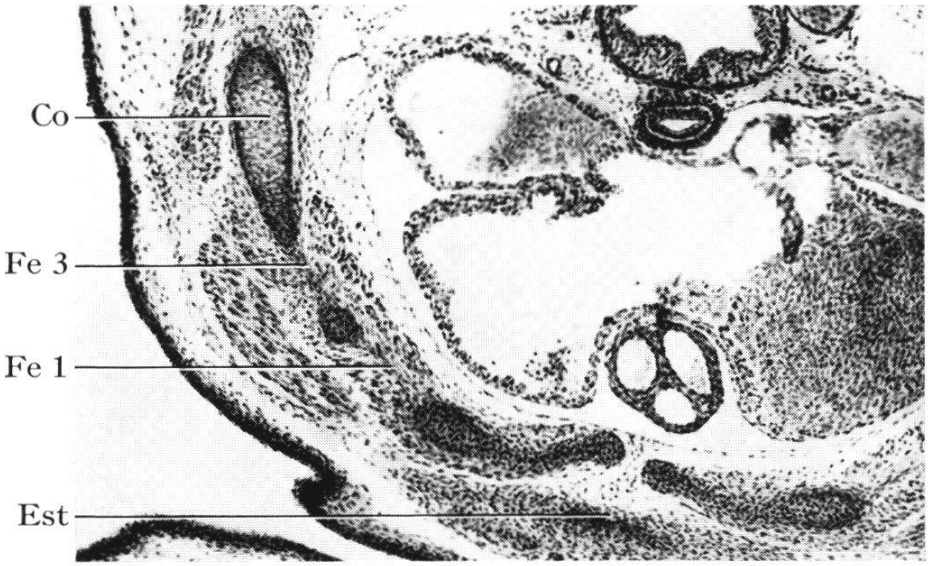


Abb. 15: Stadium E. Querschnitt durch die Region der Fenster. Vergrößerung 70 ×.

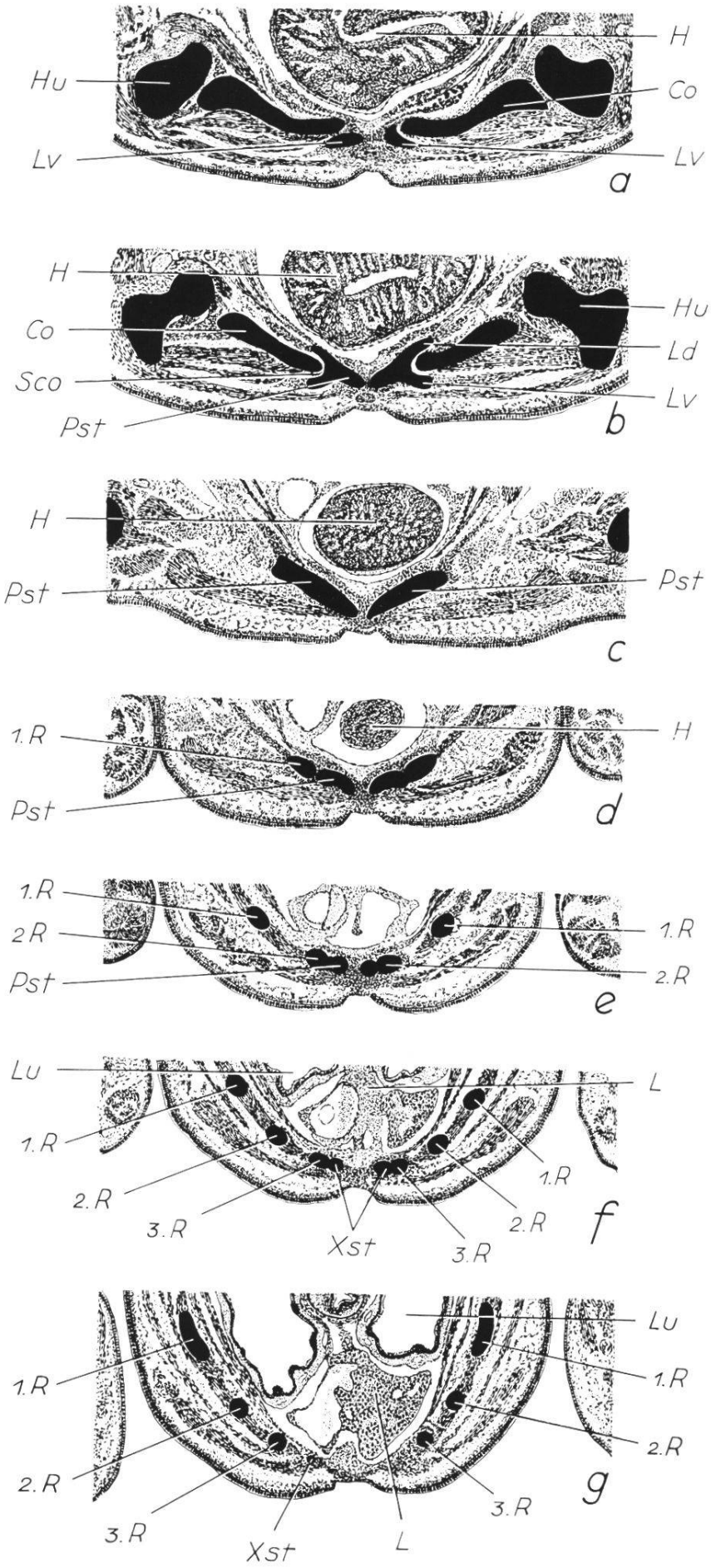


Abb. 16a–g: Stadium E. Schematische Querschnitte durch das Sternum. Vergrößerung 33 ×.

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 5 mm; Schnittdicke 10 μm.

Der Brustschulterapparat ist in allen seinen Teilen viel mehr differenziert als im vorigen Stadium; die größere Differenziertheit läßt sich besonders bei den Sternalanlagen beobachten.

Die *Scapula* und eine sehr große Partie des *Coracoids* bestehen aus großen, blasigen Knorpelzellen (Abb. 17). Im cranialen Abschnitt der Partes coracoideae sieht man leichte *Arcizonie*; die linke Platte liegt ventral der rechten.

Die Stelle der künftigen Fenestra coracoidea posterior (Fenster Nummer 2) ist schon als dünner Bezirk (ca. 50 μm lang) zu sehen.

Die Lage und die Ausdehnung der beiden *Thoracalia* weisen gegenüber dem vorhergehenden Stadium keine großen Unterschiede auf; sie sind nur etwas mehr mediad genähert. Ferner haben sich die Markräume stärker vergrößert.

Das *Episternum* kommt nun vorn etwas dorsal über die ventromedialen Enden der beiden Thoracalia zu liegen und zeigt eine schwache Kreuzform durch die Entstehung eines Fortsatzes nach rechts und links im vorderen Drittel. Der hinterste Teil des Episternums liegt ventral vom Sternum (Abb. 18).

Cranial vom *Sternum* befindet sich ein lockeres, mesenchymatisches Gewebe, das zwischen den ventromedialen Enden der Partes coracoideae, erst dorsal von den Thoracalia, weiter caudal dorsal vom Episternum liegt. Es läßt sich lateral bis in die Seitenrumpfmuskulatur verfolgen. In den weiter caudalen Schnitten wird der mediale Teil dieses Gewebes durch laterale Einbuchtungen, hervorgerufen durch die ventromedialen Ränder der Partes coracoideae, dünner und besteht aus einem dorsalen und einem ventralen Gewebeteil. Beide sind durch einen medialen Teil verbunden. Er nimmt vorn die Gestalt einer schiefen Membran an und läuft von links dorsal nach rechts ventral (wegen der Arcizonie) (Abb. 31a). In den caudal folgenden Schnitten wird diese Membran kräftiger, bis schließlich das Sternum auftritt (Abb. 31b). Am Sternum macht sich in Stadium F eine Verwachsung der beiden Sternalhälften über eine bedeutende Länge bemerkbar (Abb. 18). Diese Verbindung beginnt etwas vom cranialen Ende entfernt in caudaler Richtung. So entsteht ein (aus embryonalem Knorpel

bestehendes) unpaares Sternum aus den paarigen Sternalanlagen. Die Vereinigung ist ungefähr 200 μm sichtbar (Abb. 18). Nach den Sulci, etwas cranial vom Ansatz der 1. Brustrippe, hört die Verwachsung der Sternalhälften in Stadium F auf. Erst in späteren Stadien geht sie noch weiter caudalwärts. Hinter der 3. Sternalrippe allerdings bleiben die beiden Sternalleisten (auch beim adulten Tier) ständig getrennt. Diesen ständig paarigen Teil des Sternums bezeichnet PARKER als *Xiphisternum*. Caudad gabelt sich jede Hälfte des aus Vorknorpel bestehenden Xiphisternums nochmals. Der äußere Teil geht jederseits in die 4. Brustrippe über, der innere ist ein kurzer Stumpf (hinter der Abzweigung der letzten Rippe ca. 50 μm lang), der keine Verbindung mit der 5. Brustrippe besitzt (Abb. 18). Diese endet distal (ventral) frei als Costa spuria.

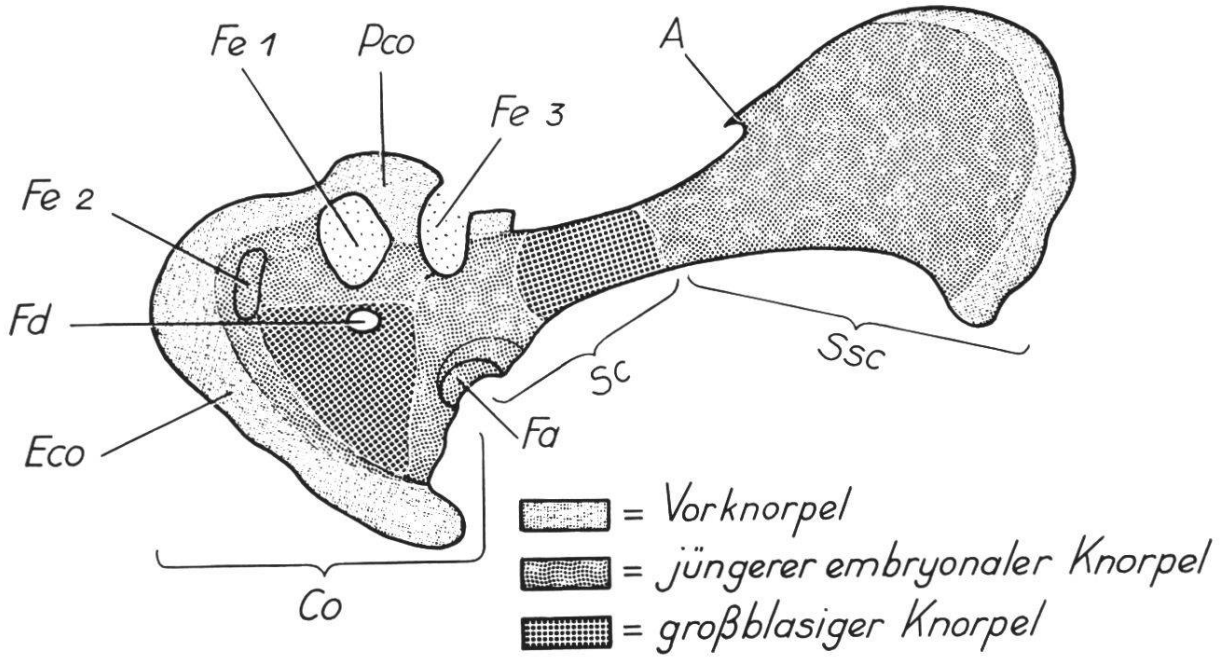


Abb. 17:
Stadium F. Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 50 ×.

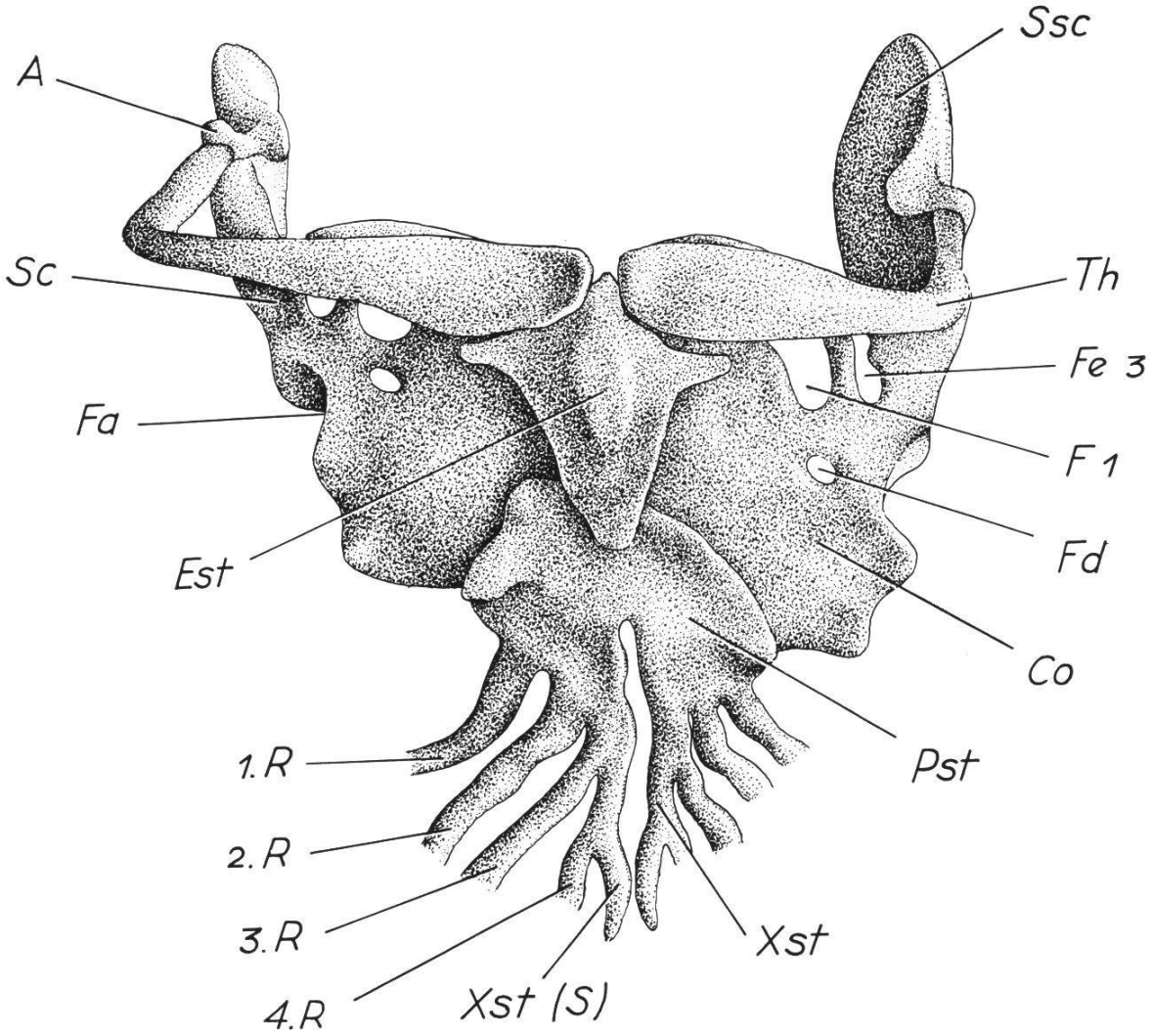


Abb. 18:
Stadium F. Rekonstruktion des Brustschulterapparates. Ventralansicht. Fenster Nummer 2 nicht berücksichtigt. Vergrößerung 55 ×.

