Der Anpassungstypus von Hand und Fuss der Anthracotheriidae.

Von

Rudolf Sieber

(Wien).

Mit 10 Textfiguren und Tafeln IX—X.

Vorwort.

Der Versuch, den Anpassungstypus von Hand und Fuß der Anthracotheriidae einigermaßen zu beleuchten, entsprang aus der Beschäftigung mit den im ersten Teile der folgenden Arbeit beschriebenen Extremitätenresten von *Anthracotherium illyricum.*

Ich fühle mich vor allem meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. O. Abel, für das Vertrauen, das er mir durch die Überlassung dieses so wertvollen Materiales spendete, zu besonderem Danke verpflichtet. Ich danke ihm weiters für die ständige Anteilnahme an dem Verlaufe meiner Arbeit sowie der steten Bereitwilligkeit bei der Erteilung wertvoller Ratschläge und näherer Auskünfte.

Besonderen Dank schulde ich auch dem verehrten Herrn Prof. J. Versluys. Er gestattete mir bereitwillig die Benützung der wertvollen, unter seiner Leitung neu restaurierten osteologischen Sammlung des 2. Zoologischen Institutes der Universität Wien. Ebenso fand ich in Herrn Prof. Versluys bei der Beschaffung von Literatur und bei der Bewältigung schwieriger Fragen eine stets freundliche Stütze.

Weiters gestatte ich mir, den Herren Assistenten des Paläobiologischen Institutes, Herrn Doz. Dr. K. Ehrenberg und Herrn Assistenten Dr. O. Sickenberg, für ihre bereitwillige Hilfe bei der Literaturbeschaffung zu danken. Für die zuvorkommende Unterstützung bei der Benützung der Skelettsammlung und der Bibliothek des 2. Zoologischen Institutes gedenke ich Herrn Assist. Dr. O. Marinelli in besonderer Dankbarkeit.

Herrn Bergrat Dr. Beck danke ich für die Bemühungen bei meiner Übernahme des Materiales und für die bereitwillige Unterstützung bei Benützung der Bibliothek.

Herrn Dr. O. Koller, Kustos am Naturhistorischen Museum, spreche ich an dieser Stelle für die Benützung der Säugetiersammlung wie der Bibliothek der Säugetierabteilung, die er mir in freimütiger Weise im vollen Umfange gestattete, den herzlichsten Dank aus.

Einleitung.

Nachdem im Jahre 1884 die Arbeit von F. Teller über „Neue Anthracotheriidenreste aus Südsteiermark und Dalmatien" erschienen war, gelangten abermals aus dem Trifailer Braunkohlenrevier Skelettreste an die Geologische Bundesanstalt in Wien. Alle Reste stammen von einem Individuum, und zwar sind dies: eine linke Scapula, das Fragment einer rechten, ein proximales Fragment eines Humerus, einer linken Ulna und eines rechten Radius; weiters fast das vollständige Skelett einer rechten Hand. Von der Hinterextremität ein ganzes Femur, ein Astragalus, ein Cuboideum, ein Naviculare, zwei Metatarsalia und zahlreiche Phalangen. Teller unterzog diese Reste einer sorgfältigen Restauration und Präparation und bestimmte sie als zu *Anthracotherium illyricum* gehörig. Die Bearbeitung des Materiales selbst konnte er jedoch nicht mehr in Angriff nehmen.

Diesem Umstande vor allem ist es zuzuschreiben, daß wir von den näheren Fundumständen und Lagerungsverhältnissen der Reste keine Kenntnis besitzen; außerdem liegen weder ein Fundprotokoll noch sonstige diesbezügliche Aufzeichnungen vor. Nur einer kurzen Angabe von Teller ist zu entnehmen, daß diese Reste aus dem Trifailer Braunkohlengebiete stammen. Da nun dieses Gebiet tektonisch ungemein stark beansprucht wurde, kann es nicht wundernehmen, daß der Erhaltungszustand der fossilen Reste ein oft recht ungünstiger ist. Allerdings trifft dies mehr für die langen Knochen zu; sie erscheinen nämlich zu flachen, ziemlich breiten Platten zusammengedrückt, so zwar, daß auch die resistenteren Teile, wie etwa das Caput humeri, merkliche Deformationen aufweisen. Die Reste der Hand und des Fußes aber zeigen im wesentlichen ihre ursprüngliche plastische Gestalt, obwohl zahlreiche Sprünge und Brüche als auch leichte Verquetschungen festzustellen sind. Der Erhaltungszustand der Reste scheint demnach vor allem durch zwei Faktoren bedingt zu sein. Die Abplattung der langen Knochen geht zweifellos auf die Druckwirkung der überlagernden Schichten zurück, wie dies auch bei anderen Knochen aus tektonisch weniger beanspruchten Braunkohlenlagern, etwa von Messel bei Darmstadt, zu beobachten ist. Die Brüche, Risse und Sprünge wurden sicherlich durch die tektonische Beanspruchung hervorgerufen.

Zunächst sind diese Reste von anatomischem und systematischem Interesse. Wir erhalten durch sie eine genaue Vorstellung vom Bau der Vorderextremität der Anthracotheriidae. Es ist dies um so wichtiger, als die Speziali-

sation der Hand von der des Fußes dem Wesen nach sehr verschieden ist. Weiters sind diese Reste auch von biologischer und phylogenetischer Bedeutung; ist doch gerade ihre Spezialisation geeignet, auf die Frage der Entstehung des paraxonischen Artiodactylenfußes und damit auch auf das Problem der Paraxonie im allgemeinen, besonderes Licht zu werfen.

In der folgenden Arbeit soll nun versucht werden, zunächst den anatomischen Bau dieser Reste zu charakterisieren und ihre systematische Stellung festzulegen. Da sich diese Reste an bereits bekannte Skelette anderer primitiver Artiodactyla ihrem Anpassungstypus nach eng anschließen, soll weiters versucht werden, den Anpassungstypus dieser primitiven Artiodactyla auf biologischer Grundlage zu untersuchen, um dadurch zu einem Verständnis ihrer merkwürdigen Spezialisation zu gelangen und um ihre Bedeutung in der Frage der Entstehung des paraxonischen Ungulatenfußes sowie der Paraxonie im allgemeinen hervorzuheben.

Schultergürtel und Vorderextremitäten.

Scapula.

Es liegt eine linke, etwas stärker beschädigte Scapula und von einer rechten das Collum scapulae mit der gut erhaltenen Fossa glenoidalis vor. An der linken Scapula ist der mediale Glenoidalrand beschädigt. Die Spina scapulae ist nur als ein niederer Kamm erhalten. Der Rand der Fossa supraspinata ist gegen den Angulus cranialis abgebrochen; die Fossa infraspinata durchsetzen zwei Lücken. Auch die Basis scapulae ist unvollständig. Das Fragment der rechten Scapula zeigt fast keine Deformation. Dank der sorgfältigen Präparation und Restauration, die die erhaltenen Reste durch TELLER erfahren haben, sind die wesentlichen Merkmale der Scapula ziemlich gut zu erkennen.

