

Über angebliche Streptostylie bei der amerikanischen Urodelengattung *Rhyacotriton*.

Von

C. G. S. DE VILLIERS

(Stellenbosch, Südafrika).

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

(Als Manuskript eingegangen am 18. Oktober 1937.)

Vor vier Jahren veröffentlichte EATON (1933) eine sehr interessante Arbeit über die Streptostylie gewisser Ambystomiden-Arten: *Ambystoma gracile*, *Ambystoma macrodactylum* und *Rhyacotriton olympicus*. Durch die Liebenswürdigkeit meiner amerikanischen Kollegin Mrs. GAIGE wurden die beiden letzten der obengenannten Arten mir zur Verfügung gestellt. Es ist mir leider nicht gelungen, *Ambystoma gracile* aufzutreiben.

In einer früheren, sich in der Hauptsache mit dem Suspensorium der Gymnophionen beschäftigenden Arbeit (1936) habe ich auch die Streptostylie von *Ambystoma* gestreift; die beiden obengenannten Arten der Gattung standen mir damals noch nicht zur Verfügung.

Die Amphibien werden meistens als eine autostyle Gruppe mit akinetischem (monimostylem) Suspensorialapparat aufgefasst. Soweit bekannt, trifft das tatsächlich für sämtliche Vertreter der höchstspezialisierten Ordnung der Anuren zu, da bei ihnen meines Wissens der Processus oticus palatoquadrati nie schwindet oder unterbrochen wird. Die Gymnophionen haben unzweifelhaft ein hyostyles Suspensorium, weil, wie MARCUS (1909) festgestellt hat, die Pars quadrata palatoquadrati von dem als Hyoidderivat sich entwickelnden Stapes geschwungen wird (vgl. auch DE VILLIERS

1938). Überdies besitzen die Gymnophionen noch ein Pterygoquadratobasalgelenk, so dass der Schädel doppelt kinetisch ist. Die Gymnophionen besitzen sogar noch den bei den beiden anderen Ordnungen gleichzeitig mit der Hyostylie verschwundenen Quadrathebermuskel, den *Musculus levator quadrati*. Die Urodelen sind wohl wesentlich akinetisch in bezug auf ihren Suspensorialapparat. Von dieser Regel bilden die obengenannten, der amerikanischen Familie der Ambystomiden zugehörnden Arten die einzigen bisher in der Literatur bekannt gewordenen Ausnahmen.

Es hat keinen Zweck, die ältere Literatur über den Urodelen-schädel zu berücksichtigen; alles Wesentliche findet sich in STADTMÜLLER's vorzüglicher monographischer Bearbeitung des Amphibienschädels im KALLIUS-BOLK'schen Handbuch (1936). Demselben Verfasser verdanken wir die ausgezeichnete Arbeit (1924) über die Schädelentwicklung von *Salamandra*. Über die Muskulatur orientiere man sich bei LUTHER (1914), FRANCIS (1934) und EDGEWORTH (1935). Die Kopfnerven wurden von den gleichen Verfassern behandelt; ebenfalls auch von BENEDETTI (1933).

Im wesentlichen handelt es sich um folgende mit dem Suspensorialapparat in Beziehung stehende Muskeln: a) den vom n. trigeminus innervierten *musculus adductor mandibulae internus*, b) den m. *adductor posterior* und c) den m. *adductor mandibulae externus*. Die hier verwendete LUTHER'sche Nomenklatur unterscheidet sich von derjenigen von EDGEWORTH und FRANCIS nur insofern, als letztere den Muskel immer einen levator nennen, wo bei LUTHER adductor steht. Den vom Facialis innervierten und gleich obengenannten Muskeln mit dem Suspensorialapparat in Beziehung stehenden m. *cephalo-dorso-mandibularis* LUTHER's nennen EDGEWORTH und FRANCIS den m. *depressor mandibulae*. Die von EATON (op. cit.) verwendete Nomenklatur wird unten mit den beiden neueren Systemen verglichen; offenbar ist sie den Arbeiten MIVART's entnommen.