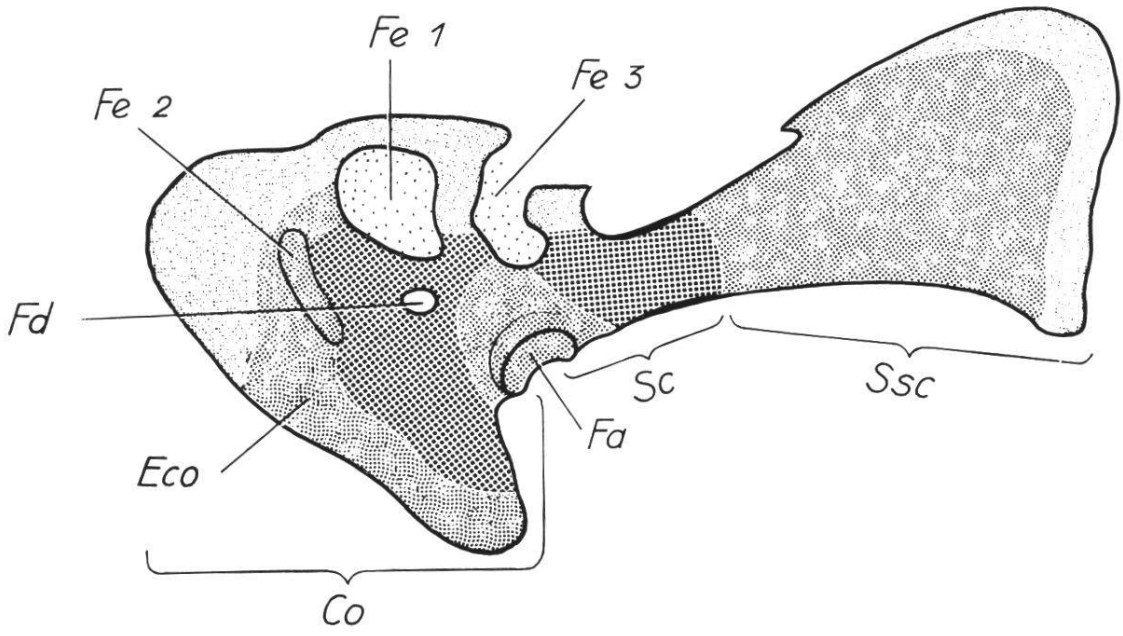


Abb. 19a: Flächenschnitt durch das Innere.

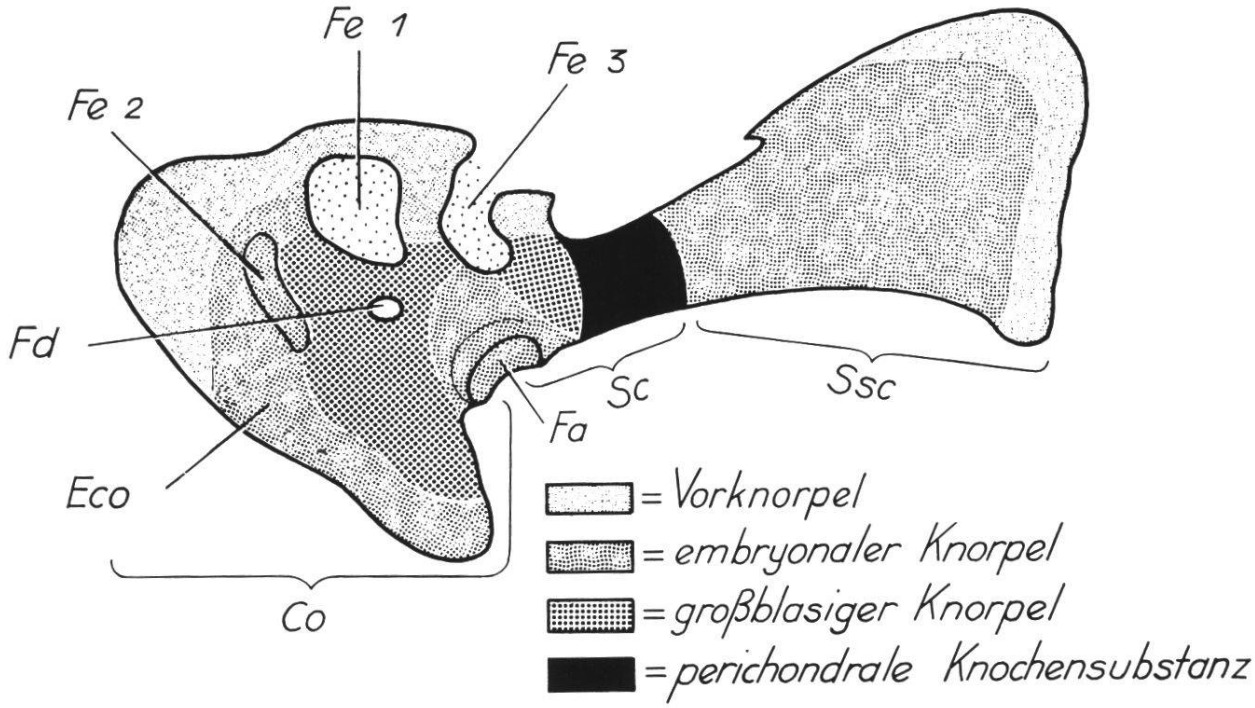


Abb. 19b: Ansicht von außen mit perichondraler Knochensubstanz.

Abb. 19a–b: Stadium G.
Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 50 ×.

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 5,8 mm; Schnittdicke 10 μm.

Der Schultergürtel besteht nun zu einem Gutteil aus degenerierendem Knorpel; die übrige Partie (außer dem dorsalen Rand der Suprascapula und dem vorderen ventromedialen und cranialen Rand des Coracoids, welche immer noch vorknorpelig sind) wird aus jüngerem embryonalen Knorpel gebildet. Die perichondrale Ossifikation der *Scapula* ist schon bemerkbar (Abb. 19a, b). An den cranialen Enden der *Partes coracoideae* ist die Arcizonie stärker ausgeprägt als im Stadium F. Die Fenestra corcoidea postaerior ist dünner geworden (Ausdehnung jetzt ca. 70 μm cranio-caudad).

Die Verknöcherung der beiden *Thoracalia* hat weitere Fortschritte gemacht, und auch die Markräume sind größer geworden. Die beiden ventromedialen Enden der Thoracalia weisen nun je ein Foramen auf.

Das *Episternum* nähert sich dem definitiven Zustand seiner Kreuzform (Abb. 20); es ist leicht verknöchert, aber es befindet sich nirgends ein Markraum. Die Queräste des Episternums werden von den Thoracalia fast berührt. Die Lage des Episternums bleibt wie im vorigen Stadium.

Die Verwachsung der paarigen *Sternalhälften* reicht caudad bis in die Gegend des Ansatzes der 1. Brustrippen (Abb. 20). Der Stumpf am hinteren Ende jeder Xiphisternum-Hälfte, der nicht mit einer Brustrippe in Verbindung tritt, hat sich auf 140 μm verlängert.

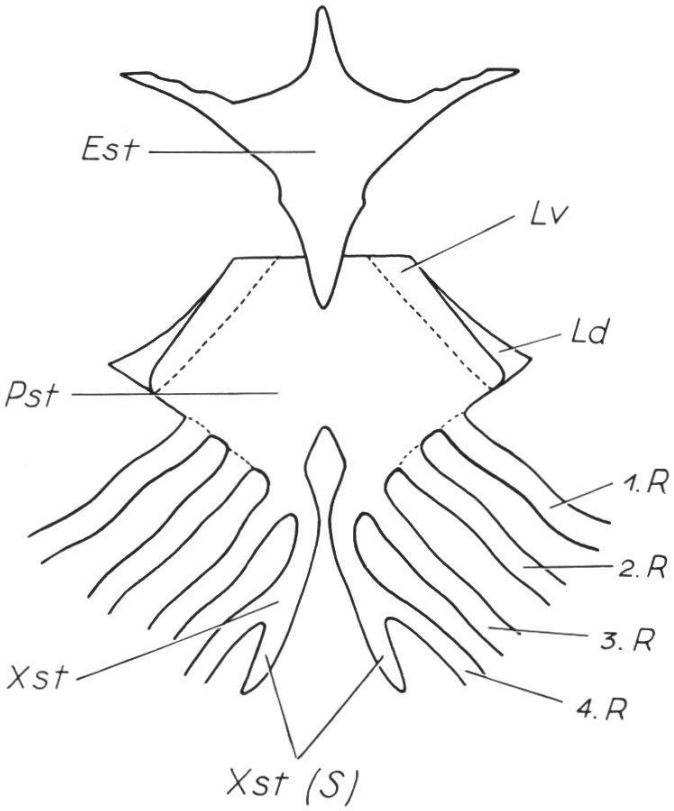


Abb. 20: Stadium G. Graphische Rekonstruktion des Episternums und des Sternums. Vergrößerung 50 ×.

Stadium H

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 6,3 mm; Schnittdicke 10 μm.

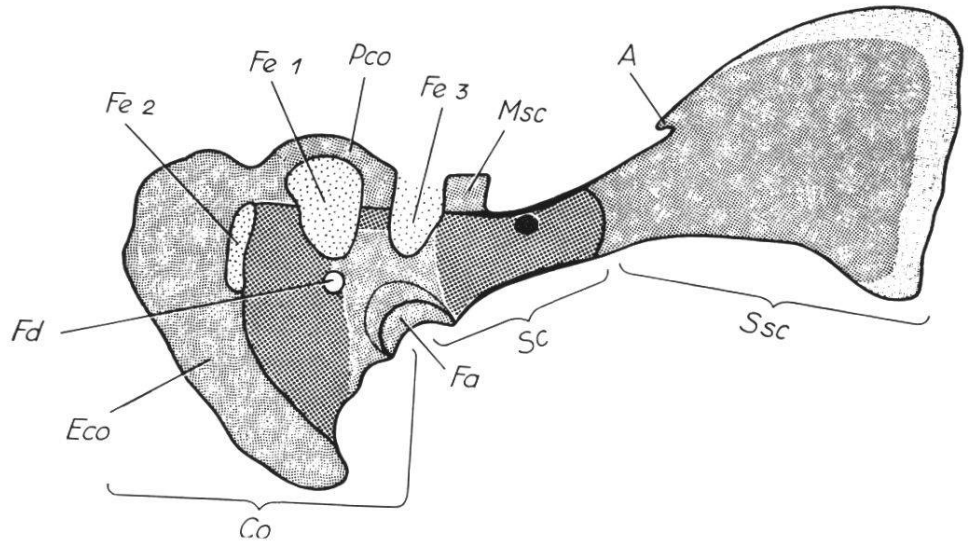


Abb. 21a: Flächenschnitt durch das Innere zur Darstellung der enchondralen Verknöcherung.

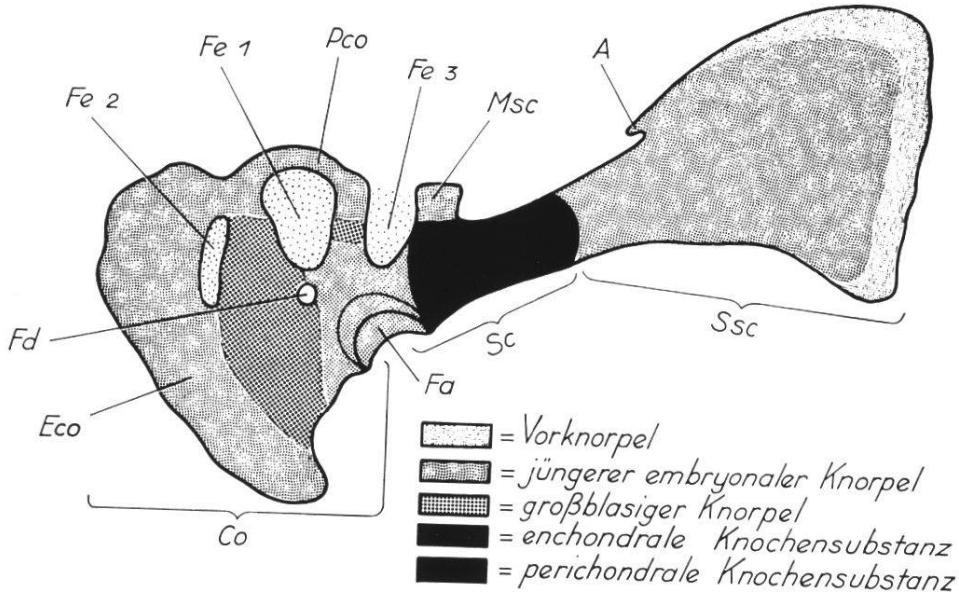


Abb. 21b: Ansicht von außen mit perichondraler Knochensubstanz.

Abb. 21a–b: Stadium H.
Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 33 ×.