Die Fossa glenoidalis ist flach konkav gewölbt. Der Glenoidalrand liegt allseitig fast horizontal und ist daher an der kaudalen Seite flach und nicht schnabelförmig. Kranial überwölbt der stark entwickelte Prozessus coracoideus die Fossa glenoidalis; er biegt bereits an der Hälfte des lateralen Glenoidalrandes ab, worin er sehr stark an *Sus* erinnert. Die Längsaxe der Fossa glenoidalis schließt mit der Spina scapulae einen rechten Winkel ein.

Das Collum scapulae nimmt in der Länge ungefähr ein Drittel der gesamten Scapula ein. Am kaudalen Rand liegt die schwach entwickelte Tuberositas infraglenoidalis, an der das Caput longum des Musculus triceps brachii entspringt.

Die Spina scapulae erhebt sich fast in der Medianlinie des Collum scapulae. Sie beginnt an der lateralen Konkavität der Fossa glenoidalis und erreicht ungefähr im ersten Drittel der Scapulae eine auffallende Höhe. Von hier läuft eine Bruchfläche an dem allmählich abfallenden Kamm gegen die

Basis scapulae, zuerst kaudal und dann wieder kranial gewunden. An der vorderen Seite der Höhe, die ungefähr 100 mm vom Glenoidalrand entfernt ist, liegt eine etwas unförmige Knochenmasse; sie stammt offenbar vom distalen Teile der Spina und deutet darauf hin, daß an der erwähnten Höhe das Akromion ansetzte und einen kurzen Fortsatz nach unten entsendete, wie dies bei *Brachyodus brachyrhynchus* der Fall ist. Die Spina scapulae verläuft bis an den proximalen Rand des Schulterblattes und scheidet es dadurch vollständig in die etwas schmälere Fossa supraspinata und die breitere Fossa infraspinata.

Die Fossa infraspinata nimmt vom Collum scapulae an allmählich in der Breite zu, so daß die proximale Breite das Dreifache der distalen beträgt. Dementsprechend lenkt auch der laterale Rand der Fossa infraspinata etwas schärfer vom Collum scapulae ab, als dies bei *Sus* zu beobachten ist. Dieses Merkmal läßt die Scapula als ganzes mehr breit als hoch erscheinen. Im zweiten Drittel der Scapula besitzt die Fossa eine flache Aushöhlung; ihr Anstieg gegen die Margo vertebralis ist an der lateralen Seite deutlich zu erkennen. Der Angulus caudalis ist fast rechtwinkelig und zeigt einen rauhen Abbruch.

Die Fossa supraspinata erreicht in ihrer Ausdehnung ungefähr die Hälfte der Fossa infraspinata. Vom Collum scapulae an erweitert sie sich sehr flach, erreicht im zweiten Drittel der Scapula ihre größte Breite und bildet, durch einen schwach gebogenen Rand begrenzt, in mäßiger Wölbung den Angulus cranialis. Die proximale Breite beträgt etwa das Fünffache der distalen.

Während sich die Scapula hinsichtlich der Ausbildung der Spina und der Fossae den rezenten Hippopotamidae und den Selenodontia nähert, unterscheidet sie sich von diesen wieder in der mehr breiten als hohen Ausdehnung. Sie erinnert an ein gleichseitiges und nicht an ein gleichschenkeliges Dreieck.

An der medialen Fläche sind keine Lineae musculares zu beobachten.

Maße:

Gesamtlänge in der Richtung der Spina	330 mm
Länge der Fossa glenoidalis	85
Breite der Fossa glenoidalis	60
Breite des Collum scapulae	80
Distale Breite der Fossa infraspinata	49
Proximale Breite der Fossa infraspinata	170
Distale Breite der Fossa supraspinata	12
Proximale Breite der Fossa supraspinata	65
Höchste Stelle der Spina scapulae	20

Humerus.

Vom rechten Humerus liegt die proximale Hälfte vor. Dieses Fragment ist äußerst ungünstig erhalten; es ist zu einer 20—50 mm dicken Platte flach gedrückt. Selbst das feste Caput humeri ist seitlich komprimiert. Trotz der Deformierung sind doch einige Merkmale festzustellen.

Die Artikulationsfläche des Caput humeri besitzt die Form einer Ellipse und erscheint weniger rund als bei *Sus*. Die Gelenkfläche reicht nicht weit nach unten und erinnert in dieser Hinsicht an die anderen primitiven Gruppen der Artiodactyla, worauf bereits SCHMIDT hingewiesen hat. (SCHMIDT, pag. 48.)

Das Tuberculum majus ist verhältnismäßig klein, denn es überragt das Tuberculum minus nur wenig in der Höhe. Der Sulcus intertubercularis ist durch die Deformierung kaum zu erkennen.

An der Diaphyse lassen sich keine Leisten und Lineae feststellen.

Maße:

(Näherungswerte.)

Länge des Caput humeri	90 mm
Breite des Caput humeri	64

Ulna.

Von der linken Ulna ist nur ihr proximales Ende erhalten. Auch dieses Fragment ist sehr flach gedrückt. Es sind nur wenige Merkmale zu beobachten.

Das Olecranon ulnae ist ein kurzer, jedoch hoher Fortsatz, der am proximalen Ende die für die primitiven Paarhufer so charakteristische Sehnengrube trägt.

Die Fovea articularis ist flach ausgebreitet, wie dies etwa *Hippopotamus* zeigt. Ihr vorderes Ende, das gabelförmig ausläuft, hebt sich von der Tuberositas ulnae auffallend ab.

Maße:

(Näherungswerte.)

Laterale Länge der Fovea	54 mm
Mediale Länge der Fovea	104
Breite der Fovea	50

Radius.

Es ist bloß das proximale Ende des rechten Radius erhalten. Abgesehen von der schwachen Abplattung zeigt das Capitulum radii keine Beschädigung.

Die Fovea capituli radii besteht aus zwei durch einen mittleren Kamm getrennte Konkavitäten. Die mediale Fläche ist stark geneigt und ungefähr kreisrund gestaltet; sie artikuliert mit der inneren Fläche der Trochlea humeri; der laterale Teil besteht aus einer vom Mittelkamm ab konkav verlaufenden Fläche und einer lateralen, fast horizontal gelegenen Facette. Die laterale Seite der Fovea capituli ist rechtwinkelig und artikuliert mit der lateralen Rolle der Trochlea humeri. Der Einschnitt, den die Ulna am hinteren Rand des Capitulum radii bildet, ist weniger entwickelt als bei *Hippopotamus*.

Das Capitulum radii hebt sich nur sehr wenig von der Diaphyse ab. An der hinteren Seite ist die Tuberositas radii stark ausgebildet.

Maße:

(Näherungswerte.)

Länge in der Längsaxe des Capitulum	75 mm
Breite der medialen Fläche	40
Breite der lateralen Fläche	32

Manus.

Vom Skelett der Hand sind erhalten: die rechten Metacarpalia, die beiden Radialia, das Intermedium, das Carpale secundum und einige Phalangen der seitlichen und mittleren Metapodien. Im Gegensatz zu den großen Knochen sind diese Reste meist in ihrer plastischen Gestalt vollständiger erhalten. Der sorgfältigen Präparation und Restauration der Reste durch Teller ist es zu verdanken, daß wir nun auch eine Vorstellung vom Handbau der Anthracotheriidae (im engeren Sinne) gewinnen. Es ist dies um so interessanter, da hinsichtlich der Differenzierung und der Reduktion der Zehen der Handbau von dem des Fußes prinzipiell verschieden ist; dies sei jedoch bloß andeutungsweise hervorgehoben.