Das Viscerokranium.

Rhyacotriton wird durch den Besitz eines verhältnismässig langen, bis in die Orbitalgegend reichenden Pterygoidfortsatzes des Palatoquadratum ausgezeichnet. Der ihn begleitende Deckknochen (Pterygoid) reicht noch ein gut Stück weiter nach vorn, und seine rostrad gerichtete Spitze ist sehnig mit dem Maxillare verbunden. Das Foramen prooticum (Abb. 4) ist eine verhältnismässig grosse

Lücke in der seitlichen Schädelwand vor der Ohrkapsel. Mit seinem oberen Rand ist eine dünne Knorpelspange verschmolzen, die nach hinten in das Palatoquadratum übergeht (Abb. 4). Dieser Knorpelbalken erscheint zuerst als ein die Seitenwand des Knorpelkraniums ergänzender Knorpel; er ist nirgends mit der Gehörkapsel verwachsen, und der Ramus mandibularis V umgreift ihn von aussen her. Obgleich von der Ontogenese dieser seltenen Ambystomide meines Wissens nichts bekannt ist, muss diese an der Gehörkapsel verlaufende Knorpelspange wohl zweifelsohne dem sonst während der Ontogenese verlorengehenden Processus ascendens palatoquadrati homolog sein. Der hinter der Gelenkfläche der beiden Hälften des Mandibularbogens gelegene Teil des Palatoquadratum ist stark nach hinten verlängert und läuft dann in einen sich verjüngenden Knorpelbalken aus, der in den knorpeligen Teil des «Stapes» unmittelbar übergeht. Merkwürdigerweise liegt die Hauptmasse der Pars quadrata palatoquadrati ventral von der Gehörkapsel, ein die Ohrkapsel von aussen umgreifender Processus oticus des Palatoquadratum ist nicht ausgebildet. Überdies sind die einzigen Verbindungen zwischen Viscerokranium und Neurokranium die obengenannten Synchronosen mittelst des Processus ascendens palatoquadrati und der hinteren, verjüngten Partie der Pars quadrata.

Das Verhältnis der Pars quadrata zur Ohrkapsel (Abb. 1) ist sehr merkwürdig. Erstens liegt sie ventral, oder höchstens ventro-lateral von der Kapsel, so dass der quadrato-kraniale Gang horizontal, statt vertikal zu liegen kommt. Zweitens besteht eine eigentümliche Vorrichtung zur Artikulation zwischen Palatoquadratum und Ohrkapsel, indem letztere zwei im Querschnittsbild als Höckerchen erscheinende Knorpelleisten entwickelt, um, sozusagen, das Zerquetschen der in dem quadratokranialen Gang verlaufenden Vena jugularis zu verhüten. Zwischen der äusseren Knorpelleiste und dem gegenüberliegenden Palatoquadratum befindet sich lockeres Bindegewebe, während der Spalt zwischen innerer Knorpelleiste und Palatoquadratum von festerem Bindegewebe, welches eine Annäherung zum vorknorpeligen histologischen Aufbau aufweist, gefüllt ist, als wenn eine früher hier bestehende Synchronose sich in Auflösung befände (Abb. 1).

EATON bespricht nur drei mit der angeblichen Streptostylie in Beziehung stehende Muskeln; sein *m. pterygoideus* entspricht wohl dem gleichnamigen Muskel LUTHER'S und dem *m. levator mandi-*