Die *Suprascapula* weist denselben Charakter wie in Stadium G auf (Abb. 21). Es hat nur eine Größenzunahme stattgefunden. Während die perichondrale Knochenbildung zunimmt, zeigen sich charakteristische Veränderungen im Zentrum der *Scapula*, welche die enchondrale Knochenbildung einleiten. Degenerierende Knorpelzellen befinden sich nur in der Scapula und im *Coracoid*. Im letzteren besteht nur die ventromediale Partie und der craniale Rand vor der Fenestra coracoidea principalis sive anterior aus jüngerem embryonalen Knorpel, d. h. das Epicoracoid und das Procoracoid. Dazu kommt die Mesoscapula, d. h. der dorsale Rand der (Semi-) Fenestra coracoscapularis. Vom Epicoracoid ist nun auch der craniale Teil vom Vorknorpel in jüngeren embryonalen Knorpel übergegangen. Vorknorpel gibt es in Stadium H nur noch am dorsalen Rand der Suprascapula. Die *Arcizonie* ist vor allem im cranialen Abschnitt der Coracoide, welche durch die Membrana zonalis miteinander verbunden sind, noch stärker ausgeprägt. Die Stelle der Fenestra coracoidea posterior ist mit einem dicken membranartigen Gewebe ausgefüllt. Es dehnt sich jetzt etwa 170 μm aus und ist genau so dick wie der danebenliegende Knorpel, hingegen färbt es sich nicht wie derselbe. Seine Kerne sind weder lang noch rund, sondern beinahe oval. Die mit Azan kaum sichtbar blaugefärbte Grundsubstanz ist hell. Die dem Perichondrium angehörenden, darumherumliegenden Bindegewebskerne sind hingegen lang. Eng aneinander liegen die Knorpelzellen in der Verbindungszone zwischen den Hauptregionen des Gürtels. Sie sind klein und können durch eine ganze Reihe von Schnitten verfolgt werden.

Alle Merkmale der beiden *Thoracalia* sind noch stärker ausgebildet als in Stadium G, und in ihren den Suprascapulæ zu gelegenen Enden weisen sie je einen weiteren Markraum auf. Die Fenster der Thoracalia haben sich vergrößert. Ihre ventro-medialen Enden sind ventrad umgebogen.

Die Verknöcherung des *Episternums* hat zugenommen, und es hat seine definitive Form schon erreicht.

Das Gewebe vor dem *Sternum* ist in Stadium H viel kräftiger und blutgefäßreicher geworden. Das Sternum selbst besteht nun ganz aus embryonalem Knorpel. Die Verwachsung der Sternalplatten reicht caudad bis über die zweite Brustrippe hinaus. Dahinter teilt sich das Sternum in zwei Hälften (= Xiphisternum), welche allmählich auseinanderweichen. Die dritten Brustrippen münden an der Stelle

ein, an der die Sternalanlage paarig wird (Abb. 22). Die caudad auseinanderweichenden Brustrippenspitzen zweiteilen sich wieder, wobei der äußere Teil in die vierte Brustrippe übergeht, der innere aber, welcher nun ca. 150 μm lang ist, selbständig bleibt.

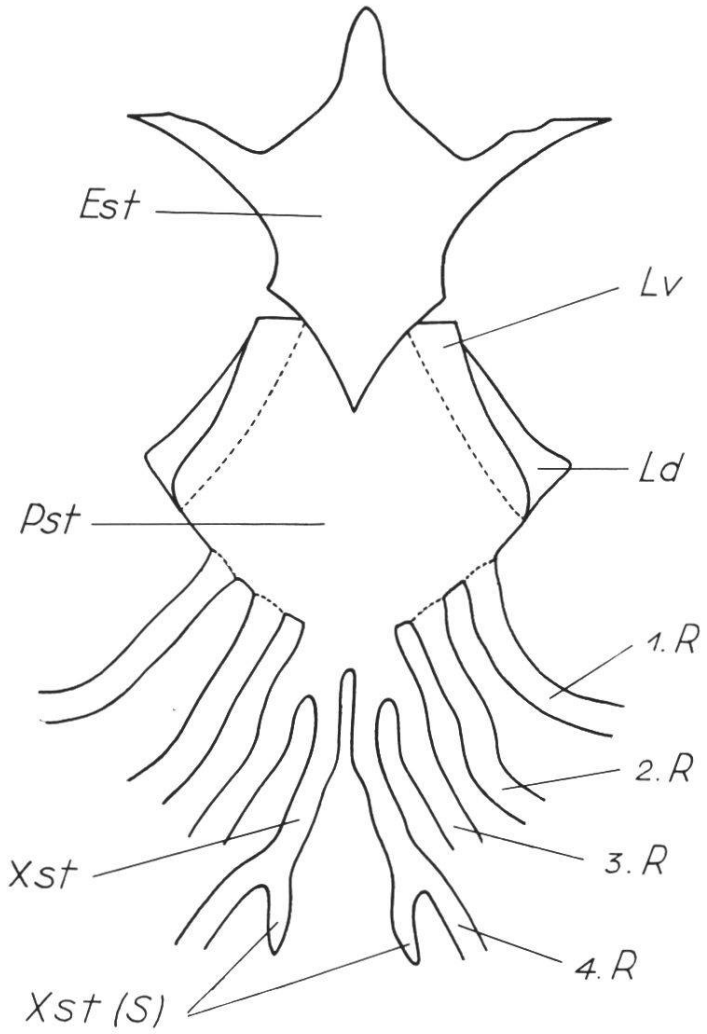


Abb. 22:
Stadium H.
Graphische Rekonstruktion des Episternums und des Sternums.
Vergrößerung 50 ×.

Stadium I

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 6,8 mm; Schnittdicke 10 μm.

In diesem Stadium ist auch in der *Suprascapula* der Vorknorpel vollkommen verschwunden (Abb. 23). Ihr cranio-dorsaler Rand besteht jetzt aus jüngerem embryonalen Knorpel, die übrige Fläche aus älterem embryonalen Knorpel. Die Interzellularsubstanz ist immer noch sehr gering. Die Hauptmasse der *Scapula* besteht aus Knochensubstanz. Im Vergleich mit Stadium H sind die perichondralen

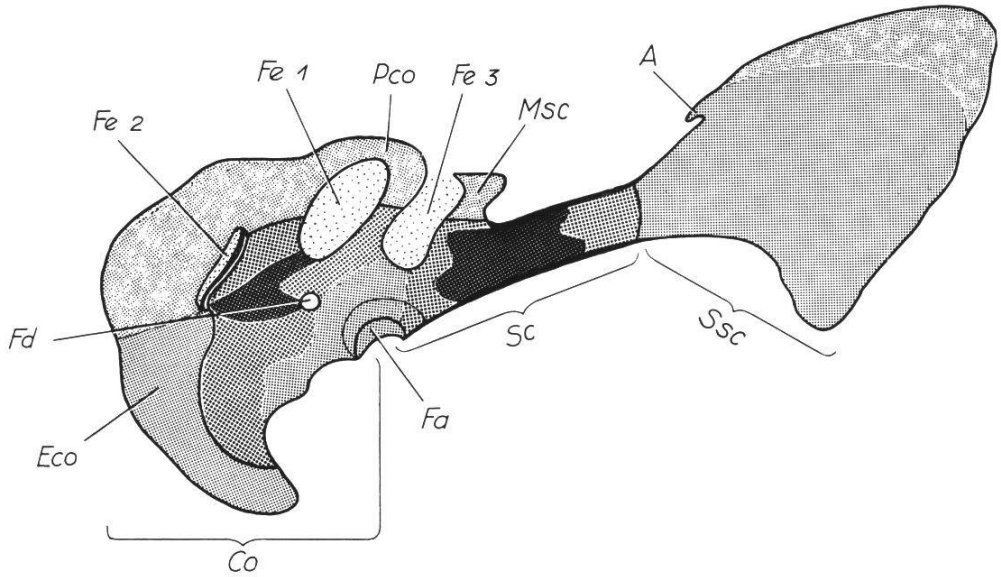


Abb. 23a: Flächenschnitt durch das Innere.

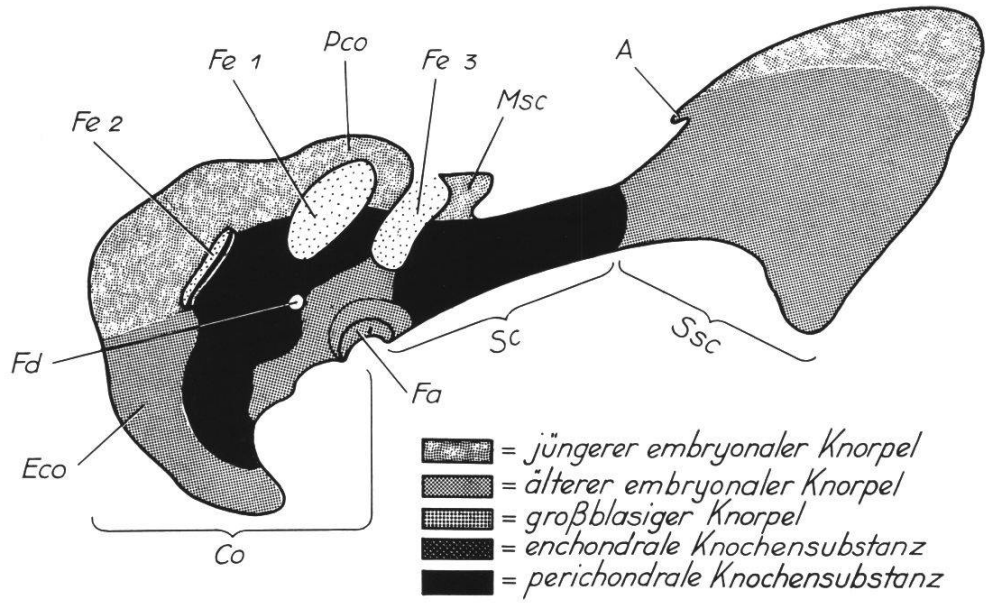


Abb. 23b: Ansicht von außen.

Abb. 23a–b: Stadium I.
Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 33 ×.

Knochenschichten ihrer Innen- und Außenseite dicker und ausgedehnter geworden. Die mittlere Partie der Scapula zeigt auch mehr enchondrale Knochensubstanz. Ventral und dorsal von ihr befindet sich aber noch großzelliges Knorpelgewebe. Der zwischen den Hauptregionen liegende Knorpelteil besteht aus älterem Knorpel. Das *Coracoid* weist erstmals auch eine Ossifikation auf. Enchondrale Knochensubstanz befindet sich zwischen den Fenstern Nummer 1 und 2 und dem Durchbruch des Nervus supracoracoideus (Abb. 23). Perichondrale Ossifikation ist auf der Innen- wie auf der Außenfläche des Coracoids dort zu bemerken, wo sich im Inneren entweder enchondrale Knochensubstanz oder großblasige Knorpelsubstanz – die sich gegenüber der in Stadium H etwas vermehrt hat – befindet (Abb. 23). Der übrige Teil des Coracoids besteht jetzt aus jüngerem embryonalen Knorpel (cranial) bzw. älterem embryonalen Knorpel (caudal). Die Stelle des Fensters Nummer 2 ist, besonders im cranialen Abschnitt, mit einem dicken, membranartigen Gewebe ausgefüllt. In den caudad folgenden Schnitten wird es von perichondraler Knochensubstanz verdrängt, die von dem verknöchernden Teil des Coracoids lamellenförmig mediad wächst (Abb. 23, 24). Die Arcizonie weist noch stärkere Ausprägung auf. (Auch dies ist auf Abb. 24 sehr gut zu erkennen.)

Die Verknöcherung des *Thoracale* ist noch stärker vorangeschritten. Die beiden ventro-medialen Enden der Thoracalia sind ventrad um-

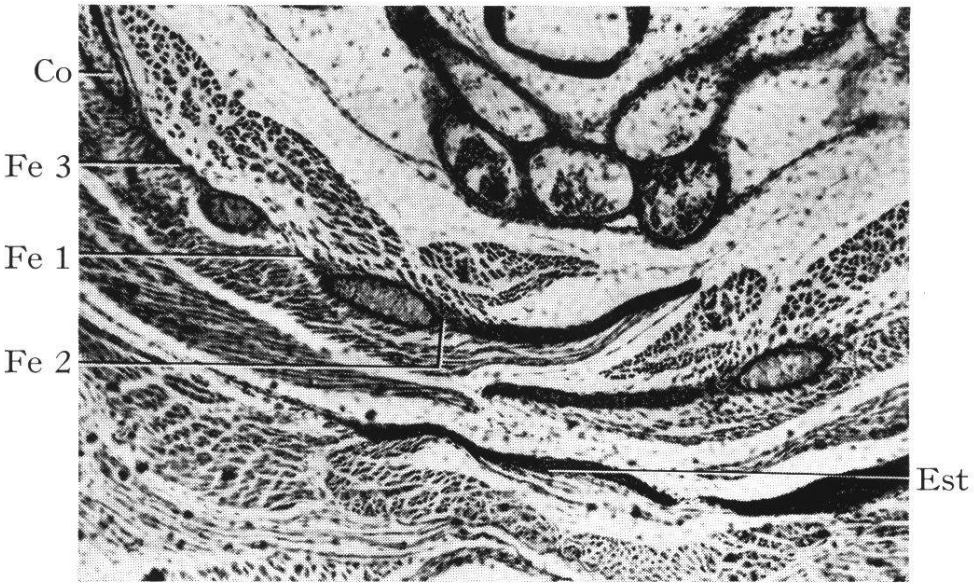


Abb. 24:
Stadium I. Querschnitt durch die Region der Fenster. Vergrößerung 75 ×.