Radiale.

(Taf. IX, Fig. 2—4.)

Es liegen beide Radialia vor. Das linke Radiale ist besser erhalten und weist auch den palmaren schnabelförmigen Fortsatz, der dem rechten Radiale fehlt, in vollständiger Ausbildung auf.

Die Artikulationsfläche für den Radius liegt proximal und stellt eine medialwärts abfallende, stark konkave Wölbung dar. In der Vorderansicht begleitet diese ein etwas stärkerer leistenförmiger Wulst, der am vordersten Ende zu einer fast quadratischen Gelenkfläche abbricht; letztere bildet mit der vorderen Fläche des Intermediums eine zusammengehörige Bewegungsebene, die ebenfalls der Artikulation mit dem Radius dient.

An das Intermedium schließt das Radiale mit einer lateralen, langgestreckten rechteckigen Fläche. Sie beginnt an der lateralen Kante der erwähnten quadratischen Fläche und setzt sich bis an den schnabelförmigen Vorsprung fort. Am Anfange bildet sie mit der proximalen Fläche eine scharfe Kante, die jedoch allmählich in einen stumpfen Wulst übergeht.

Die distale Seite bedecken zwei Artikulationsflächen. Sie sind schwach konkav gewölbt und stoßen in einer quer verlaufenden Kante dachförmig aneinander. Die vordere Fläche artikuliert mit dem Magnum; sie besitzt fast die Form eines Halbkreises und gleicht der hinteren Facette, die mit dem Carpale II artikuliert. Ihr hinterer distaler Teil erstreckt sich bis auf den charakteristischen hakenförmigen Fortsatz.

Die Außenseite bedecken zwei Höcker, die ungemein auffallend hervortreten. Der hintere Wulst erstreckt sich bis auf den Fortsatz, der aus dem ungefähr rechteckigen Umriß des Radiales etwas nach unten gebogen auffallend vorspringt.

Maße:

Länge ohne Fortsatz		39 mm
Länge mit Fortsatz		47
Breite der proximalen Facette		25
Höhe an der Innenseite		34
Facette gegen das Intermedium:	Länge	32
	Breite	14
Kleine Radiusfacette		12

Intermedium.

(Taf. IX, Fig. 5—7.)

Das rechte Intermedium liegt in gutem Erhaltungszustande vor. Abgesehen von einigen Abbruchsstellen an den Kanten und den Ecken scheint nur die Artikulationsfläche gegen das Radiale aus ihrer natürlichen Lage ein wenig nach unten verschoben zu sein.

Die Gelenkfacette für den Radius liegt proximal; sie wird durch einen Wulst, der von der Spitze des vorderen schnabelförmigen Hornes gegen die Mitte der medialen Kante verläuft, in einen steil abfallenden vorderen und einen horizontal liegenden hinteren Abschnitt geteilt. Die vorderste Kante ist sehr stark geneigt, was besonders in der Dorsalansicht zum Ausdruck kommt. Der dahinter verlaufende Wulst fällt sanfter ab und endet in einer sehr scharfen Ecke, die am Beginn der Radialfacette liegt. Der hintere Abschnitt geht unregelmäßig in den palmaren unförmigen Höcker über.

An der distalen Seite treten zwei Gelenkflächen auf. Die mediale von beiden gliedert sich in zwei Abschnitte: der vordere ist konkav und liegt

horizontal; der hintere hingegen ist kreisförmig und verschmälert sich allmählich nach vorne, wobei sich die laterale Wand höckerförmig erhebt. Die laterale Fläche fällt fast senkrecht zur ersteren ab und ist proximodistal schwach gewölbt. Ihr vorderer Rand verläuft dem proximalen Rand des Intermediums parallel. Mit diesen beiden Flächen lagert das Intermedium auf dem Magnum bzw. Unciforme auf, wobei das spitze distale Ende fast bis zum Metacarpale III vordringt, wie dies z. B. *Merycoidodon* zeigt.

An der lateralen Seite des aufsteigenden Hornes liegt eine kleine für das Ulnare bestimmte Facette von kreisförmiger Gestalt.

Die Dorsalansicht bietet fast die Form eines Rhombus; die vordere Fläche ist mit Ausnahme eines kleinen lateralwärts gelegenen Höckers vollständig eben und glatt.

Maße:

Höhe vom Wulst bis zur Spitze	50 mm
Tiefe der proximalen Fläche	46
Länge des Wulstes	42
Hintere Höhe	27
Breite der lateralen distalen Fläche	24
Breite der medialen distalen Fläche	20
Tiefe von vorne nach hinten	48

Pisiforme.

Das linke Pisiforme ist in etwas flach gedrücktem Zustande erhalten. Der Knochen erscheint halbmondförmig gebogen und an allen Stellen fast gleich stark. Die äußere Fläche ist rauh und trägt zahlreiche Rinnen, Furchen und niedere Höcker; die innere Seite ist glatt und eben.

Die Artikulation mit dem Ulnare erfolgt durch eine fast quadratisch erscheinende Fläche, die ein wenig konvex gewölbt ist und in dieser Hinsicht an *Hippopotamus* erinnert. An diese Fläche grenzt eine kleine Facette von der Form eines gleichschenkeligen Dreieckes; sie dient der Gelenkung mit der Ulna. Das proximale Ende hebt sich köpfchenförmig vom mittleren Teil des Pisiformes ab und zeigt fast keine Rauhigkeit.

Maße:

Länge	69 mm
Distale Breite	26
Proximale Breite	27
Länge der Fläche für das Ulnare	24
Breite der Fläche für das Ulnare	18
Länge der kleinen Facette	17

Carpale secundum.

(Taf. X, Fig. 8.)

Das linke Carpale secundum liegt im gut erhaltenen Zustande vor.

Die proximale Gelenkfläche gegen das Radiale ist konvex und besitzt die Form einer Ellipse, die am vorderen Scheitel zu einer Spitze ausgezogen erscheint.

An der medialen Seite liegt eine fast quadratisch gestaltete Facette, die der Artikulation gegen das Carpale primum dient.

Die Gelenkfacette gegen das Magnum liegt am vorderen Teil der lateralen Seite; sie reicht in ihrer Höhe vom proximalen bis zum distalen Rand und streicht ungefähr bis zur Mitte der Seitenfläche, wo sie zu einer unregelmäßig gestalteten Grube abbricht, die offenbar einen Anheftungspunkt der Zwischenbänder darstellt.

Die Artikulationsfläche für das Metacarpale II erfüllt die ganze Distalansicht. Ihre mediale Kante läuft parallel der lateralen und ist nur um weniges kürzer als diese. Der hintere Flächenabschnitt wird halbkreisförmig begrenzt, während der vordere in einer schwach konvexen Kante endet. Die Fläche selbst liegt fast völlig horizontal.

Die vordere Fläche ist rauh und trägt einen mehr ulnarwärts gelegenen Höcker. Auch der palmare Abschnitt des Carpale secundum ist rauh und unförmig.