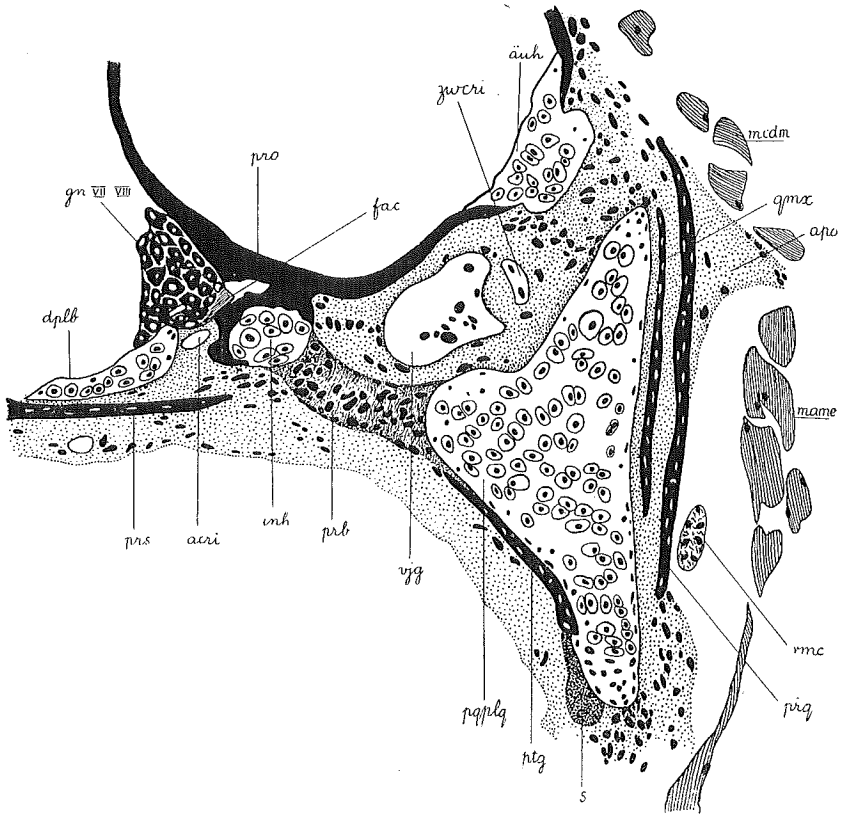


Abb. 1.

Querschnitt durch die rechte Pars quadrata von *Rhyacotriton*.

acri = Arteria carotis interna; apo = Aponeurose; äh = äusseres Höckerchen; dplb = Derivat des Planum basale (rechter Begrenzungsknorpel der Fenestra basicranialis anterior); fac = N. facialis; gn VII VIII = Ganglion acustico-faciale; inh = inneres Höckerchen; mame = M. adductor mandibulae externus; mcdm = M. cephalo-dorso-mandibularis; paplq = Pars quadrata palatoquadrati; prb = bindegewebiger Rest des Processus basalis; pro = Prooticum; prq = Paraquadratum; prs = Parasphenoid; ptg = Pterygoid; qmx = Quadratomaxillare; rnc = Ramus communicans zwischen dem R. hyomandibularis VII und R. mandibularis V; s = Sehne; vjg = Vena jugularis interna; zweri = Zweig der A. carotis interna.

bulae anterior ("deep portion") von FRANCIS. Der meistens für Urodelen nicht mehr verwendete m. digastricus gleicht dem m. cephalo-dorso-mandibularis (LUTHER) und dem m. depressor mandibulae (FRANCIS). Die Bezeichnung m. masseter ist ebenfalls für Urodelen abgekommen und entspricht dem m. adductor mandibulae LUTHER's und dem m. levator mandibulae von FRANCIS. EATON

hat diesen Muskel nicht, wie man es meistens tut, in seinen beiden Komponenten behandelt, doch geht aus seiner Beschreibung hervor, dass der *m. adductor* (bzw. *levator*) gemeint wird. (Der Kürze halber werden diese drei Muskeln zukünftig mit den Abkürzungen *m. pt.*, *m. cdm.* und *m. am.* bezeichnet.) Nach EATON zeichnet die suspensoriale Muskulatur *Rhyacotriton's* sich durch folgende Eigentümlichkeiten aus: a) der *m. pt.* ist stark entwickelt; b) das Paraquadratum besitzt einen langen, schief verlaufenden («oblique») Fortsatz an seinem posterodorsalen Winkel, und ein Teil des *m. am.* nimmt seinen Ursprung von ihm, während der Rest der senkrechten, vorderen Fläche des Knochens entspringt; c) der *m. cdm.* entspringt der oberflächlichen Fascie des dorsalen Bündels der Körpermuskeln, und nach seiner Verjüngung inseriert er an der Kieferbasis ventral vom Kiefergelenk. Während bei anderen Ambystomiden-Gattungen der *m. cdm.* der median-dorsalen Fascie entspringt, ist der Muskel bei *Rhyacotriton* um zwei Drittel seiner Gesamtlänge am Horn des Paraquadratum inseriert. Der *m. cdm.*