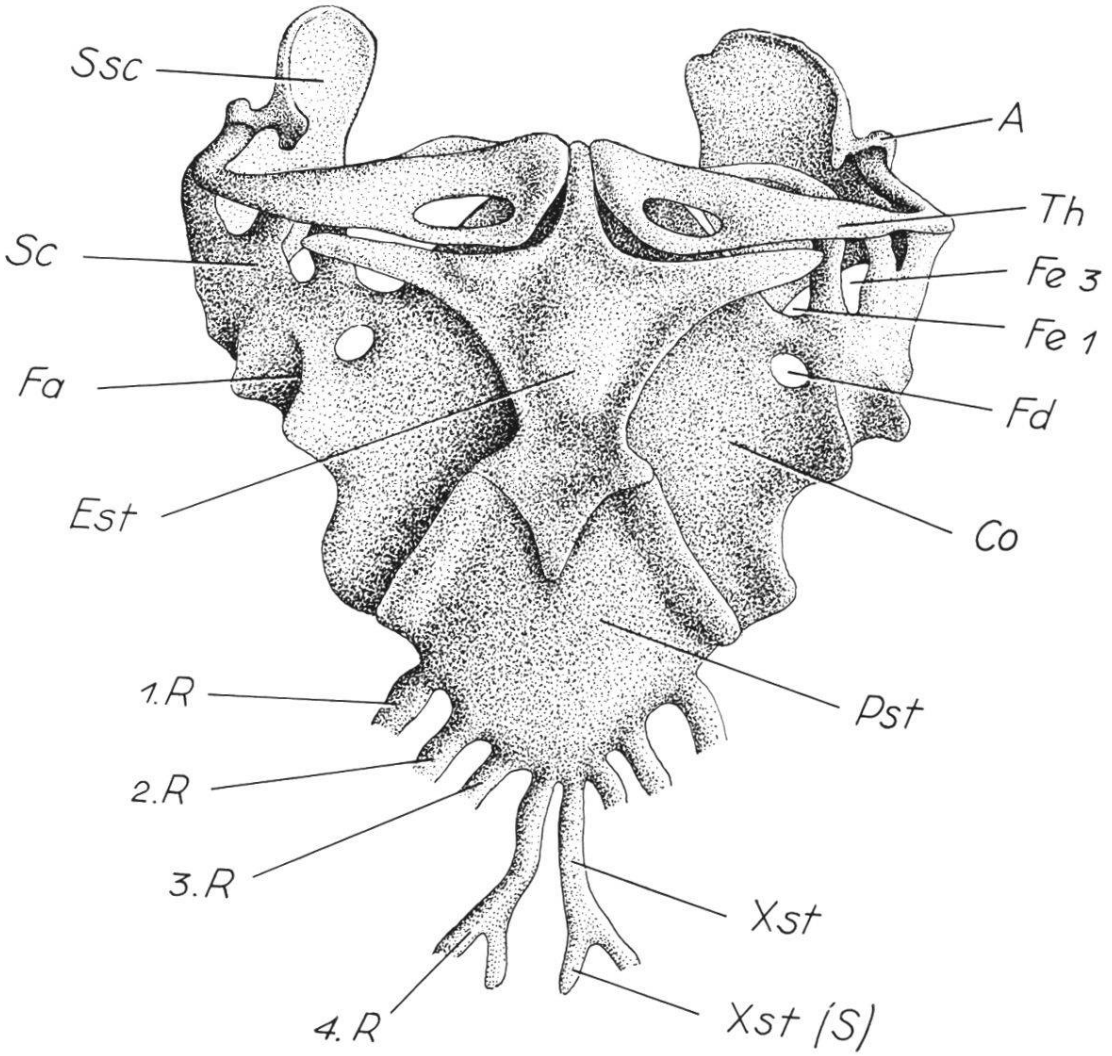


Abb. 25: Stadium I. Rekonstruktion des Brustschulterapparates. Ventralansicht. Fenster Nummer 2 nicht berücksichtigt. Vergrößerung 40 ×.

gebogen (allerdings nicht so stark wie in Stadium H) und von einer gemeinsamen Schicht Bindegewebe umhüllt. Das in jedem Thoracale vorhandene Foramen ist größer geworden.

In der Mitte des die beiden ventromedialen Thoracalia-Enden umhüllenden Bindegewebs liegt dorsal der Thoracalia der mittlere craniale Teil des *Episternums*. Caudal von dieser Region zweigen die Queräste des Episternums ab. Ungefähr die hintersten 23 Schnitte des Episternums kommen ventral des Sternums zu liegen (Abb. 25). Die Verknöcherung hat zugenommen.

Das *Sternum* ist nun fast vollständig differenziert. Die Teilung des Sternums in zwei Hälften, die als Xiphisternum bezeichnet werden, beginnt in der Gegend des Ansatzes der 3. Brustrippen (Abb. 25). Das ganze Brustbein besteht nun aus älterem embryonalen Knorpel.

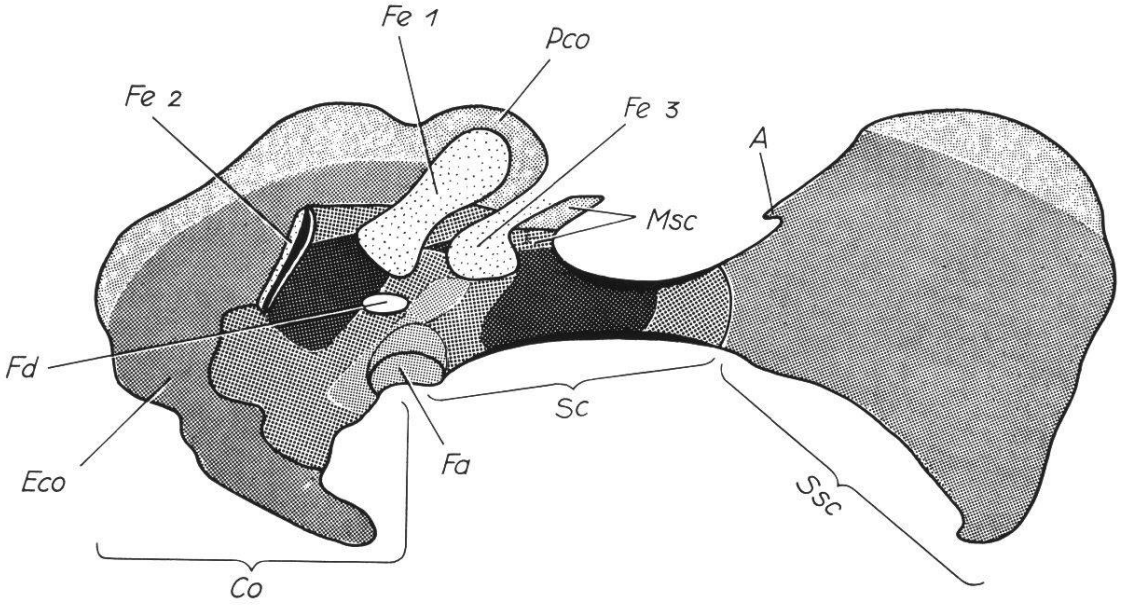


Abb. 26a: Flächenschnitt durch das Innere.

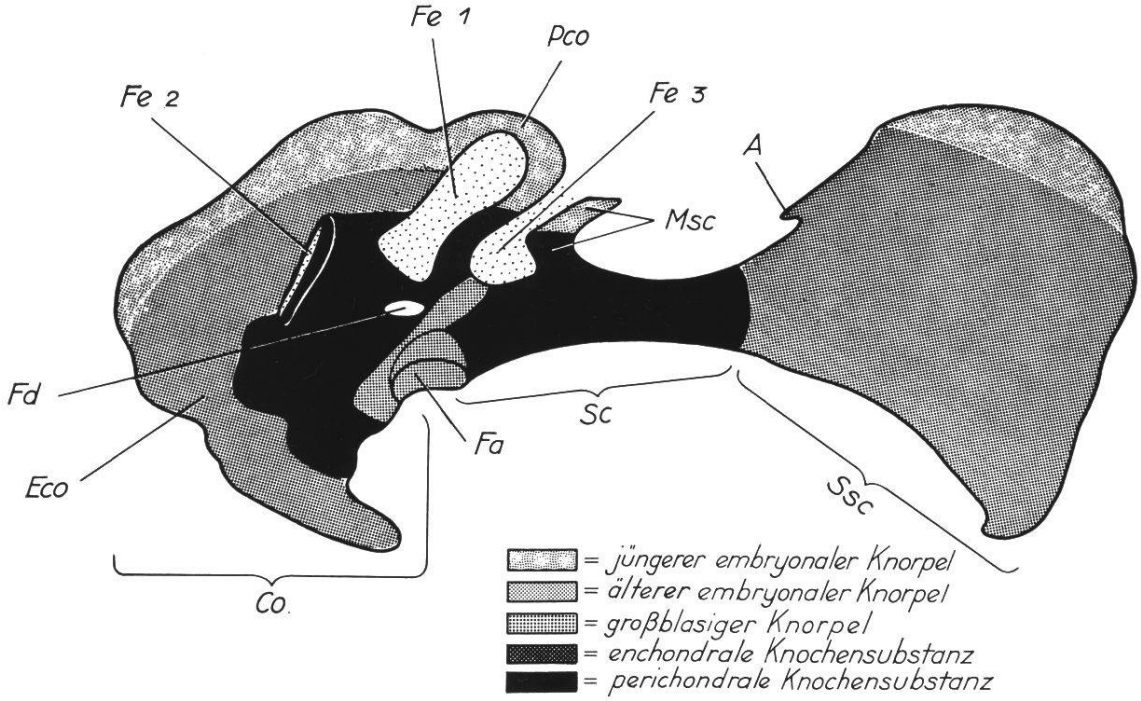


Abb. 26b: Ansicht von außen.

Abb. 26a–b:
Stadium J. Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 33 ×.

Stadium J

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 7,3 mm; Schnittdicke 10 μm.

Der größte Teil der *Suprascapula* besteht nun aus älterem embryonalen Knorpel, nur ihr cranialer Rand weist noch jüngeren embryonalen Knorpel auf (Abb. 26). In der mittleren Region der *Scapula* ist die Verknöcherung durch peri- und enchondrale Prozesse stärker geworden als in Stadium I. Ventral und dorsal der enchondralen Verknöcherung bleibt aber immer noch großzelliges Knorpelgewebe erhalten. Die zwischen Fenster Nummer 1 und 2 median vom Foramen diazonale liegende enchondral verknöcherte Stelle des *Coracoids* hat sich vergrößert. Der übrige Rest des zentralen Teils des Coracoids besteht weiterhin aus großzelligem Knorpelgewebe; hingegen weist sein ventraler, cranialer und dorsaler Rand noch embryonalen Knorpel auf. Die Ausdehnung der Fenster hat zugenommen. An der cranialsten Stelle von Fenster Nummer 2 findet auf 40 μm keine Verknöcherung statt, caudal davon findet sich die schon in Stadium I erwähnte perichondrale, lamellenförmige Knochensubstanz als Fensterverschluß, die sich nun noch weiter mediad ausgedehnt hat, aber immer noch einen kleinen Rand von Bindegewebe frei läßt (Abb. 26, 27). Das Foramen diazonale wird ständig breiter. Kleinzelliges, älteres embryonales Knorpelgewebe markiert die Grenze zwischen Scapula und Coracoid.

Die *Thoracalia* sind nun vollständig verknöchert und haben ihre definitive Lage und Ausdehnung fast erreicht. Das in jedem Thoracale vorhandene Foramen weist einen größeren Durchmesser auf.

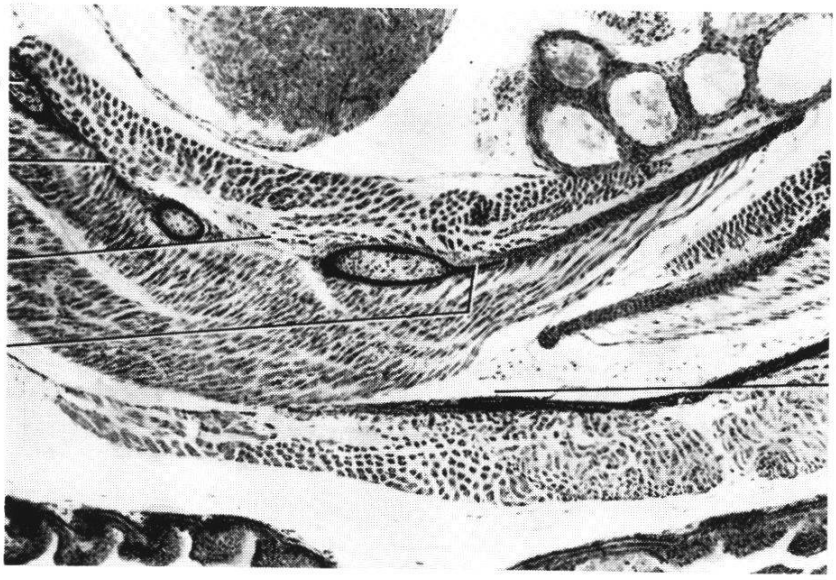


Abb. 27: Stadium J. Querschnitt durch die Region der Fenster. Vergrößerung 75 ×.

Das *Episternum* ist auch vollständig differenziert und verknöchert.

Das noch größer gewordene *Sternum* weist die gleiche Verwachsung auf wie im vorigen Stadium. Es besteht aus älterem embryonalen Knorpel. Die Stümpfe des Xiphisternums nach dem Ansatz der 4. Brustrippen haben sich noch mehr verlängert.

Stadium K

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 9,8 mm; Schnittdicke 10 μm.

Die *Suprascapula* wird nun vollständig aus älterem embryonalen Knorpel gebildet (Abb. 28). Außer einer schmalen dorsalen und ventralen Region und dem cranialen Rand der Mesoscapula besteht die ganze *Scapula* aus Knochensubstanz, die im Inneren Markräume aufweist. Knochensubstanz bildet auch einen Gutteil des *Coracoids*. Dorsal und ventral dieser verknöcherten Stelle findet sich aber auch noch etwas großzelliges Knorpelgewebe. Der ventromediale Rand (das Epicoracoid) besteht aus älterem embryonalen Knorpel, die Spange (das Procoracoid), welche Fenster Nummer 1 schließt, aus ebensolchem sowie aus jüngerem embryonalen Knorpel (letzterer mehr dorsal). Fenster Nummer 2 ist in diesem Stadium vollständig verknöchert (Abb. 28, 29), aber nie befinden sich in ihm Markräume. Es erscheint wie eine dünnere Stelle, die nicht mit einer einfachen Membrana obturatoria wie bei den Fenstern Nummer 1 und 3 (Abb. 29!) schließt, sondern mit einer verknöcherten. Die Arcizonie ist sehr stark ausgeprägt, d. h. die cranialen Enden der beiden Partes coracoideae überdecken sich zum größten Teil. Eine kleine Stelle aus älterem embryonalen Knorpel grenzt, wie in Stadium J, die Hauptregionen des Schultergürtels, d. h. die Pars scapularis und Pars coracoidea ab (Abb. 28).

Das *Thoracale* ist etwas größer geworden. Seine Lage und seine Erscheinung im Querschnitt bleiben gleich wie im Stadium J, d. h. es ist vollständig verknöchert und röhrenförmig. Das Foramen des Thoracale weist einen noch größeren Durchmesser auf.