Maße:

Dorsale Höhe	27 mm
Ventrale Höhe	18
Größte Länge der proximalen Fläche	32
Größte Breite der proximalen Fläche	22
Höhe der radialen Fläche	14
Höhe der ulnaren Fläche	18
Laterale Kante der distalen Fläche	22
Mediale Kante der distalen Fläche	13

Metacarpale secundum.

(Taf. IX, Fig. 1.)

Der Schaft des Metacarpale II ist durch einen Bruch in zwei Hälften geteilt, die jedoch durch TELLER so glücklich zusammengefügt wurden, daß sie uns eindeutig ein Bild der natürlichen Länge und Stärke dieses Knochens geben, was speziell bei dem Metacarpalabschnitt dieser Extremität von Wichtigkeit ist. Die ziemlich zahlreichen Sprünge und Brüche besonders an der ventralen Seite verwischen jedoch fast nicht die charakteristischen Merkmale.

Das Metacarpale II ist ein langer und kräftiger Knochen mit dreikantigem Schaft, der bei der Funktion der Extremität noch eine wichtige

Rolle spielte. Sein proximales Köpfchen wird durch einen auffallend stark hervortretenden knorrigen Wulst vom Schaft getrennt. Dieser Wulst reicht mit Ausnahme der lateralen Seite um den ganzen Schaft. Er dient offenbar dorsal als Insertionsstelle des M. abductor pollicis und ventral für den M. flexor carpi radialis. Da der Wulst auch an der medialen Seite ausgebildet ist, ergibt sich, daß kein erster Fingerstrahl funktionell vorhanden war. Eine über dem Wulst liegende kleine, etwas konkave Fläche sowie die mediale Gelenkfläche am Carpale II für ein Carpale I läßt im besten Falle auf ein völlig unbedeutendes Rudiment des ersten Fingers schließen, wofür auch der äußere kammförmige Rand des Schaftes spricht. Die innere Seite des Schaftes ist besonders im proximalen Abschnitt dicht mit Furchen und Rinnen besetzt, die auf einen engen Zusammenhang mit dem Metacarpale III hinweisen. Die Artikulationsfläche für das Metacarpale III besitzt die Form eines in der Mitte abgewinkelten Rechteckes. Die Stelle der Abwinkelung wird durch eine kleine, distalwärts gelegene Vertiefung bezeichnet. Die Fläche selbst liegt vollkommen in der Seitenebene und bildet daher keinen vorspringenden Winkel.

Proximal befinden sich zwei Flächen. Die laterale liegt etwas schräg abfallend am oberen Ende des seitlichen Fortsatzes und artikuliert mit dem Os magnum. Die Fläche ist dorso-palmar konvex und dehnt sich auf der ganzen proximalen Seite aus.

Der Schaft erscheint in der Mitte abgebogen, jedoch in so starkem Maße, daß die Abbiegung kaum den natürlichen Verhältnissen entsprechen kann. An der Form des distalen Endes ist dennoch zu beobachten, daß der Schaft in medialer Richtung leicht gekrümmt war.

Die distale Gelenkrolle, die zu beiden Seiten von tiefliegenden Bandgruben begleitet ist, bildet auf der Vorderseite keinen Kiel aus. Sie ist halbkreisförmig und greift etwas stärker auf den Schaft über. Distal ist ein Kamm ausgebildet, der die Rolle in eine äußere schräg aufsteigende und in eine etwas höher liegende innere Fläche teilt.

Die volare Seite des Metacarpale II ist im Gegensatz zur fein gefaserten dorsalen Seite völlig glatt.

Maße:

Gesamtlänge	126 mm
Breite des Schaftes	32
Proximale Tiefe des Schaftes	31
Länge der proximalen Fläche	29
Breite der proximalen Fläche	21
Dorsale Höhe der Gelenkrolle	22
Höhe der lateralen Fläche	11

Metacarpale tertium.
(Taf. IX, Fig. I.)

Das Metacarpale tertium zeigt bloß an der medialen Seite des Schaftes eine Verquetschung, wodurch auch die proximale Gelenkfläche seitlich komprimiert erscheint.

Der Schaft dieses Knochens ist gerade entwickelt, mehr flach und kantig als rund und gewölbt. Die seitlichen Flächen werden von zahlreichen Rinnen und Furchen bedeckt, die sich weit distalwärts ausbreiten und die, wie bereits erwähnt, auf einen engeren Anschluß der Nebenmetacarpalia hinweisen. Am proximalen Teil tritt ein knorriger Höcker hervor, der unmittelbar an den des Metacarpale II anschließt und als Insertionspunkt des Musculus extensor carpi radialis dient.

Sehr charakteristisch ist der proximal aufragende Fortsatz. Er erhebt sich unter einem Winkel von ungefähr 135° nur schwach konkav von der proximalen Gelenkfläche. Auf ihm ruht die Artikulationsfläche für das Unciforme; sie dacht sich gegen die laterale Seite hin unter einem Winkel von 90° ab und zerfällt in einen elliptischen vorderen und einen kleinen hinteren Teil. Zwischen beiden liegt eine Rinne, die auch die ulnare Fläche für das Metacarpale IV in zwei Teile zerlegt, wobei sie sich grubenförmig erweitert. Da sich der proximale Fortsatz nur wenig über die ulnare Seite neigt, liegen auch die beiden lateralen Gelenkflächen in der Ebene der Seitenfläche und sie erscheinen daher bloß schwach konkav gewölbt.

Gegen das Metacarpale II ist eine einheitliche rechteckige Facette entwickelt, die in der Form der an der inneren Seite des Metacarpale II gelegenen entspricht.

Die distale Gelenkrolle ist flach und trägt nur volar einen schwach entwickelten Kamm. Dem flachen breiten Schaft entsprechend, ist auch die Rollfläche flach, fast rechteckig ausgebildet. Zu beiden Seiten liegen tiefe Bandgruben.

Der Habitus des Metacarpale III und seine Stellung im Metacarpalabschnitt weist darauf hin, daß dieser Knochen am meisten am Tragen der Körperlast beteiligt war.

Maße:

Länge mit Fortsatz	145 mm
Länge ohne Fortsatz	132
Breite	40
Tiefe dorso-volar	38
Länge der proximalen Fläche des Fortsatzes	40
Breite der proximalen Fläche des Fortsatzes	15
Geringste Tiefe des Schaftes	16
Dorsale Höhe der Rolle	30
Breite der Rolle	44

Metacarpale IV

(Taf. IX, Fig. 1.)

Das vierte Metacarpale besteht aus zwei Teilen, die zu einem Ganzen zusammengefügt wurden. Die dadurch insbesondere auf der lateralen Seite auftretende Krümmung kann jedoch kaum als ursprünglich angesehen werden, da die Restauration an der erwähnten Stelle nur unvollkommen durchgeführt wurde.

Die Gelenkfläche für das Unciforme ist von trapezförmigem Umriß und leicht gewölbt.

Die mediale Seite trägt zwei Flächen für das Metacarpale III; sie werden durch eine Rinne getrennt, die sich distal erweitert und grubenförmig vertieft. Die Rauhigkeit verläuft von hier bis gegen das distale Drittel des Knochens, was auf einen engeren Zusammenschluß mit dem Metacarpale III hindeutet.

Ulnarwärts befindet sich eine dem Metacarpale V dienende Fläche. Sie liegt in der Ebene der Seitenfläche und schließt mit der proximalen Fläche einen rechten Winkel ein.