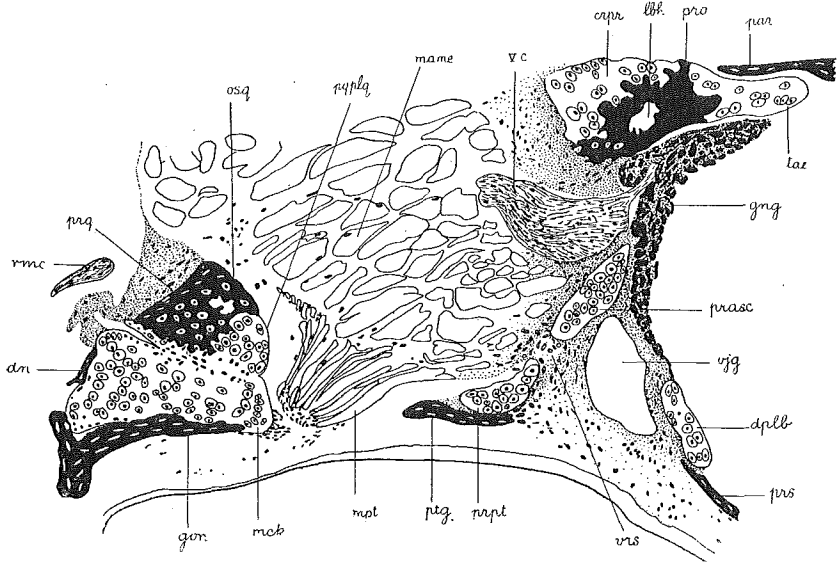


Abb. 2.

Querschnitt durch das linke Suspensorium und die Schädelseitenwand.

crpr = Cartilago prootica; dn = Dentale; gng = Ganglion Gasseri; gon = Goniale; lbh = Labyrinthhöhle; mpt = *M. pterygoideus* (*M. ad. mand. int.*); mck = Meckel'scher Knorpel; osq = *Os quadratum*; par = *Parietale*; prasc = *Processus ascendens*; prpt = *Processus pterygoideus*; ta = seitliche *Taenia*; vrs = Vereinigungsstelle zwischen *Palatoquadratum* und *prasc*; Vc = *R. mandibularis* V. Weitere Abkürzungen wie für Abb. 1.

funktioniert also nicht bloss als Depressor des Unterkiefers, sondern zieht das Paraquadratum nach hinten und sein unteres Ende samt Kiefer und Hyoidapparat nach vorn.

Nun trifft dies alles aber nicht auf den Unterkiefer zu, denn dieser ist, merkwürdigerweise, vom primären Oberkiefer (Palatoquadratum) nur unvollständig abgetrennt (Abb. 2); in der Mitte des Kiefergelenkes bleibt die Pars Quadrata palatoquadrati in synchondrotischem Zusammenhang mit dem MECKEL'schen Knorpel. Es ist leicht möglich, dass es sich um ein jugendliches Exemplar handelt, weil Kieferschliesser, Kieferöffner und Zähne doch normal entwickelt sind. *Rhyacotriton* könnte aber auch ein neotenisch entstandenes Tier sein, das sich durch Saugen statt Kauen ernährt. Auch EATON (op. cit., S. 524) vermutet einen neotenischen Ursprung für *Rhyacotriton* und behauptet, dass "its more primitive characters ... are due to a relative retardation of development".