Das *Episternum* dehnt sich caudad nicht einmal bis zum hinteren Ende des Coracoids aus. Es liegt hier ca. 400 μm ventral des Sternums. Sein cranio-medialer Teil hingegen befindet sich dorsal von den beiden ventro-medialen Enden der Thoracalia. Die Form und die Lage des

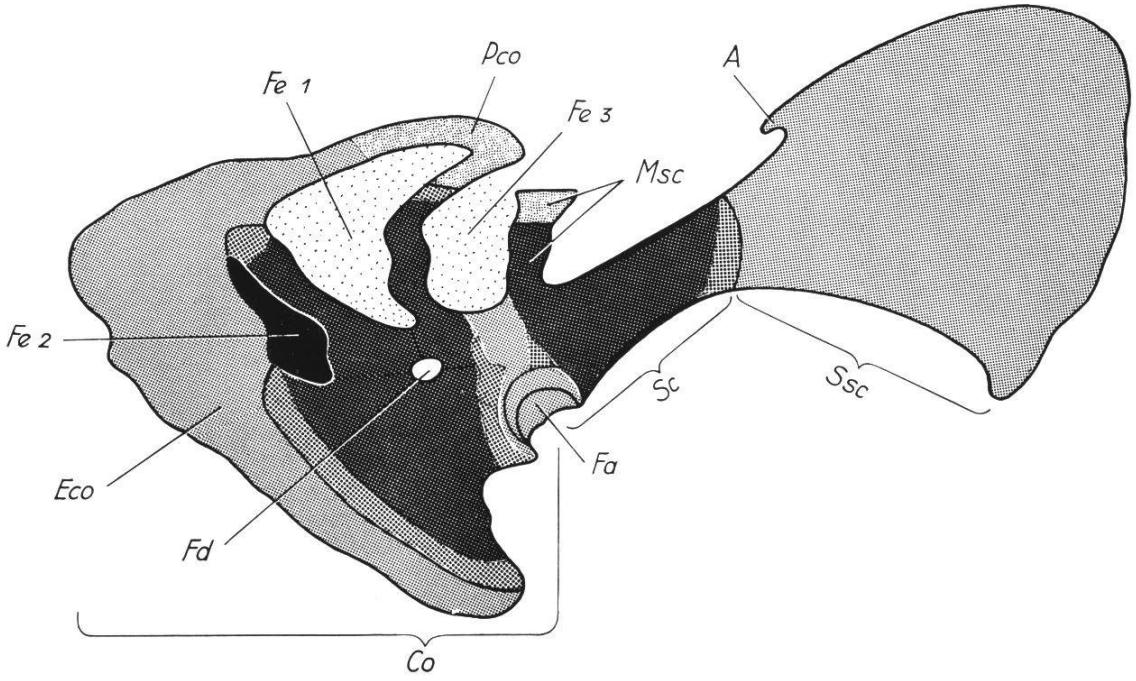


Abb. 28a: Flächenschnitt durch das Innere.

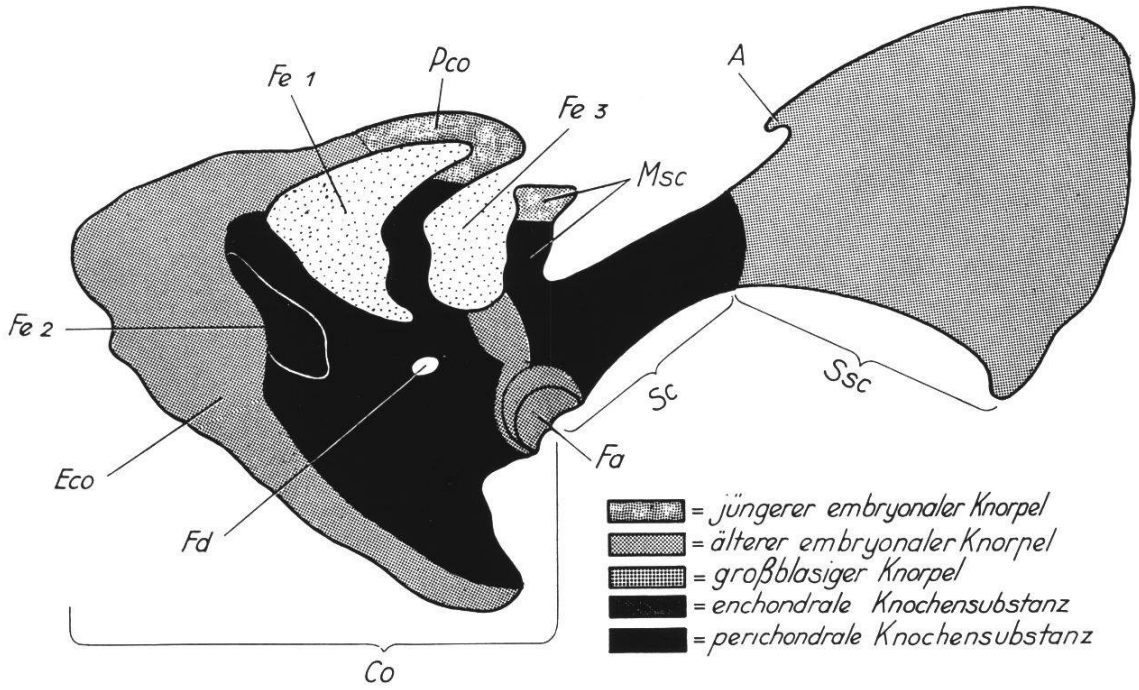


Abb. 28b: Ansicht von außen.

Abb. 28a–b: Stadium K.
Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 33 ×.

Abb. 29: Stadium K.
Querschnitt durch die Region der Fenster. Vergrößerung 75 ×.

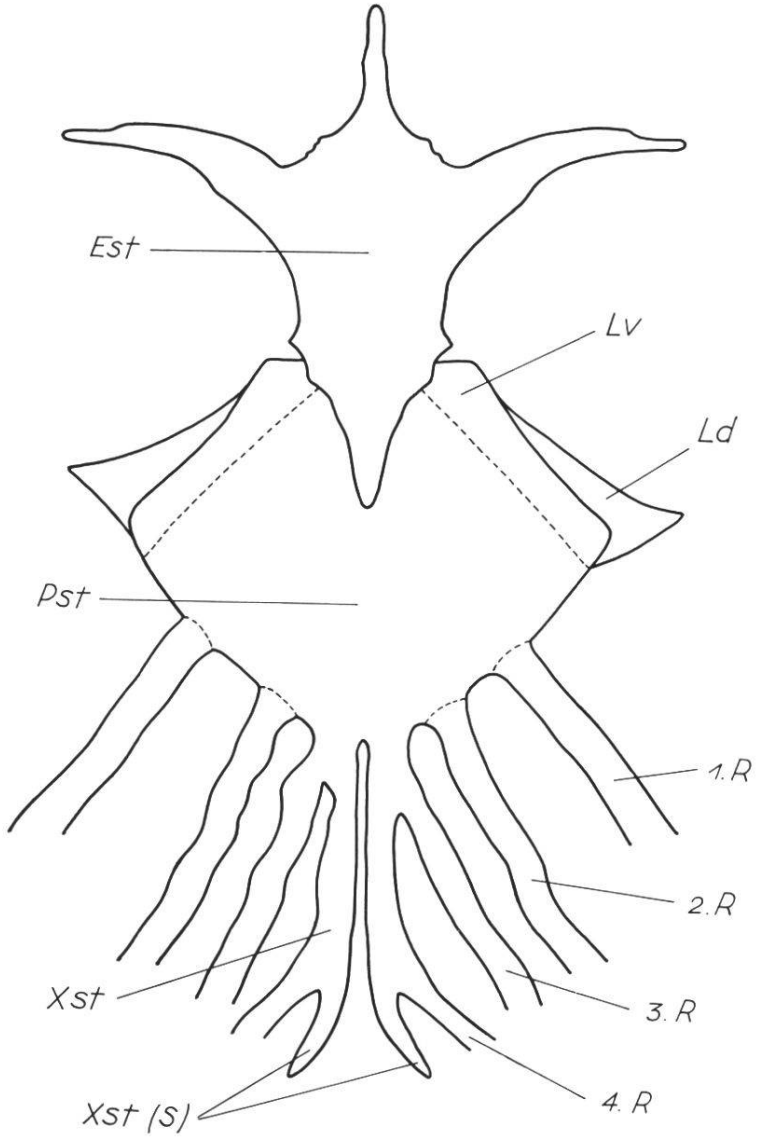


Abb. 30: Stadium K. Graphische Rekonstruktion des Episternums und des Sternums. Vergrößerung 33 ×.

Episternums zeichnen sich deutlich in Abb. 30 ab. Sowohl die cranio-caudale als auch die laterale Ausdehnung haben sich im Vergleich mit Stadium J stark vergrößert. Die Differenzierung ist beinahe vollständig.

Das *Sternum* hat an Dicke zugenommen, und seine Ausdehnung in cranio-caudaler Richtung bis zum Ende des Xiphisternums beträgt ca. 1650 μm. Sein cranialer Teil liegt dorsal vom Episternum (Abb. 30). Das schon erwähnte Bindegewebe, welches nun sehr kräftig und blutgefäßreich ist, tritt vor dem Sternum ins Blickfeld und zeigt schon die Konturen der weiter hinten gelegenen Sulci coracoidei des Sternums an. In der cranialen Region erstreckt sich die ventrale Lippe des Sternums weiter nach außen als die dorsale, im mittleren Teil ist es hingegen die dorsale Lippe (Abb. 30). Hinter den Sulci wird das Sternum schmäler. Ungefähr in der Mitte der hinteren Hälfte des Sternums verbindet sich jederseits die erste Brustrippe (Sternalrippe) mit ihm. Die Verschmelzung der zweiten Brustrippe tritt im hinteren Teil des *Sternums* ein. Ca. 80 μm caudal vom Ansatz der 2. Brustrippe teilt sich das Sternum in zwei Hälften (Xiphisternum). Ungefähr hier setzt die dritte Brustrippe an, vielleicht sogar auch erst etwas nach der Spaltung des Sternums. Die beiden Hörner des Brustbeins (das Xiphisternum) liegen in ihrer ganzen Länge nahe aneinander und teilen sich hinten in zwei Hälften. Die äußere geht in die 4. Brustrippe über, die innere ist ein Stumpf, der frei endet. Sternum (Pro- oder Praesternum), Xiphisternum und die Sternalrippen bestehen aus älterem embryonalen Knorpel.

4. Gesamtüberblick über die Entwicklung und den Aufbau des Brustschulterapparates

Scapulocoracoid

Die *Scapulocoracoidanlage* beginnt als einheitliche, nur vom *Foramen diazonale* durchbohrte Platte, in welcher die Zellkerne in der glenoidalen Partie des späteren Gürtels am dichtesten gefunden werden. Von hier beginnt das Auswachsen des Scapulocoracoids dorsal- und ventralwärts. Der ventrale Coracoidteil entsteht etwas früher als der dorsale Scapularteil; das Coracoid s. str., das Procoracoid und das

Epicoracoid entstehen noch später als Differenzierungen des Coracoids s.l.

Beim Übergang vom Mesenchym in den vorknorpeligen Zustand weist die Ventralplatte = die *Coracoidplatte* außer dem Foramen diazonale zwei Durchbrechungen (Fenster) auf (Abb. 7). FÜRBRINGERS Hauptfenster oder *Fenestra coracoidea principalis sive anterior* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 1) liegt ventral der *Fenestra coracoscapularis* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 3). Vom Anfang bis zum Ende ist das Fenster Nummer 1 cranial mit einer Spange versehen, hingegen ist das Fenster Nummer 3 nur in seinen jüngeren Stadien cranial auf diese Weise geschlossen. Vom Stadium E an bleibt es hier zeitlebens unbegrenzt (Abb. 14), und man bezeichnet es als «*Semifenestra*». Die *Membranae obturatoriae,* die Verschlußgewebe der Fenster Nummer 1 und 3, sind am Anfang sehr dick, während sie in älteren Stadien viel dünner werden als die Skeletteile. Niemals aber sind die Fenster eigentliche Löcher im Scapulocoracoid. Die erste Andeutung der *Fenestra coracoidea posterior* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 2) findet sich in Stadium F (Abb. 17). Zunächst ist hier eine Verdünnung des Knorpels zu sehen, dann eine mit einem dicken membranartigen Gewebe gefüllte Stelle, und schließlich tritt langsam eine lamellenförmig verknöcherte Region auf. Anstatt eines richtigen Fensters befindet sich in älteren Stadien eine dünnere, verknöcherte Stelle (Abb. 28, 29). Näheres über das Verschlußgewebe der Fenster Nummer 1, 2 und 3 siehe Tabelle 1. Das Foramen diazonale für den Durchtritt des Nervus supracoracoideus und das gleichnamige Gefäß liegt am caudalen Rand des Fensters Nummer 1.

Die Verknorpelung tritt zuerst in der *Scapula* (Abb. 9), dann im *Coracoid* sensu stricto (dem zentralen Teil des Coracoids sensu lato) (Abb. 11) und schließlich im *Epicoracoid* (Abb. 19) und im *Procoracoid* (Abb. 21) auf. «Bei Amnioten verknorpelt zuerst das Coracoid, dann die Scapula, endlich, wo vorhanden, das Procoracoid. Bei Amphibien (und nach den Befunden der Verfasserin auch bei Reptilien) geht die Scapula voran, dann folgt das Coracoid, schließlich auch hier das Procoracoid als letztes» (H. BRAUS, S. 255). Außer der Suprascapula, dem cranialen Rande der Mesoscapula [1], dem Epicoracoid und dem

[1] Als Mesoscapula bezeichne ich in Anlehnung an PARKER (1868) die dorsale Verschlußspange der Fenestra coracoscapularis. Auf die Homologisierung mit dem Acromion wird in der Diskussion noch eingegangen werden.