Die distale Gelenkrolle ist der des dritten Metacarpale ähnlich; jedoch läßt sich hier eine leichte laterale Abbiegung feststellen. Die seitlichen Bandgruben sind deutlich zu beobachten. Der ventrale Rollkamm greift nicht auf die dorsale Seite über

Maße:

Gesamtlänge	122 mm
Proximale Breite	37
Proximale Tiefe	35
Geringste Tiefe des Schaftes	16
Höhe der distalen Gelenkrolle	30
Breite der distalen Gelenkrolle	45

Metacarpale V

(Taf. IX, Fig. 1.)

Das rechte Metacarpale V ist in latero-medialer Richtung auffallend flach und platt. Insbesondere zeigt dies die distale Gelenkrolle, die nur um weniges stärker ist als der Schaft. Das linke Metacarpale V ist in seinem distalen Abschnitt normal erhalten. Der proximale Teil wurde mit dem distalen in etwas verdrehter Stellung zusammengefügt, so daß dieser Restaurationsversuch nicht den natürlichen Verhältnissen entspricht.

Das Metacarpale ist der kürzeste und der schwächste Knochen des gesamten Metacarpalabschnittes. Die proximale Fläche liegt horizontal und ist halb elliptisch gestaltet. Sie artikuliert am Uniciforme in völlig horizontaler

Lage. Die Rauhigkeit unterhalb der Facette kann als Insertionspunkt des Musculus extensor carpi ulnaris gedeutet werden.

Der Anschluß an das Metacarpale IV erfolgt durch eine rhomboidförmige Fläche, die mit der proximal gelegenen einen Winkel von 90° einschließt. Distal von ihr erstreckt sich eine fast dreieckige Rauhigkeit, die in einem etwas hervortretenden Knorren endet. Von dieser Stelle an erscheint der Schaft leicht in latero-ventraler Richtung abgebogen, was zweifellos den normalen Verhältnissen entspricht; denn dies ist auch bei *Brachyodus Fraasi Schmidt* zu beobachten (Fig. 2).

Das distale Ende ist ein kugelförmiger Kopf, dessen Gelenkfläche nur wenig nach vorne übergreift. Der Rollkamm ist palmar fast gar nicht entwickelt. Die innere Bandgrube weist eine stärkere Vertiefung auf als die äußere.

Das Metacarpale V entspricht in bezug auf seine Gesamtausbildung einem Knochen, der sich schon in einem vorgeschrittenen Stadium der Reduktion befindet und dessen Form vor allem auch durch die phylogenetische Entwicklung bedingt erscheint, wie noch später gezeigt werden soll.

Maße:

Gesamtlänge	90 mm
Proximale Breite	15
Proximale Tiefe	24
Breite der distalen Rolle	25
Höhe der distalen Rolle	26

Hinterextremität.

Von der Hinterextremität sind erhalten: ein Femurfragment, das distale Ende einer Tibia, ein rechter Astragalus, ein rechtes Cuboideum, ein rechtes Naviculare und zwei dritte Metatarsalia.

Femur.

Wie fast alle langen Knochen ist auch dieser zu einer schmalen Platte zusammengedrückt. Selbst das so kompakte Caput femoris weist eine seitliche Kompression auf. Obwohl das Femur ebenso flach gedrückt wurde wie der Humerus, ist es doch nicht so breit wie dieser. Dieser Umstand deutet auf eine relative Schmächtigkeit des Femurs, worauf bereits Kowalevsky[1]) hingewiesen hat.

Das Caput femoris sitzt an dem kurzen, jedoch deutlich abgehobenen Collum femoris als halbkugelige Kappe auf. Die Fovea capitis femoris ist bis auf eine schmale Rinne zusammengedrückt.

Der Trochanter major erreicht die halbe Höhe des Caput femoris und erscheint als stumpfe dreieckige Erhebung.

Der Trochanter minor liegt als kurze flach ausstreichende Crista an der volaren Seite und steht mit dem Collum capitis durch eine niedere Brücke in Verbindung.

Die Diaphyse läßt infolge der starken Deformierung leider keine Lineae erkennen. Auch die Condylen erscheinen seitlich derartig komprimiert, daß keine genaueren Angaben möglich sind.

Maße:

(Näherungswerte.)

Gesamtlänge	428 mm
Länge des Caput femoris	72
Breite des distalen Endes	145

Tarsus.

Da der Erhaltungszustand der Tarsalelemente ein günstiger ist, entspricht ihre Gestalt fast vollkommen der normalen plastischen Form.

Astragalus.

(Taf. X, Fig. 1—2.)

Die proximale Hälfte des Astragalus wird dorsal von der mit der Tibia artikulierenden Rolle eingenommen. Die bei vielen Paarhufern zu beobachtende Abwinkelung der proximalen gegen die distale Hälfte des ganzen Knochens tritt besonders auffallend hervor und scheint hier denselben Grad zu erreichen, wie dies an *Brachyodus Andrewsi* (Schmidt VIII/2.) zu beobachten ist. Der fibulare Kamm ist merklich höher und fällt medial sanfter ab als der tibiale, obzwar nicht so verschieden, wie dies etwa bei den Suidae oder gar den Cervidae der Fall ist. Die Rollfurche beginnt ventral an der Facies articularis calcanea und bricht ungefähr in der Mitte der Trochlea astragali zu einer Synovialgrube ab, deren Kanten einen Winkel von etwa 90° einschließen. Ihr kommt eine ähnliche Bedeutung zu wie dem distal davon gelegenen Rand der distalen Rolle.

Der tibiale Rollkamm trägt an seiner ventralen Seite einen auffallenden Sporn, der bloß an der dorsalen Seite eine der Artikulation mit der Tibia dienende Gelenkfläche trägt, die in die Fläche des Rollkammes übergeht. Im Zustande der Streckung bildet dieser ein Widerlager für den plantaren Rand der Tibia und erscheint hier bedeutend kräftiger als bei *Brachyodus* oder *Hippopotamus*. Der laterale Rand des tibialen Rollkammes führt zu einer flächenartigen Vertiefung, die distal von einem Walle begleitet ist. Sie dient als Anschlagsfläche des Malleolus internus tibiae. Diese Anschlagsfläche liegt bei *Brachyodus Gorringei Andrews* etwas höher, was an dem Zwischenraum

[1]) Kowalevsky, I, pag. 296.

zu erkennen ist, der sich zwischen dem Rande der distalen Gelenkrolle und der Fläche ausdehnt.

Die fibulare Seite des Astragalus dient der Artikulation mit dem Calcaneus. Es ist eine elliptische Fläche ausgebildet, die mit ihrem proximalen Ende auf einem stark vorspringenden Sporn aufruht. Dieser Sporn liegt zum Unterschiede von den Suidae und den Formen aus dem Fajum fast ganz über der Höhe der proximalen Linie der Facies articularis calcanea. Da der Calcaneus nicht erhalten ist, lassen sich diese Unterschiede — die, wie es scheint, sehr wesentlich sind — leider nicht genauer verfolgen. Jedoch treten ähnliche Unterschiede zwischen den Suidae und den Formen der Brachyodusgruppe auf. In dieser Gruppe liegt nämlich die Astragalusfläche des Calcaneus in gleicher Höhe mit dem Fibularfortsatz, während bei *Sus* die Astragalusfacette fast vollständig über der Höhe dieses Fortsatzes liegt.