In dem mir gütigst von Mrs. GAIGE, der Entdeckerin der Gattung, zur Verfügung gestellten Exemplar kann von einem beweglichen Paraquadratum keine Rede sein. Erstens ist der Knochen bindegewebig dem unterliegenden Quadratomaxillare fest angeheftet, und sein unterer Rand ist sogar stellenweise mit dem Quadrato-quadratomaxillare verschmolzen (Abb. 2). Zweitens wird die Beweglichkeit des Palatoquadratoms selber unmöglich gemacht durch das Verhalten des Processus ascendens palatoquadrati (Abb. 2 und 4) und den synchondrotischen Zusammenhang des postsuspensorialen Palatoquadratoms mit dem Gehörskelett.

Wenn es sich, wie allem Anschein nach, um ein jugendliches Tier handeln sollte, müssten sich folgende Veränderungen vollziehen, damit die von EATON für seine Exemplare beschriebene Streptostylie sich ermöglichen liesse: a) die bereits aus vorknorpeligem Gewebe bestehende Verbindung zwischen Palatoquadratum (Processus basalis?) und dem inneren Höckerchen an der Ohrkapsel muss sich gänzlich auflösen, damit das Palatoquadratum sich frei über die Ohrkapsel bewegen kann; dazu ist der Weg schon vorbereitet durch die übrigens von EATON schon richtig beschriebene und betonte Loslösung des dorsal-laterad gelegenen Teils des Palatoquadratoms von der Ohrkapsel, durch die äusserst lockere Verbindung des Paraquadratum mit der Gehörkapsel und das bereits schon ausgebildete äussere Höckerchen, das wohl ohne Zweifel dem Rest des zugrunde gegangenen Processus oticus entspricht. b) Der Processus ascendens palatoquadrati muss aufgelöst werden,

wie das meines Wissens bei sämtlichen erwachsenen Amphibien der Fall ist. c) Der knorpelige Zusammenhang zwischen Palatoquadratum und Stiel des Gehörskeletts muss zugrunde gehen. EATON beschreibt den Stiel (Columella) als mittelst einer Sehne mit dem Paraquadratum (Squamosum) in Verbindung stehend. Es wird sich aber gewiss herausstellen, dass im erwachsenen Zustande diese Verbindung in Wirklichkeit mit dem Palatoquadratum besteht.

Das Gehörskelett von *Rhyacotriton* konnte von KINGSBURY und REED (1909) noch nicht untersucht werden, weil die Gattung zuerst 1917 als *Ranodon (olympicus)* von Frau GAIGE beschrieben wurde.