Tabelle 1: Das Verschlußgewebe der Fenster Nummer 1, 2 und 3

Stadium	Fenster Nr. 1	Fenster Nr. 2	Fenster Nr. 3
A	Nichts vorhanden.	Nichts vorhanden.	Nichts vorhanden.
B	Membrana obturatoria von mesenchymatischem Charakter (Blastem), dick; Zellkerne sind rund, liegen eng aneinander; Färbung genau gleich wie die des umgebenden Gewebes (rötlich mit Dreifachfärbung Bleu de Lyon etc.).		Membrana obturatoria von mesenchymatischem Charakter (Blastem), dick (dicker als das, das Fenster Nr. 1 schließende Gewebe), Zellkerne sind rund, liegen eng aneinander; Färbung wie die des umgebenden Gewebes (rötlich mit Dreifachfärbung Bleu de Lyon, etc.).
C	Membrana obturatoria von mesenchymatischem Charakter, dick; Zellkerne sind rund bis oval.	Nichts vorhanden.	Membrana obturatoria von mesenchymatischem Charakter, dick wie der umgebende Knorpel; Zellkerne immer noch rund.
D	Membrana obturatoria mit Azan sehr schwach blau gefärbt, dünner geworden; Zellkerne sind länglich; der membranartige Charakter tritt jetzt deutlicher hervor.	Nichts vorhanden.	Membrana obturatoria mit Azan sehr schwach blau gefärbt; Zellkerne sind länglich.
E	Membrana obturatoria mit Azan schwach blau gefärbt; an den Rändern noch dick, in der Mitte dünner; Kerne sind lang, 2- bis 3schichtig.	Nichts vorhanden.	Membrana obturatoria mit Azan schwach blau gefärbt; 4- bis 5schichtig.

Stadium	Fenster Nr. 1	Fenster Nr. 2	Fenster Nr. 3
F	Membrana obturatoria fast wie in Stadium E; Zellkerne sind lang, bis auf die Ränder zweischichtig.	Knorpel fängt an, dünner zu werden, 3 bis 4 Zellschichten.	Wie Stadium E.
G	Wie Stadium F.	Knorpel noch dünner geworden, 2 bis 3 Zellschichten.	Membrana obturatoria mit Azan schwach blau gefärbt, dünner geworden (3- bis 4schichtig); Zellkerne sind lang.
H	Wie Stadium F.	Knorpel durch dikkes, mit Azan schwach blau gefärbtes, membranartiges, Gewebe ersetzt.	Membrana obturatoria mit Azan blaßblau gefärbt, 3- bis 4schichtig; Kerne sind lang.
I	Membrana obturatoria in der Mitte noch dünner, 1- bis 2schichtig, nur schmaler Rand noch dicker.	Noch fast völlig wie Stadium H (Kerne des Gewebes sind rund bis oval), nur am äußeren Rande schon Beginn einer Verknöcherung vom perichondralen Knochenmantel des Ossifikationszentrum des Coracoids her.	Membrana obturatoria mit Azan intensiver blau gefärbt, 3- bis 4schichtig.
J	Wie Stadium I.	Die Knochenlamelle (Kerne sind länglich, Plasma mit Azan rot gefärbt) ist weiter mediad gewachsen. Nur am inneren Rande noch Rest des dicken Gewebes.	Membrana obturatoria mit Azan blau gefärbt, 3- bis 4-schichtig.
K	Wie Stadium I.	Fenster vollständig verknöchert durch dünne Knochenlamelle.	Membrana obturatoria mit Azan blau gefärbt, 2- bis 3schichtig.

Procoracoid, welche lebenslang knorpelig bleiben, besteht der übrige Schultergürtel der Reptilia, d. h. die Scapula und das Coracoid, im ausgewachsenen Tier aus Knochensubstanz (Abb. 3 und 4). Die Knochenkerne treten getrennt auf (zuerst in der Scapula [s. Abb. 21a] und dann im Coracoid [s. Abb. 23a]) und bleiben im Embryo auch stets getrennt. Die Grenze zwischen den Hauptregionen des Gürtels wird embryonal stets durch Knorpel markiert. Später tritt eine Synostose auf.

Thoracale (Clavicula)

Die erste Anlage des paarigen *Thoracale* findet sich in Stadium B. Im Querschnitt erscheint das Gewebe der Thoracalia als zwei Flecken aus verdichteten Kernen im Corium, welche ventrolateral der Suprascapula liegen. Die Zellkerne sind fast rundlich und gleichen denen des umgebenden Gewebes. In Stadium C erkennt man zwischen den zentral gelegenen Zellen (= Osteoblasten) dieses Flecks eine mit Azan tiefblau gefärbte Substanz, das Osteoid. Später nimmt die blaue Farbe ständig zu. So werden die Osteoblasten als Osteocyten in den Knochen eingeschlossen. Es entsteht jederseits eine Spange, das Thoracale. Später nähern sich die Spangen median und erreichen langsam die Lage und die Ausdehnung des erwachsenen Zustandes. In Stadium G weisen die beiden ventromedialen Enden der Thoracalia erstmalig je ein Foramen auf. Die Verbindungsstelle zwischen Suprascapula (Acromion) und Thoracale besteht zuerst aus rein mesenchymatischen Zellen und später aus älterem Bindegewebe. Die Thoracalia verknöchern von allen Teilen des Schultergürtels zuerst. Bei *Hemidactylus* und *Gehyra* ist ihr mediales Ende verbreitert und durchlöchert, die laterale Hälfte ist aber schmal.

Episternum

Das unpaarige *Episternum* tritt etwas später als die beiden Thoracalia auf. Die erste Andeutung vom Episternum findet sich in Stadium D (Abb. 12). Ein unpaares, regelmäßiges, dichtgedrängtes Bindegewebe liegt caudal der Thoracalia und ventral der ventromedialen Enden der Partes coracoideae. Es zeigt eine mit Azan ganz intensiv blau gefärbte, linienförmige Stelle in seinem Innern. Diese

ist die erste Anlage des eigentlichen knöchernen Episternums. Das Episternum entsteht also selbständig aus einem dichtgedrängten Bindegewebe, und es besteht weder mit den Thoracalia noch mit dem Schultergürtel eine direkte Verbindung.

In den folgenden Stadien beobachtet man eine Lageveränderung. Der cranio-mediale Teil des Episternums kommt dorsal der ventromedialen Enden der Thoracalia zu liegen; der hinterste Teil hingegen liegt ventral des Sternums. Gleichzeitig erfolgt die Bildung der Queräste, welche später mit ihren lateralen Spitzen die Thoracalia fast berühren. So erhält das Episternum seine definitive Kreuzform und Lage (Abb. 18, 20, 22, 25. 30, 1a).

Die Knochenbildung des Episternums erweist dieses eindeutig als einen Deckknochen, worin es den Thoracalia gleicht.

Sternum

Schon im ersten Stadium findet sich die primäre Anlage von paarigen *Sternalleisten* (Abb. 5). Dieselben liegen am medialen Rand der beiden Hälften der Partes coracoideae als eine Mesenchymverdickung und Anreicherung an Zellkernen. Das Mesenchym der Leisten ist von den Schultergürtelanlagen durch eine schmale Schicht indifferenten, embryonalen Gewebes getrennt. Die Sternalstreifen liegen zu beiden Seiten des Embryos und sind zunächst sehr weit getrennt. Sie haben zueinander eine fast parallele Lage. Von Bedeutung ist, daß noch keine einzige Rippe in die Sternalstreifen übergeht.

Im Stadium B erscheint die Anlage des Sternums mit voller Sicherheit als paariger mesenchymatöser Streifen, der jetzt (sekundär) auf einer Strecke ohne deutliche Grenze in das Coracoid übergeht. Die Sternalstreifen sind dreieckig und je auf der lateralen Seite mit den distalen Enden der 1. und 2. Sternalrippen (Brustrippen) verbunden (ebenfalls erst sekundär) (Abb. 6).

Im folgenden Stadium (C) bilden sich an ihren cranio-lateralen, am medialen Saum der Coracoide liegenden Rändern die Sulci coracoidei (Abb. 10). Infolge der weiteren Vertiefung dieser Rinnen entstehen an jedem Sternalstreifen zwei Labien: Labium dorsale und Labium ventrale.

In den Stadien D und E nähern sich die Sternalleisten langsam

mediad (Abb. 12, 16), und der Zwischenraum wird von einem embryonalen Gewebe eingenommen. Nun bestehen die Sternalplatten zum Teil aus Vorknorpel und nur noch zum Teil aus Mesenchym.

In späteren Stadien (ab F) findet sich cranial des *Sternums* ein blutgefäßreiches Gewebe, welches zwischen den Partes coracoideae aus einem dorsalen und einem ventralen Teil besteht, die durch einen schiefen medialen Teil verbunden sind (Abb. 31a). In den caudal folgenden Schnitten wird diese Membran kräftiger, bis schließlich das Sternum auftritt (Abb. 31b). Die Verwachsung des Sternums beginnt etwas vom cranialen Ende entfernt in caudaler Richtung und hört in Stadium F etwas cranial (80 μm) vom Ansatz der 1. Sternalrippe auf (Abb. 18). In Stadium F findet die erste Verwachsung statt,

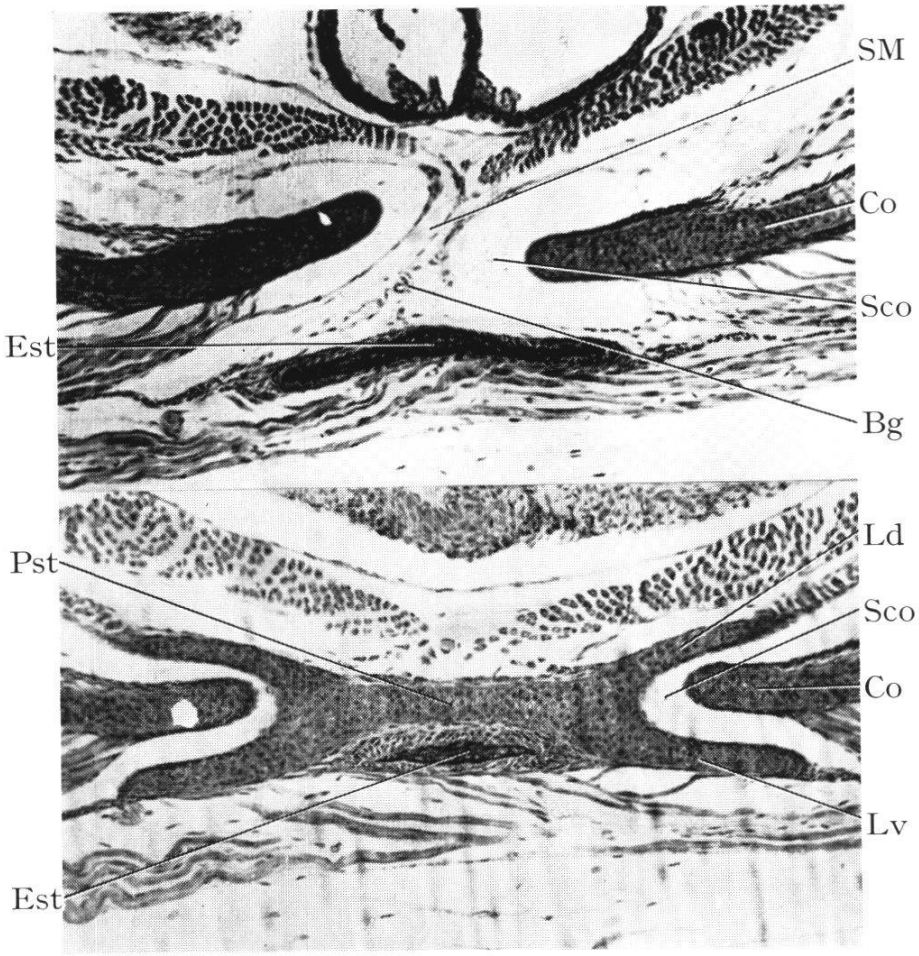


Abb. 31a: Cranial vom Sternum.
Abb. 31b: Im Gebiete des Sternums.

Abb. 31a–b: Stadium J.
Querschnittserie; Ansicht von vorn. Vergrößerung 105 ×.

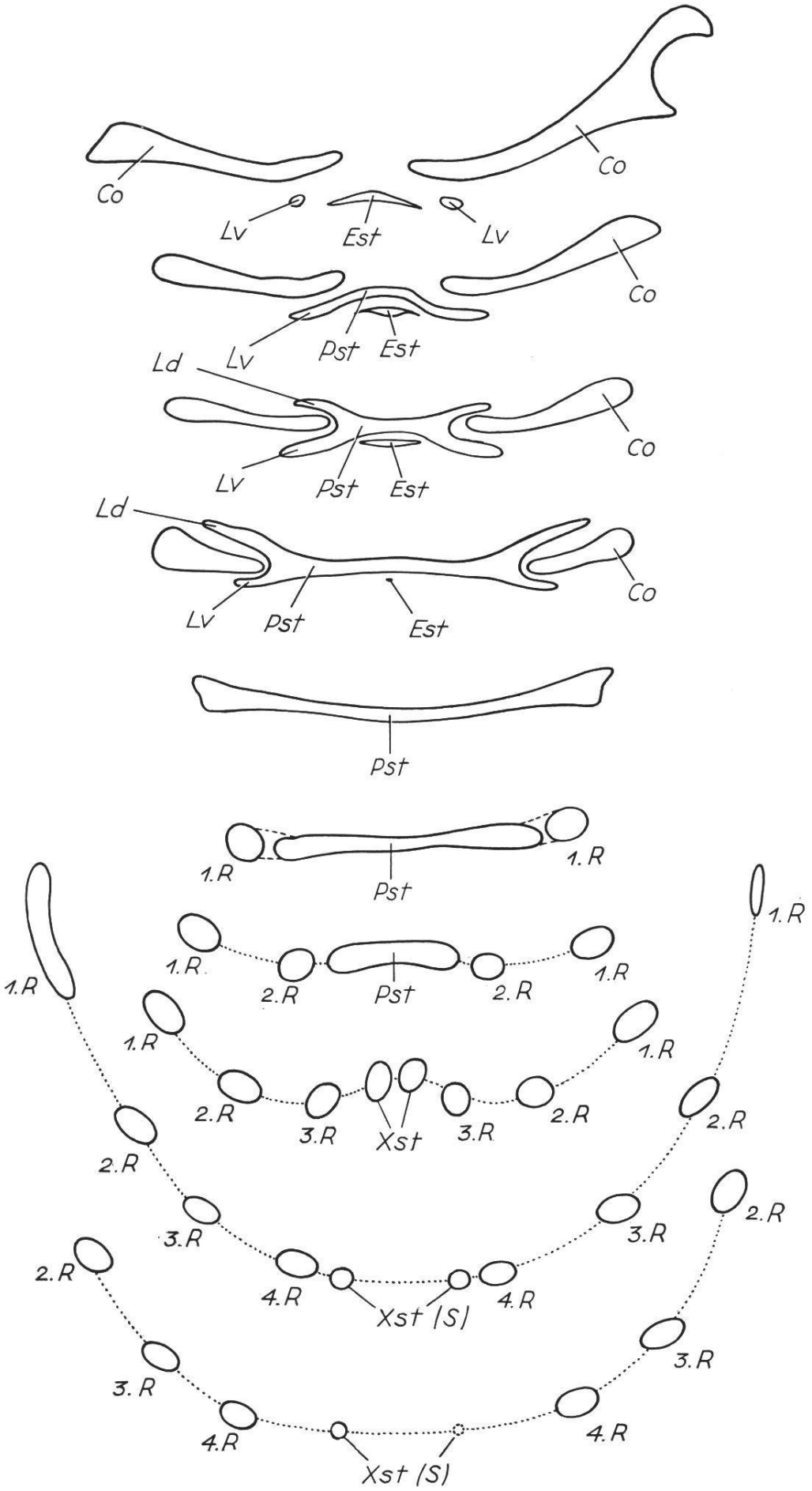


Abb. 32: Stadium J.
Schematische Querschnitte durch das Sternum. Vergrößerung 33 ×.

welche sich dann in späteren Stadien sukzessive in caudaler Richtung fortsetzt. Die caudal gelegene Partie des Sternums, welche W. K. Parker als *Xiphisternum* bezeichnet, bleibt zeitlebens getrennt, und jede Hälfte gabelt sich caudad. Der äußere Teil geht in die 4. Brustrippe über, der innere ist ein kurzer Stumpf, der keine Verbindung mit der 5. Brustrippe besitzt (siehe Abb. 20, 22, 25, 30, 32, 1a). Diese endet ventral frei.