An der fibularen Seite des Astragalus befindet sich am lateralen Rande der distalen Gelenkrolle eine Gleitfläche für den Processus calcanei, auf der er im normalen Zustand aufruht und bei der Beugung hinweggleitet.

Die distale Gelenkrolle umfaßt zwei Abschnitte, die sich in bezug auf ihre Breite wie 1:2 verhalten. Die Fläche, die dem Cuboid dient, wird durch einen schwachen Kamm von der konkaven anliegenden Fläche, die mit dem Naviculare artikuliert, getrennt. Die distale Profillinie zeigt im Gegensatze zu *Brachyodus* einen sehr stumpf gewinkelten Verlauf. Ventral reicht die Gelenkrolle bis zu einer Furche, die sie von der Facies articularis calcanea trennt. Das konkave Tal der Gelenkrolle endet ventral vor einer kleinen kreisrunden Anschlagsfläche, die mit der kleinsten am Sustentaculum calcanei liegenden Fläche artikuliert.

Die ventrale Seite nimmt die rhombenförmige Facies articularis calcanea ein. Sie wird durch eine Rinne der kürzeren Diagonale nach in zwei zueinander geneigte Flächen geteilt. Der fibulare Teil ist stark konvex gewölbt und fällt zur fibularen Fläche des Astragalus steil ab, so daß eine scharfe Kante entsteht. Die tibiale Fläche ist fast eben und liegt etwas steiler als die gegenüberliegende Fläche zur mittleren Rinne geneigt. Beide Flächen artikulieren mit dem Sustentaculum calcanei. Die Rinne nimmt allmählich an Tiefe zu und endet in einer schon mehr fibular gelegenen Grube.

Maße:

Maximale Länge des Astragalus	81 mm
Minimale Länge des Astragalus	68
Proximale Breite	50
Distale Breite	61
Fibulare Höhe	34
Länge der Facies art. calcanea	41

Breite der Facies art. calcanea	38 mm
Länge der proximalen Rolle	49
Länge der distalen Rolle	40

Cuboideum.

(Taf. X, Fig. 3—5.)

Das nur wenig deformierte Cuboideum ist im Gegensatz zu den von Kowalevsky beschriebenen höher und schlanker.

Die für den Processus calcanei bestimmte Fläche schneidet kaum bis zur Hälfte der dorsalen Ansicht des Cuboideums ein; diese Fläche ist bloß an ihrem dorsalen Ende schwach konvex gewölbt.

Die Vorderansicht des Cuboideums stellt ein auf der kurzen Seite stehendes Rechteck dar, das lateral eine kleine Einschnürung aufweist. Sie geht offenbar auf die laterale Deformation zurück, denn sie tritt weder bei dem Cuboideum aus Bumbach noch bei *Brachyodus Fraasi Schmidt* auf.

Die laterale Seite des Knochens ist knorrig und wulstig. Ein Knorren liegt distal schon mehr gegen die Dorsalansicht gedreht. Ein zweiter, länglich gestalteter verläuft quer über die Fläche gegen den distal-ventralen Fortsatz, der jedoch völlig niedergedrückt ist. Auch die Rinne für die Peronaeussehne ist nicht mehr erkenntlich.

An der medialen Seite liegen die Artikulationsflächen für das Naviculare und Cuneiforme III. Dem Naviculare dienen vier Facetten, wovon zwei länglich gestaltete am senkrechten medialen Rand der Facies articularis astragali liegen. Die dritte ist kreisrund und liegt über der dem Cuneiforme III dienenden Facette. Der medial vorspringende Fortsatz trägt die vierte mehr elliptisch gestaltete Fläche. Der ventrale Fortsatz, der die Facies articularis astragali trägt, ist im Gegensatz zu *Brachyodus Fraasi* weit rückwärts gebogen; sein oberes Ende erscheint fast vierkantig prismatisch.

Die Facies articularis astragali ist von fast quadratischem Umriß; liegt horizontal und geht nur schwach gewölbt in den stumpfwinkelig aufsteigenden Fortsatz über.

Die distale Seite trägt eine größere rundliche und eine kleinere dreieckige Fläche. Beide sind schwach konkav und artikulieren mit dem Metatarsale IV und V. Schon das Größenverhältnis weist darauf hin, daß das Metatarsale V schwächer gewesen ist als eines der mittleren Metatarsalia. Auch die laterale Lage der Facette spricht dafür.

Maße:

Dorsale Länge	49 mm
Ventrale Länge	61
Dorsale Breite	45

Breite der Facies articularis astragali	22 mm
Laterale Tiefe	49
Länge der Gelenkfläche für das Metatarsale IV	29
Breite der Gelenkfläche für das Metatarsale IV	24
Kantenlänge der Gelenkfläche für das Metatarsale IV	13

Naviculare.

(Taf. X, Fig. 6, 7.)

Das Naviculare zeigt bloß an der ventralen Seite eine Deformierung. Der distal sich fortsetzende schnabelförmige Haken ist zum Teil abgebrochen und teilweise verdrückt.

Die proximale Gelenkfläche durchzieht von vorne nach hinten ein sattelförmiger Kamm, der mit einer schmalen konkaven Fläche lateralwärts abfällt. Medial vom Kamm liegt eine breitere und tiefer gewölbte Fläche, die der Artikulation mit dem tibialen Teil der distalen Gelenkrolle des Astragalus dient. Da ihr hinterer Rand weiter rückwärts liegt als der der Nachbarfläche, tritt ein buchtartiger Ausschnitt deutlich hervor. Die dorsale und ventrale Kammhöhe ist im Gegensatz zu *Brachyodus* gleich.

Die Distalansicht erfüllen drei Flächen, an welche die Cuneiformia anschließen. Die erste ist groß und der medialen Rundung des Naviculare entsprechend gekrümmt. Die Lage der Fläche ist horizontal. Die zweite ist die kleinste von allen; sie besitzt die Gestalt eines gleichschenkeligen Trapezes, dessen längere Seite medial liegt. Die dritte Fläche erscheint durch die Verquetschung des hakenförmigen Fortsatzes geteilt. Normal liegt sie jedoch konkav zwischen dem hakenförmigen Fortsatz und der schwachen ventralen Höhe.

An der lateralen Seite befinden sich drei Flächen, die mit den medialen des Cuboideums gelenken. Knapp unter der schmalen Fläche der Proximalansicht erstreckt sich fast bis an den dorsalen Schnabel eine etwas länglich elliptisch gestaltete Fläche. Distal davon liegt eine halbkreisförmige Fläche, die rechtwinkelig an die Distalfläche grenzt. Die dritte Artikulationsfläche liegt am hakenförmigen Fortsatz und ist fast kreisrund gestaltet. Sie entsprechen ziemlich genau in Lage und Form den medialen Flächen des Cuboideums.

Maße:

Dorsale Höhe	33 mm
Laterale Höhe	20
Ventrale Höhe	43
Dorso-ventrale Länge	60
Breite der proximalen Fläche	35
Breite der distalen Fläche	22
Länge der zweiten distalen Fläche	13

Metatarsalia.