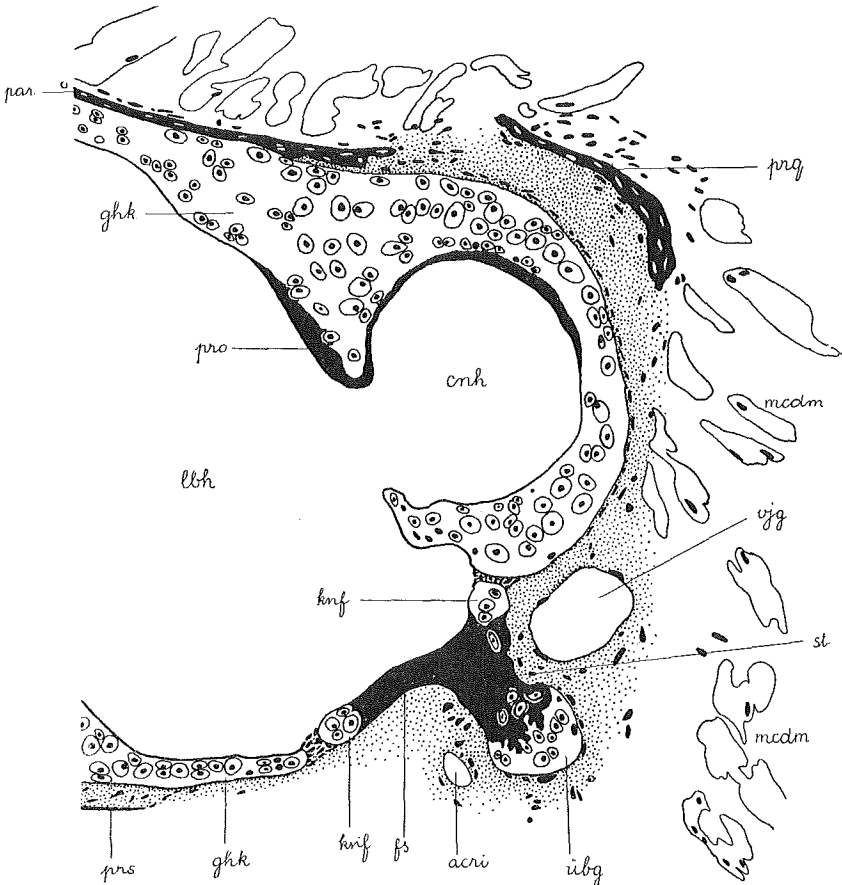


Abb. 3.

Querschnitt im Niveau der Fenestra ovalis der rechten Gehörkapsel. Cnh = Lage des Canalis horizontalis; fs = Fußstück; ghk = Gehörkapsel; knf = knorpeliger Rand des Fußstückes; st = Stiel; übg = Übergang zwischen Stiel und Palatoquadratum. Weitere Abkürzungen wie für vorige Abbildungen.

In einer zusammenfassenden Arbeit aus dem Jahre 1922 wurde aber auch *Rhyacotriton* von DUNN berücksichtigt; nach DUNN wären die Verhältnisse folgende: «Columella» frei vom «perioticum» und leicht beweglich; Operculum wenig entwickelt, (DUNN, op. cit., S. 419). Auf Seite 420 der zitierten Arbeit heisst es für *Hynobius* und *Rhyacotriton*: "Both columella and operculum present. Both free." Über das Gehörskelett einer japanischen *Hynobius*-Art hat Verfasser dieser Arbeit bereits berichtet (1936). Die Gattung ist ausgesprochen hyostyl, weil das Palatoquadratum mit dem vermutlich gleich wie bei den Gymnophionen als Hyoidderivat entstandenen Gehörskelett artikuliert. Bei dem vom Verfasser untersuchten *Hynobius tsuensis* aber ist die «Columella» (Stiel) mit dem Operculum knöchern verwachsen; für diese Art stimmt also das Kriterium "both operculum and columella free" nicht. Bei *Rhyacotriton* (Abb. 3) ist das Fußstück (Operculum) verknöchert, nur sein der Fenestra ovalis angefügter Rand bleibt knorpelig. Der Stiel Columella) ist auch verknöchert, geht aber in den knorpeligen hinteren Ausläufer des Palatoquadratum über. Markhöhlen, wie sie im Fußstück und Stiel bei *Hynobius* vorkommen, fehlen bei *Rhyacotriton*. Es ist höchst unwahrscheinlich, dass durch Rückbildung des Knochengewebes zwischen Stiel und Fußstück diese beiden Knöchelchen "free" werden, wie DUNN es auch für *Rhyacotriton* angibt. EATON beschreibt zwei das Palatoquadratum mit den benachbarten Skelettstücken verbindende Sehnen, von welchen die eine sich zwischen dem Stiel der Columella und dem Paraquadratum (Squamosum) und die andere zwischen dem Quadratum und dem Hyoidapparat erstrecken soll. Am Quadratende der letzteren Sehne soll sich ein von EATON mit dem Epiphyale homologisiertes Knörpelchen befinden. In meinem Exemplar ist der Stiel des Hörapparates in knorpeliger Kontinuität mit dem Palatoquadratum (Abb. 3 und 4), und keine Sehne ist ausgebildet. Die zweite Sehne erstreckt sich zwischen Ceratohyale und Pars quadrata, ein Epiphyale kommt aber nicht vor.