In den Stadien A und B besteht das Sternum aus Mesenchym. Im Stadium C ist es in der Mitte schwach vorknorpelig geworden. In Stadium D sind das Sternum (d. h. nur bis zu dem Ansatz der ersten Brustrippe) und der Ansatzteil der Rippen vorknorpelig, die übrige Partie bleibt mesenchymatös. In Stadium E besteht das Sternum zum Teil (cranial) aus embryonalem Knorpel, zum Teil (in der Mitte bis zum Ansatz der 2. Brustrippe) aus Vorknorpel und zum Teil (hinten) auch noch aus Mesenchym. Die Sternalrippen haben hingegen alle schon knorpeligen Charakter angenommen. In Stadium F besteht das Sternum von fast ganz vorn bis zum Ansatz der 3. Brustrippe aus embryonalem Knorpel und der übrige Teil aus Vorknorpel. In Stadium G ist das Sternum bis zum Ansatz der 4. Brustrippe knorpelig geworden, der hintere Rest (und auch der cranialste Abschnitt) bleibt aber noch vorknorpelig. Erst ab Stadium H besteht das Sternum vollständig aus Knorpel.

Der Verknorpelungsprozeß verläuft beim Brustbein langsamer als bei den Sternalrippen. Er schreitet in caudaler Richtung fort. So findet man in jüngeren Stadien einen graduellen Unterschied in der Gewebedifferenzierung des Sternums und der Rippen. Es zeichnet sich aber keine deutliche Grenze zwischen den Rippen und dem Brustbein ab, da sich das Gewebe der Sternalstreifen direkt in die Rippen fortsetzt. Das Xiphisternum wird erst gebildet, wenn das Sternum schon aus Vorknorpel besteht, und zwar als Auswuchs des eigentlichen Sternums. Nach meinen Befunden geht die Verknorpelung des Sternums nicht von den Rippen, sondern, im großen und ganzen gesehen, vom Vorderende der Sternalstreifen aus.

Der Ursprung des Sternums ist also paarig und selbständig. Erst mit dem Wachstum der Sternalstreifen werden diese in ventraler Richtung medialwärts verschoben. Dabei nähern sie sich so stark, daß sie sich berühren und miteinander in innige gewebliche Verbindung treten. Sie verwachsen langsam in cranio-caudaler Richtung. Auf diese

Weise entsteht das unpaare Sternum. In jüngeren Stadien, aber nicht im jüngsten, haben die Sternalleisten vorübergehend auch eine schwache Verbindung mit den Coracoiden, die in ältern Stadien nicht mehr gefunden wird. Die Sternalrippen verschmelzen sekundär mit den Sternalstreifen und zwar in der Richtung von vorn nach hinten.

5. Diskussion

Bei *Hemidactylus* entstehen alle Teile des *primären Schultergürtels* auch nach meinen Befunden aus einer einzigen, massiven, mesenchymatischen Anlage und differenzieren sich erst durch die Verknorpelungs- und die Verknöcherungsprozesse und auch durch die Fensterbildung in verschiedene Teile. Rechte und linke Hälfte überlagern sich schließlich auch noch ventral (Arcizonie), wobei nach meinem Material das nach NAUCK (1938) bei den Lacertiliern als gewöhnlich bezeichnete Verhalten, daß die rechte Platte ventral der linken liegt, nur bei einigen der aus Indien stammenden Adulttiere beobachtet werden konnte. Andere Adulttiere und vor allem die Tiere der aus Java stammenden Embryonalserie wiesen ein genau umgekehrtes Verhalten auf. Diese Befunde zeigen, daß man der Art der Überlagerung der Coracoide keine phylogenetische Bedeutung beimessen darf. Schon NAUCK vermutete, daß «individuelle Wechselzustände vorkommen».

Die einheitliche Anlage des *Scapulocoracoids* wurde auch bei anderen Lacertilia allgemein festgestellt. Meinungsverschiedenheiten bestehen nur hinsichtlich der Homologisierung einzelner Teile des Lacertilia-Coracoids mit gleichbenannten anderer Wirbeltiergruppen sowie über die Fensterbildung.

Besonders strittig ist die Homologisierung des *Procoracoids* (d. h. des cranialen, zeitlebend knorpelig bleibenden Randes des Coracoids) der Lacertilia mit dem der Anura. Während einige Autoren, z. B. GEGENBAUR (1898), ANTHONY et VALLOIS (1914) und VIALLETON (1919) durchaus für eine Homologisierung von Lacertilia- und Anura-Procoracoid sind, weist FUCHS (1926, 1927) darauf hin, daß die Fensterbildung zumindest bei *Rana* auf ganz andere Weise als bei den Lacertilia (Sauria) entsteht: Das Fenster zwischen Procoracoid und Coracoid bildet sich hier dadurch, daß zwei ventralgerichtete Fort-

sätze von der Schultergegend aussprossen, deren freie Enden sich vereinigen. Nur Tieren mit einem solchen «primären Fenster» billigt FUCHS den Namen Procoracoid für die craniale Spange zu. Bei den Lacertilia entstehen Fenster erst sekundär durch Rückbildungen innerhalb von Skelett-Anlagen, und hier lehnt FUCHS den Ausdruck «Procoracoid» ab. Er ersetzt ihn durch den Ausdruck «Paracoracoid» bzw. «Taenia paracoracoidea». Ob dieses gerechtfertigt ist, sei dahingestellt, da von BRAUS (1909) bei *Bombina* und von NAUCK (1928) bei *Alytes*, also ebenfalls bei Anura, die Bildung des betreffenden Fensters und seines Rahmens aus einer zusammenhängenden Blastemplatte, also sekundär, beobachtet wurde. Der FUCHSsche Ausdruck Paracoracoid hat sich jedenfalls bis heute nicht durchgesetzt.

Außer dem Namen Paracoracoid für das Procoracoid GEGENBAURS kann man gelegentlich auch die Termini «Praecoracoid» und «Epicoracoid» lesen. BROOM (1906) sagt dazu folgendes: «Some confusion has arisen with regard to the names epicoracoid and praecoracoid. The former was, I believe, first applied to the anterior coracoidal element in the Monotremes, the latter to the anterior element in the Amphibians and primitive Reptiles. It is now, however, pretty generally agreed that the anterior element of the Monotremes is homologous with the anterior cartilaginous bar in the Amphibia and with the anterior of the two ventral elements of the early Reptiles, and therefore the same name ought to apply to both. Though 'epicoracoid' is apparently the earlier of the two names, only confusion would result from retaining it for the anterior coracoidal element, since following K. PARKER, it has been almost constantly used in a different sense. Praecoracoid on the other hand, well established as the name for the anterior element». Nichtsdestotrotz finden wir den Namen Epicoracoid für den cranialen, vor einem Fenster gelegenen Rand des Coracoids s. l. z. B. 1956 bei ROMER wieder! ROMER nennt nämlich bei den Lacertilia nicht nur den ventromedialen Rand des Coracoids s. l., wie vor allem bei den Anura üblich, Epicoracoid, sondern *alle* nicht verknöcherten Teile desselben, also inklusive Procoracoid sensu GEGENBAUR.

Dieser Benennung möchte ich nicht folgen, sondern ich gliedere die nicht verknöchernde Zone des Coracoids s. l. der Lacertilia in Pro- und Epicaroid, wobei ich den Terminus Epicoracoid auf den ventromedialen Rand beschränke. Schon NAUCK (1938) weist darauf hin, daß die Anwendung des Begriffes Epicoracoid im rein histo-

logischen Sinne ad absurdum führt. ROMERS Terminologie weicht auch insofern von allen anderen Autoren ab, indem er bei den Reptilien das sonst allgemein als Coracoid bezeichnete zweite Verknöcherungszentrum des primären Schultergürtels (das erste ist die Scapula) Procoracoid nennt: «Bei Anuren und Reptilien tritt ein zweites, ventrales Ossifikationszentrum auf, das die scapulare Ossifikation auf das Schulterblatt oberhalb der Gelenkpfanne begrenzt. Dieses untere Element wird bei Fröschen und Reptilien häufig Coracoid genannt. Jedoch ist dieser Knochen,..., dem echten Coracoid nicht homolog und sollte besser als Procoracoid bezeichnet werden. Bei Reptilien und Vögeln wird im allgemeinen der enchondrale Schultergürtel von diesen beiden Elementen gebildet, obwohl von Gruppe zu Gruppe beträchtliche Formunterschiede bestehen. Bei den fossilen Formen, die zu den Säugern führen, tritt dagegen eine Neubildung auf. In der Coracoidplatte erscheint am Hinterende ein zweites Element, das 'echte Coracoid', und nimmt bei den therapsiden Reptilien allmählich die Stelle des Procoracoids ein» (ROMER 1959). Inwieweit sich diese neue Ansicht in bezug auf die Verwendung der Termini «Coracoid» und «Procoracoid» durchsetzen wird, bleibt abzuwarten. Jedenfalls schafft sie vorläufig nur Verwirrung.

Sehr unsicher ist ferner die Homologisierung der sog. *Mesoscapula* mit dem *Acromion*: W. K. PARKER (1868) schreibt über die Scapula von *Hemidactylus*: The Scapula is «having at its lower third a 'mesoscapular' or acromial spur growing forwards, at right angles to it: this spur is cartilaginous at its free end, and is bounded above by the scapular and below by the coracoscapular notch. This is the clearest prophecy concerning the 'acromion' of the Mammal, especially of the Monotreme and the Cetacean, that is given forth by the Lizard group: it is a 'sure word' to him who can interpret it. The unossified end of this acromion of the Gecko is exactly that morsel of cartilage which will be found cut off from its own stem and grafted upon the upper end of the clavicle in the Bird and the Mammal, a metamorphic blending of the endo- and exo- skeletal elements never (as far as I have seen) to be found in the cold-blooded Vertebrata». PARKER homologisiert also die dorsale Verschlußspange der Semifenestra coracoscapularis mit dem Acromion! Unter dem Acromion versteht man normalerweise aber auch bei den Lacertilia diejenige Stelle der Pars scapularis, an der die Clavicula (das Thoracale) anliegt, sofern sie durch

einen Vorsprung ausgezeichnet ist. Dieser befindet sich in verschiedener Höhe der Pars scapularis, d. h. an der knöchernen Scapula oder an der knorpeligen Suprascapula. Bei einigen Lacertilia liegt das Acromion am cranialen Scapularrand dorsal von der Fossa articularis, bei *Chamaeleo* und *Crocodilus* liegt es, wie bei den Amphibia, in der Gegend vor der Schulterpfanne. Im Bild des *Hemidactylus*-Schultergürtels von W. K. Parker liegt das Thoracale dem knorpeligen Suprascapularrand an. Das Acromion müßte also an dieser Stelle sein, und in der Tat ist es nach meinem Befund auch hier gelegen. Im Falle von *Hemidactylus* lehne ich deshalb eine Homologisierung der Mesoscapula, d. h. der dorsalen Verschlußspange der Fenestra coracoscapularis, mit dem Acromion ab.

Alle Autoren, d. h. Götte (1877), Hoffmann (1890), Gegenbaur (1898), Fürbringer (1900), Wiedersheim (1906), van Gelderen (1925) und Fuchs (1927), sind sich darüber einig, daß die Entstehungsweise der meist von Membranen verschlossenen Saurier-*Fenster* erst sekundär durch Verdünnung und Zurückbildung der Skelettanlage entstanden sind. Nur die Interpretierung gewisser Tatsachen ist teilweise verschieden. Grundlegende Untersuchungen zum Thema der Schultergürtel-Fenster hat vor allem Fuchs (1926, 1927) durchgeführt. Nach ihm gibt es zweierlei Arten von Fenstern und Membranen: «Primäre oder Sprossungsfenster und sekundäre oder Reduktionsfenster und ebenso primäre, auf die primordiale Skelettanlage zurückzuführende, skeletogene Membranen, und sekundäre, nicht auf die Skelettanlage zurückzuführende, nicht skeletogene sondern fibrogene Membranen. Die primären Fenster werden von den sekundären Membranen verschlossen» (z. B. bei den anuren Amphibien und den Schildkröten), «die sekundären Fenster von den primären Membranen» (z. B. bei den Sauriern). Die Entstehungsweise der Fenestra coracoidea principalis sive anterior (Fenster Nr. 1) und der Fenestra coracoscapularis (Fenster Nr. 3) des *Hemidactylus*-Schultergürtels ist auch nach meinen Befunden so, wie sie Fuchs (1927) bei den Lacertilia erklärt hat, d. h. während der ontogenetischen Entwicklung entstehen diese zwei Fenster aus einer einheitlichen, nur von Foramen diazonale durchbohrten Platte erst sekundär durch die Rückbildung der primordialen Skelettanlage. Das Blastem wird an zwei Stellen zu Bindegewebsmembranen (Membranae obturatoriae) reduziert. Die Membranae obturatoriae der Fenster Nummer 1 und 3, die schon beim

Übergang des zentralen Teiles des Coracoids vom mesenchymatischen in den vorknorpeligen Zustand auftauchen, sind am Anfang sehr dick, während sie in älteren Stadien viel dünner werden als die sie umgebenden Skeletteile (Näheres über die Membranae obturatoriae siehe Tabelle 1). Vom Anfang bis zum Ende ist das Fenster Nummer 1 cranial mit einer Spange, dem zeitlebens knorpelig bleibenden Procoracoid, versehen. Hingegen ist das Fenster Nummer 3 nur in seinen jüngeren Stadien cranial auf diese Weise geschlossen. Vom Stadium E an bleibt es zeitlebens unbegrenzt (Abb. 14), und man bezeichnet es als Semifenestra coracoscapularis. Die Bezeichnung «vollständiges Fenster» von FÜRBRINGER (1900) und CAMP (1923) ist für Fenster Nummer 3 im adulten *Hemidactylus*-Schultergürtel nicht richtig. In der Entwicklung der Fenestra coracoidea posterior (Fenster Nummer 2) habe ich Folgendes beobachten können: Die erste Andeutung dieses Fensters zeigt sich im Stadium F (Abb. 17) als eine Rückbildung des Knorpels an der betreffenden Stelle, dann tritt ein dickes, membranartiges Gewebe auf und schließlich eine lamellenförmige Verknöcherung (Abb. 27, 29), die auch im Adulttier noch zu sehen ist. Es bildet sich also keine richtige Membrana obturatoria, und dies erklärt wohl die widersprechenden Angaben der verschiedenen Autoren für *Hemidactylus*. Einige (z. B. FÜRBRINGER, 1900, und CAMP, 1923) bezeichnen nämlich Fenster Nummer 2 als ein vollständiges Fenster, andere (z. B. WELLBORN, 1933/34) aber sehen an dieser Stelle überhaupt keines! Beide Ansichten sind gerechtfertigt, je nachdem, ob man mehr Wert auf die Histologie des adulten Schultergürtels (Verknöcherung!) oder auf die Embryonalentwicklung legt.