Vorhanden sind das rechte und linke Metatarsale III. Leider sind die beiden Exemplare nur in stark deformiertem Zustande erhalten und unterscheiden sich dadurch auch etwas in der Länge.

Die Diaphyse ist völlig plattgedrückt. An der fibularen Seite reicht die Rauhigkeit vom proximalen Köpfchen bis über die Mitte gegen die distale Rolle vor. Dies ist, wie schon KOWALEVSKY hervorgehoben hat, ein Beweis eines engeren Zusammenschlusses zwischen den mittleren Metatarsalia und einer schon vorgeschritteneren Reduktion der Seitenmetatarsalia. An der tibialen Seite reicht die Rauhigkeit bloß bis zum ersten Drittel des Schaftes, so daß das Metatarsale II kürzer gewesen sein muß; dies bestätigt auch das bereits von TELLER beschriebene Metatarsale II.

Die proximale Gelenkfläche ist schwach konvex und besitzt die Form eines Dreieckes, das einen zapfenförmigen Fortsatz in ventraler Richtung entsendet. Der Artikulation mit dem Metatarsale II dient eine rechteckige zur proximalen Ansicht senkrecht abfallende Facette. An der fibularen Seite liegen zwei Flächen, die durch eine schwache Grube voneinander getrennt werden; diese dient zur Aufnahme des tibialen Spornes des Metatarsale IV Die hintere Fläche ist halb oval, lang gestreckt und dehnt sich bis auf den ventralen Fortsatz aus.

Der Rollkamm der distalen Gelenkrolle reicht im Gegensatz zu den Metacarpalia weiter dorsalwärts. Über dem dorsalen Rande der Gelenkfläche liegt das für die Metacarpalia charakteristische Grübchen. Die seitlichen Bandgruben sind sehr tief.

Maße:

(Nährungswerte.)

Länge	118 mm
Proximale Breite	37
Größte dorso-ventrale Tiefe	47
Geringste dorso-ventrale Tiefe	11
Breite der distalen Gelenkrolle	39
Dorsale Höhe der distalen Gelenkrolle	23

Phalangen.

Unter den Phalangen sind vier Ordnungen zu unterscheiden: die Phalangen der mittleren Metapodien und der seitlichen Metatarsalia, des fünften und des zweiten Fingers.

Von der ersteren Art sind sowohl Grund-, Mittel- und Endphalangen erhalten. Die beiden vorhandenen Grundphalangen unterscheiden sich in Länge und Breite; dieser Unterschied dürfte jedoch auf eine Verquetschung

zurückzuführen sein. Die besser erhaltene ist asymmetrisch und gehört offenbar dem Fuß an, bei welchen die mittleren Metatarsalia enger aneinander schließen als in der Hand. Die proximale Fläche hat die Form eines Viertelkreises, der an der palmaren Seite einen schwachen Einschnitt besitzt. Im Gegensatz zum stark verdickten proximalen Teil ist die distale Gelenkrolle flach und erstreckt sich nur wenig auf die vordere Seite, wodurch sie sich von den Hippopotamusphalangen unterscheidet. Die mittleren Phalangen sind ebenfalls durch die Deformierung untereinander etwas verschieden; ihre distalen Gelenkrollen stimmen jedoch völlig untereinander überein. Sie sind asymmetrisch und werden durch ein tiefes Tal in zwei ungleiche, stärker gewölbte Rollflächen zerlegt. Die zwei erhaltenen Endphalangen lassen trotz ihrer flachgedrückten Form die Gelenkflächen für die mittleren Phalangen erkennen.

Von den seitlichen Phalangen sind die des zweiten Strahles der Hand vollständig erhalten. Die proximale Gelenkfläche für das Metacarpale II ist halbkreisförmig, von hinten nach vorne geneigt und ziemlich stark konkav. Der Mittelabschnitt der Phalange ist kräftig und trägt bloß palmar und distal eine symmetrische, geteilte Artikulationsfläche, die sich jedoch nicht auf die vordere Fläche erstreckt. Die Grundphalangen sind an Länge gleich den großen Phalangen und unterscheiden sich von ihnen bloß durch ihre geringere Breite.

In den erwähnten Einzelheiten stimmen die Phalangen mit den von Kowalevsky beschriebenen völlig überein.

Zusammenfassung.

Ein Vergleich zwischen den bereits bekannten Skelettresten von *Anthracotherium* mit den hier beschriebenen von *A. illyricum* lehrt zweierlei. Erstens ist eine Summe geringer Unterschiede hinsichtlich der Größe und Form festzustellen. Zweitens ergibt sich, daß der Handbau der *Anthracotheriidae* (im engeren Sinne) prinzipiell von dem des Fußes verschieden ist. Letzteres geht besonders aus dem Versuch einer Rekonstruktion hervor, den die fast vollzählig erhaltenen Reste ohne Schwierigkeiten gestatten. (Fig. 3.)

Die Hand als ganzes besitzt einen schweren, etwas plumpen Charakter, wie dies unter den rezenten Paarhufern bei *Hippopotamus* zu beobachten ist. Von dieser unterscheidet sie sich jedoch durch den ausgeprägten asymmetrischen Bau; sie schließt sich in dieser Hinsicht an die beiden bis jetzt bekannten Handskelette der Anthracotheriidae: *Brachyodus brachyrhynchus (Scott)* (Fig. 1) und *Brachyodus Fraasi (Schmidt)* (Fig. 2) an und nähert sich auch primitiven Perissodactyla, wie *Hyrachyus*, *Isectolophus* u. a. m.

Im Carpalabschnitt dringt das Intermedium weit gegen das Metacarpale III vor, was unter den fossilen Formen die Entelodontidae, Oreo-

dontidae und auch *Brachyodus Fraasi* zeigen. Dadurch kommt das Intermedium direkt mit dem Metacarpale III in Berührung.

Die Hand besitzt bloß vier Strahlen, deren Metacarpalia in der Länge untereinander sehr verschieden sind. Während das dritte und vierte Metacarpale in der Länge und in der Breite ziemlich übereinstimmen, differieren das zweite und fünfte Metacarpale in beiden Merkmalen. Wie aus der Form der distalen Gelenkrollen zu schließen ist, wurde die Hand semiplantigrad auf den Boden aufgesetzt. Die Finger scheinen dabei nicht so weit abgespreizt worden zu sein, wie dies bei den schwereren Perissodactyla der Fall war. Das Metacarpale III und IV schlossen näher aneinander als das zweite und fünfte an die mittleren.

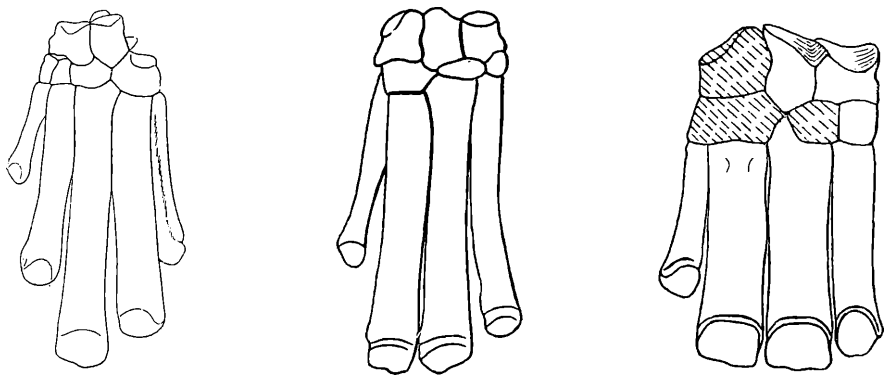


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 1. Linke Hand von *Brachyodus brachyrhynchus*. (Nach Scott.) — Fig. 2. Rechte Hand von *B. Fraasi*. (Nach Schmidt.) — Fig. 3. Rechte Hand von *Anthracotherium illyricum*. Original. (Rekonstruktion.)