Endlich bleibt noch die Behauptung EATON's übrig, dass die obere Kiefergelenkfläche nicht bloss vom Quadratum, sondern auch vom Paraquadratum gebildet wird. Nun ist es aber unmöglich, dies durch Sezierung festzustellen; es stellt sich im Gegenteil heraus, dass bei *Rhyacotriton* bekannte Verhältnisse vorliegen. Die Pars quadrata ist schwach enchondral zu einem Os quadratum verknöchert, mit dessen vorderen unteren Rand das Quadratomaxillare auf kurzer Strecke verschmilzt. Nach hinten zu wird die Pars

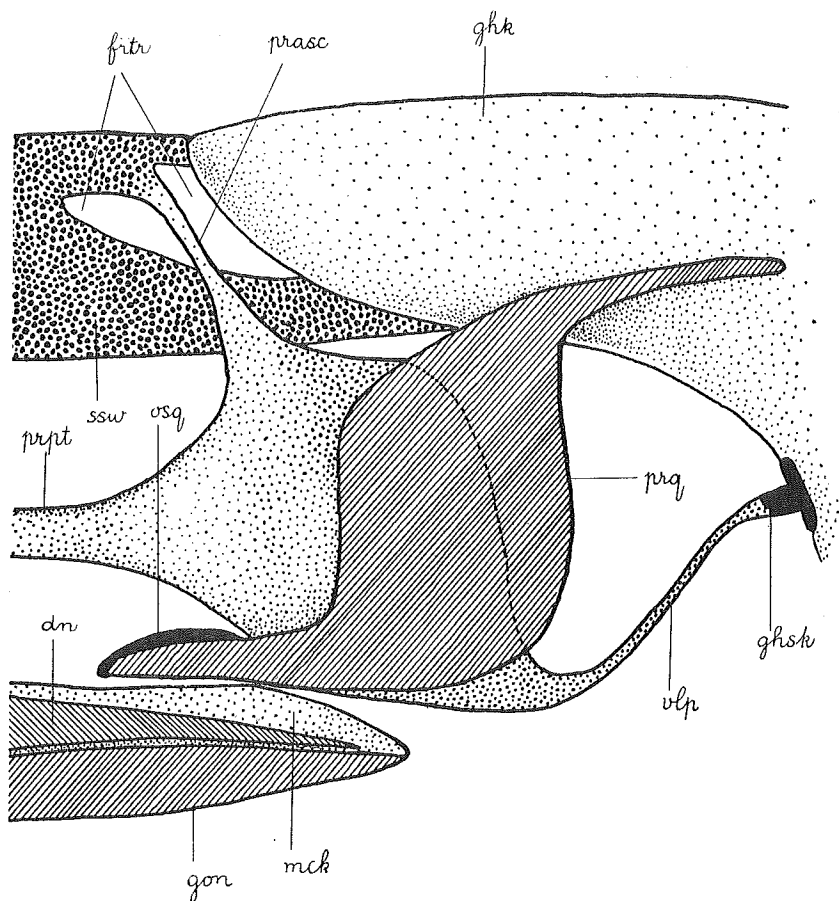


Abb. 4.

Graphisch-schematische Rekonstruktion der Suspensorialgegend; viscerokraniale Deckknochen sind nicht eingetragen, auch nicht das Pterygoid. Das Quadrato-maxillare ist unter dem Paraquadratum versteckt. Wegen der rein seitlichen Orientierung ist die ausschliesslich zur Pars quadrata gehörende obere Gelenkfläche des Suspensoriums nicht sichtbar. frtr = Foramen für den N. trigeminus; ghsk = Gehörskelett; ssw = seitliche Schädelwand; vlp = Verlängerung des Palatoquadratum. Weitere Abkürzungen wie für vorige Abbildungen.

quadrata von innen vom Pterygoid und von aussen vom Quadrato-maxillare und Paraquadratum gedeckt (Abb. 1). Die trennenden Bindegewebsschichten sind in üblicher Weise ausgebildet; man vergleiche die Verhältnisse bei *Ambystoma* und *Hynobius* in meiner bereits zitierten Arbeit.