Die Semifenestra scapularis, die FÜRBRINGER unter anderem auch bei *Hemidactylus* und WELLBORN bei *Gekko verticillatus* angeben, ist nach mir kein Fenster, weil sie weder durch Sprossung noch durch Reduktion entstanden ist.

Über die Entstehung der *Clavicula* (des Thoracale) [1] stimme ich mit den Autoren GEGENBAUR, FÜRBRINGER, SCHAUINSLAND, WIEDERSHEIM, BOGOLJUBSKY, JUHN und PORTMANN überein. Sie sagen, daß das paarige Thoracale ein mehr oder minder selbständig entstehender Deckknochen ist, eine Ansicht, die wohl nur GÖTTE nicht teilt.

Auch das *Episternum* entsteht nach meinem Befund völlig selb-

[1] Ich möchte beide Ausdrücke gleichberechtigt nebeneinanderstellen.

ständig. Ich komme hierin zum gleichen Ergebnis wie SCHAUINSLAND, WIEDERSHEIM, und JUHN. Alle Autoren, mit Ausnahme wiederum von GÖTTE, sehen das Episternum als reinen Hautknochen an. Es entsteht aus einem dichtgedrängten Bindegewebe, das die Stelle des Episternums einnimmt, ehe die Knochenbildung getätigt wird (hierin deckt sich mein Befund mit dem GEGENBAURS). Bei *Hemidactylus* ist das Episternum sehr gut ausgebildet als ein kreuzförmiges, unpaares Gebilde. Seine relativ langen Queräste berühren beinahe die Thoracalia mit ihren cranio-lateralen Spitzen. Hingegen zeigt das Episternum bei *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) eine Lanzettform mit nur sehr kurzen, nach vorn gerichteten Querästen in der Mitte, und zwar dort, wo die größte Verbreiterung besteht. Die Queräste erreichen nie die Claviculae. Ein Fenster, das nach W. K. PARKER bei *Hemidactylus* im Episternum auftreten soll, habe ich nicht gefunden.

Schlußendlich entsteht in Form der paarigen Sternalanlage nach meinen Befunden bei *Hemidactylus* auch das *Brustbein* völlig selbständig, worin ich mit den Ansichten BOGOLJUBSKYS, ROMERS und GLADSTONES and WAKELEYS übereinstimme. Van GELDEREN läßt nur das «Prosternum» autochthon entstehen, das «Xiphisternum» costal. Das kann ich nicht bestätigen. Meiner Ansicht nach verbinden sich die Rippen mit dem Pro- und Xiphisternum erst sekundär. Eine Einteilung des *Hemidactylus*-Sternums in drei Abschnitte, wie sie WELLBORN (1933/34) vornimmt, halte ich nicht für gerechtfertigt, da zwischen seinem «Mesosternum» und «Xiphisternum» keine deutliche Grenze, wie z. B. bei *Chirotes canaliculatus* BONNAT, sichtbar ist.

DANKSAGUNG

An dieser Stelle sei mir gestattet, in tiefer Dankbarkeit meiner beiden Lehrer, der Herren Professoren Dr. Josef Kälin und Dr. Gerolf Lampel zu gedenken. Die Anregung zu dieser äußerst interessanten Arbeit wurde mir von Herrn Professor Dr. J. Kälin gegeben. Herr Professor Dr. G. Lampel hatte die große Güte, meine Forschungsarbeiten zu leiten, sie stets bereitwilligst zu unterstützen und durch sein dauerndes Interesse vorwärts zu treiben. Ich spreche ihm hier meinen aufrichtigen Dank aus.

Ebenso bin ich Herrn Hauptkonservator Dr. Heinz Wermuth vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart, Herrn P. Geinoz, Präparator am Zoologischen Institut in Freiburg, und Hochwürden Pater Bernardin Wild vom Justinus-Werk in Freiburg für ihre Mithilfe zu großem Dank verpflichtet.

6. Zusammenfassung – Summary – Résumé

Nach einem kurzen historischen Überblick wird zunächst der adulte Brustschulterapparat von *Hemidactylus brookii* GRAY und *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) beschrieben. Beide Arten unterscheiden sich vor allem durch die Form des Episternums und die Art des Rippenansatzes. Es folgt die genaue Analyse der Embryonalentwicklung des Brustschulterapparates von *Hemidactylus* sp. unter besonderer Berücksichtigung der Verknorpelungs- und Verknöcherungsprozesse, der Fensterbildung im Scapulocoracoid und des Zusammenhanges zwischen den einzelnen Teilen. Die wichtigsten Ergebnisse sind einmal die selbständige Entstehung des Sternums (in allen seinen Teilen), des Thoracale und des Episternums und zum anderen die Feststellung, daß die Fenestra coracoidea posterior nicht von einer Membrana obturatoria, sondern von einer Knochenlamelle verschlossen wird. In der abschließenden Diskussion werden die erhaltenen Befunde mit denen früherer Autoren verglichen und einige Homologiefragen erörtert, z. B. die Homologie des Procoracoids und der Mesoscapula.

After a short historical survey at first the pectoral girdle of the adult *Hemidactylus brookii* GRAY and *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) is described. The two species are distinguished chiefly by the shape of the episternum and by the peculiar way of connection of the ribs with the sternum. Then follows a precise analysis of the embryonic development of the pectoral girdle of *Hemidactylus* sp. with special reference to the processes of chondrification and ossification, the formation of fenestrae in the scapulocoracoid and the connection between the various parts. The most important results are first of all the autonomous origin of the sternum (in all its parts), of the thoracale and of the episternum and on the other hand the observation that the fenestra coracoidea posterior is closed not by a membrana obturatoria but by an ossified lamella. In the final discussion the results obtained are compared with those of previous authors and certain questions of homology, for example the homology of procoracoid and of mesoscapula, are treated.

Après un bref aperçu historique, la ceinture thoracique adulte de l'*Hemidactylus brookii* GRAY et de *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) est décrite. Les deux espèces se distinguent avant tout par la forme de l'episternum et par la liaison particulière des côtes avec le sternum. Une analyse précise du développement embryonnaire de la ceinture thoracique de l'*Hemidactylus* sp. fait suite à cette étude. Le processus de chondrification et d'ossification, de même que la formation des fenêtres dans le scapulocoracoid et la connexion entre les diverses parties ont particulièrement retenu notre attention. Les résultats les plus importants de cette recherche sont, d'une part, l'origine autonome du sternum (dans toutes ses parties), du thoracale et de l'episternum et, d'autre

part, la constatation que la fenestra coracoidea posterior n'est pas fermée par une membrana obturatoria mais par une lamelle osseuse. Pour terminer, les résultats obtenus sont comparés à ceux d'auteurs antérieurs et quelques questions d'homologie, telles que l'homologie du procoracoid et de la mesoscapula, sont discutées.

7. Verzeichnis der Abkürzungen von Textabbildungen

A	Acromion
Bg	Blutgefäß
Co	Coracoid (s. l.)
Eco	Epicoracoid
Est	Episternum
Fa	Fossa articularis
Fd	Foramen diazonale
Fe 1	Fenestra coracoidea principalis sive anterior
Fe 2	Fenestra coracoidea posterior
Fe 3	Fenestra coracoscapularis
H	Herz
Hu	Humerus
L	Leber
Ld	Labium dorsale
Lu	Lunge
Lv	Labium ventrale
Msc	Mesoscapula
N	Nierenkanälchen
Pco	Procoracoid
Pst	Praesternum (= Prosternum)
R	Rippe
St	Sternalanlage
Sc	Scapula
SC	Scapulocoracoid
Sco	Sulcus coracoideus = Sulcus articularis coracoideus
SM	Schiefe Membran vor dem Sternum
Ssc	Suprascapula
Th	Thoracale
Xst	Xiphisternum
Xst (S)	Stumpf des Xiphisternums hinter der Abzweigung der letzten Rippe
V	Verbindungsstelle zwischen Coracoid und Sternum

8. Literaturverzeichnis

ANTHONY, R. et VALLOIS, H., 1914, La signification des éléments ventraux de la ceinture scapulaire chez les Batraciens. Bibl. Anat. **24**, 218–276.

BERNASCONI, A. F., 1951, Über den Ossifikationsmodus bei *Xenopus laevis* DAUD. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. **79**, 193–252.

BOGOLJUBSKY, S., 1914, Brustbein- und Schultergürtelentwicklung bei einigen Lacertiliern. Z. wiss. Zool. **110**, 620–666.

BRAUS, H., 1906, Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts. In HERTWIG, O.: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere **3**, 2. Teil. Verlag G. Fischer, Jena. S. 167–338.

BROOM, R., 1906, Notes on the lacertilian shouldergirdle. Trans. South Afr. phil. Soc. **16**, Part 4, 373–375.

— — 1912, The morpholgy of the coracoid. Anat. Anz. **41**, 625–631.

CAMP, C. L., 1923, Classification of the lizards. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **48**, 289–435.

DEVILLERS, CH., 1954, Le sternum. Traité de Zoologie **12**. Masson et Cie., Editeurs, Paris. S. 698–709.

FUCHS, H., 1926, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschultergürtels der Wirbeltiere, 5. Mitteilung. Anat. Anz. **61**, 1–34.

— — 1927, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschultergürtels der Wirbeltiere, 7. Mitteilung. Anat. Anz. **64**, 257–269.

FÜRBRINGER, M., 1900, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln, 4. Teil. Jenaische Z. Naturwiss. **34**, 215–718.

GEGENBAUR, C., 1898, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere **1**. Verlag W. Engelmann, Leipzig.

VAN GELDEREN, CH., 1925, Die Entwicklung des Brustschulterapparates bei Sauriern. Anat. Anz. **59**, 495–508.

GLADSTONE, R. J. and WAKELEY, C. P. G., 1931/32, The morphology of the sternum and its relation to the ribs. J. Anat. **66**, 508–564.

GÖTTE, A., 1877, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Über das Brustbein und den Schultergürtel. Arch. mikr. Anat. **14**, 502–620.

HERTWIG, R., 1922, Lehrbuch der Zoologie, 13. Aufl. Verlag G. Fischer, Jena.

HOWES, G. B. and SWINNERTON, H. H., 1900, On the development of the skeleton of the tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the egg, on the hatching and on the hatched young. Trans. Zool. Soc. London **16**, 1–86.

JUHN, M., 1923, Die Entwicklung des Sternums bei Lacerta. Acta Zoologica (Stockholm) **4**, 65–110.

KELLER, R., 1946, Morphogenetische Untersuchungen am Skelett von *Siredon mexicanus* SHAW mit besonderer Berücksichtigung des Ossifikationsmodus beim neotonen Axolotl. Rev. Suisse Zool. **53**, 330–426.

NAUCK, E. TH., 1938, Extremitätenskelett der Tetrapoden. In BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. und LUBOSCH W.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere **5**. Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien. S. 71–248.

PARKER, T. J., 1890, On the origin of the sternum. Trans. Proc. New Zealand Inst. **23**, 119–123.

PARKER, W. K., 1868, A monograph on the structure and development of the shouldergirdle and sternum in the vertebrates. Publ. Ray Soc. London.

PETER, K., 1906, Die Methoden der Rekonstruktion. Verlag G. Fischer, Jena.

PORTMANN, A., 1965, Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere, 3. Aufl. Verlag von Schwabe & Co., Basel/Stuttgart.

ROMEIS, B., 1948, Mikroskopische Technik, 15. verb. Aufl. Leibniz-Verlag, München.

ROMER, A. S., 1953, The vertebrate body. W. B. Saunders Co., Philadelphia & London.

— — 1956, Osteology of the Reptiles. The University of Chicago Press, Chicago.

— — 1959, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

SCHAUINSLAND, H., 1900, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. Arch. mikr. Anat. **56**, 747–867.

SIEBENROCK, F., 1893, Das Skelett von *Uroplates fimbriatus* SCHNEID. Ann. naturhist. Mus. Wien **8**, 517–536.

VIALLETON, L., 1919, Epiphyses et cartilage de conjugaison des Sauropsidés. C. r. Acad. Sci. **169**, 306–308.

WELLBORN, V., 1933/34, Vergleichende osteologische Untersuchungen an Geckoniden, Eublephariden und Uroplatiden. **1**. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 126–199.

WERMUTH, H., 1965, Das Tierreich, Lfg. **80**: Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Gekkonidae, Pygopodidae, Xanthusidae. W. de Gruyter & Co., Berlin. S. 1–246.

WIEDERSHEIM, R., 1906, Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 6. Aufl. Verlag G. Fischer, Jena.