Es ergibt sich also, dass das untersuchte Exemplar von *Rhyacotriton* durchaus monimostyl ist; wenn es sich um ein jungliches

Tier handeln sollte, könnte die von EATON angegebene Streptostylie nur während des postmetamorphotischen Wachstums durch Verlust des Processus ascendens erworben worden sein. Es ist höchstens möglich, dass das Palatoquadratum seitwärts gebogen werden kann, weil, wie oben bereits angeführt, das Paraquadratum mit lockerem, vermutlich dehnbarem Bindegewebe der Gehörkapsel angelegt ist (Abb. 3). Irgendwelche weitere Schädelbeweglichkeit ist bei *Rhyacotriton* gänzlich ausgeschlossen.

Innerhalb des vorgesehenen Umfangs dieser Arbeit ist es nicht möglich, die beiden anderen «streptostylen» *Ambystoma*-Arten ausführlich zu berücksichtigen. Aus meinen Serienschnitten von *A. macrodactylum* geht folgendes hervor: 1. der Processus ascendens ist erhalten; 2. der Proc. basalis ist kurz, aber tatsächlich vorhanden und gänzlich getrennt von der Ohrkapsel; 3. die Pars quadrata stösst an eine knorpelige Ohrkapselleiste, mit welcher sie auf kurzer Strecke verschmilzt; 4. Sehne zwischen Pars quadrata und Stiel stark, beiderseitig vorhanden; 5. Sehne zwischen Hyoid und Pars quadrata viel schwächer; 6. Epiphyale nur einseitig ausgebildet; 7. Stiel des Gehörapparates nur einseitig verknöchert. Aus diesem allem erhellt, dass auch *A. macrodactylum* ausgesprochen monimostyl ist, so dass man vermutet, dass *Rhyacotriton* auch in älteren Exemplaren die Streptostylie nicht erwerben wird.

Literaturverzeichnis.

- 1933 BENEDETTI, E., Il cervello e i nervi cranici del *Proteus anguineus* Laur. Mem. dell'Ist. ital. di Spel., Ser. biol., Mem. 3, S. 1.
- 1936 DE VILLIERS, C. G. S. Some aspects of the Amphibian suspensorium, with special reference to the paraquadrata and quadratomaxillary. An. Anz., LXXXI, S. 225.
- 1938 — A comparison of some cranial features of the East African Gymnophiones *Boulengerula boulengeri* Tornier and *Scotecomorphus ulugurensis* Boulenger. Anat. Anz., LXXXVI, S. 1.
- 1922 DUNN, E. R., The sound-transmitting apparatus of salamanders and the phylogeny of the Caudata. Amer. Nat., LVI, S. 418.
- 1933 EATON, H. E., The occurrence of the streptostyly in the Ambystomidae. Univ. Calif. Publ. Zool., XXXVII, S. 521.
- 1934 — The affinities of *Dicamptodon* and *Rhyacotriton*. Copeia, Nr. 4, Dez. 31, S. 182.
- 1935 EDGEWORTH, F. H., The cranial muscles of Vertebrates. Camb. Univ. Press.
- 1934 FRANCIS, E. T. B., The anatomy of the salamander. Oxford Univ. Press.
- 1917 GAIGE, H. T. (zitiert nach Stejneger, S. 8). Occ. Papers Mus. Zool. Univ. Mich., Nr. 40, Mai 30, S. 2.

- 1909 KINGSBURY, B. F. and REED, H. D., The Columella auris in Amphibia. Jour. Morph., XX, S. 549.
- 1914 LUTHER, A. Über die vom N. trigeminus versorgte Muskulatur der Amphibien. Acta Soc. Sc. Fen., XLIV, Nr. 7, S. 1.
- 1909 MARCUS, H., Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen: dritter Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Morph. Jahrb., XL, S. 105.
- 1924 STADTMÜLLER, F., Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts der *Salamandra maculosa*. Zts. für Anat. u. Entwgesch. (Abt. 1), LXXV, S. 149.
- 1936 — Kranium und Viszeralskelett der Stegocephalen und Amphibien Hdb. d. vgl. Anat. d. Wirb. gegr. v. Bolk, IV, S. 501. Urban und Schwarzenberg, Berlin.
- 1923 STEJNEGER, L. und BARBOUR, T., A check list of American Amphibians and Reptiles, zweite Aufl. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. U.S.A.
-