Unter den Elementen des Carpalabschnittes ergeben sich nur in dem an sich schon sehr plastischen Intermedium Differenzen. So zeigt die proximale Gelenkfläche für den Radius eine etwas stärker geneigte vordere Kante als das Intermedium aus der Auvergne (Kow., Taf. XI, Abb. 37); es schließt sich in dieser Hinsicht mehr dem *Ancodon velaunus Aymard* (Schmidt, pg. 54, Fig. 5) an. Bezüglich der Stellung zum Unciforme und hinsichtlich der vorderen Ansicht nähert es sich dem Intermedium aus Rochette (Kow., Taf. XI, Abb. 43).

Das Metacarpale II aus Bumbach (Kow., Taf. XI, Abb. 46) ist bloß 114 mm lang im Gegensatz zu 126 mm des hier beschriebenen; im Detail ergibt sich jedoch kein Unterschied. Da Kowalevsky stets das Bild des vollständigen Hinterfußes vor sich hatte und zu Vergleichen stets die rezenten (selbst bei *Hippopotamus)* völlig paraxonischen Extremitäten heranzog, schloß er, daß einem so stark entwickelten zweiten Finger nur ein ebenso kräftiger fünfter entsprechen könne. Dies wird jedoch durch die hier beschriebenen Reste nicht bestätigt.

Dem Metacarpale III kommt das von St. Antonin (Kow., Taf. XIII, Abb. 80) hinsichtlich der Länge am nächsten: der erstere beträgt 132 mm, das letztere 130 mm; es ist jedoch bedeutend kräftiger und breiter. Das Metacarpale III aus St. Antonin besitzt ebenfalls den charakteristischen proximalen Fortsatz; doch dieser geht mehr konkav in die proximale Gelenkfläche über und ragt auch weiter über die laterale Seite hinaus. Das entsprechende Metacarpale aus Rochette steht ihm wieder in der Breite näher, ist jedoch bedeutend kürzer.

Das Metacarpale V, dieses auffallende Gegenstück zum Metacarpale II, ist von dem aus Cadibona bekannten einigermaßen verschieden. Die proximale Artikulationsfläche für das Unciforme neigt sich bei dieser Form in latero-medialer Richtung, so daß der Knochen bereits weit lateralwärts verschoben war. Während dieses Metacarpale nicht mehr in der gleichen Höhe mit dem Metacarpale IV ansetzt, trifft dies für unsere Form aber zu. Daraus ergibt sich, daß das Metacarpale V kleiner war als das Metacarpale II und sich bereits in einem vorgeschrittenen Stadium der Reduktion befand. So scheint auch die Hand von *A. magnum* nicht vollkommen paraxonisch ausgebildet gewesen zu sein.

A. magnum aus Cadibona weicht nicht nur im Zahnbau von *A. illyricum* ab — worauf bereits Teller hinwies[2]) —, sondern auch im Extremitätenbau. Der Metapodialabschnitt bei der Form aus Cadibona ist bedeutend kürzer und schlanker; das Metacarpale III ist bloß 112 mm lang und 28 mm breit, im Gegensatz zu Länge und Breite desselben Metapodiums bei *A. illyricum* die 132 mm bzw. 40 mm betragen. Auch die Reduktion des Metacarpale V ist weiter fortgeschritten als bei *A. illyricum*. Es erscheint also tatsächlich notwendig, *A. illyricum* auf Grund der unterscheidenden osteologischen als auch odontologischen Merkmale im Sinne Tellers schärfer von *A. magnum* zu trennen. Mit *A. valdense* steht *A. illyricum* ebenso im Gegensatz. Hier kontrastiert besonders die Kürze und geringe Stärke der Metapodien. Am ehesten ergibt sich noch eine Annäherung an die Reste, welche von Stehlin[3]) als „*Anthracotherium cfr. bumbachense*“ bezeichnet wurden. Diese Gruppe umfaßt nämlich die Funde aus der Auvergne und aus Digoin. Damit stimmen die Reste aus Trifail in der besonderen Breite überein; das Maß der Länge ist nur um weniges geringer. In diesem Zusammenhang erscheint es sehr bemerkenswert, daß die Maxillarmolaren von Digoin von denen aus Cadibona abweichen und sich denen von *A. illyricum* nähern, wie Teller zeigen konnte. Sollte sich dieser Zusammenhang durch weitere Funde bestätigen, dann scheint es wohl schwer möglich, *A. illyricum* als „Lokalschlag“ von *A. magnum* zu bezeichnen. Zum Schlusse möchte ich noch

[2]) Teller, pag. 114.
[3]) Stehlin, pag. 169.

hervorheben, daß die Einordnung neuer Reste in die „subisodactyle" oder in die „anisodactyle" Gruppe nur mit großer Vorsicht vorgenommen werden kann, da einer solchen Unterscheidung weder faßbare odontologische noch eindeutige osteologische Kennzeichen zugrunde liegen, wie dies bereits STEHLIN[4]) teilweise hervorgehoben hat.

Der Anpassungstypus von Hand und Fuß der Anthracotheriidae.

Die im vorhergehenden Abschnitt beschriebenen Reste des Handskelettes von *Anthracotherium illyricum* reihen sich an die bereits bekannten Hand- und Fußskelette von *Brachyodus brachyrhynchus (Scott)* (Fig. 1), *Brachyodus Fraasi Schmidt* (Fig. 2) und *Anthracotherium valdense Kowalevsky* (bloß ein Fußskelett bekannt), wodurch wir nunmehr eine vollständigere Vorstellung vom Extremitätenbau der primitiven Artiodactyla gewinnen.

Betrachten wir zunächst die Füße dieser Formen, so finden wir, daß sie im Bautypus vollkommen untereinander übereinstimmen; sie sind tetradactyl, besitzen demnach keinen Hallux mehr, erscheinen im Metatarsalabschnitt völlig symmetrisch entwickelt und gleichen im Wesen den ebenfalls paraxonisch differenzierten Füßen, wie sie uns fast durchwegs bei den rezenten und auch bei den fossilen Artiodactyla entgegentreten. Wohl weisen ihre Spezialisationen verschiedene Grade der Ausbildung hinsichtlich der Länge und der Stärke der Metatarsalia auf, wohl lassen sie verschiedene Stadien in der Reduktion der seitlichen Strahlen erkennen usw., aber der Grundzug des Baues, die Paraxonie, ist überall derselbe. Auch finden wir unter ihnen eine ähnliche Formenmannigfaltigkeit, wie sie unter den rezenten Vertretern durch die verschiedene funktionelle Beanspruchung hervorgerufen wurde. Tritt uns unter diesen z. B. neben der plump gebauten Extremität des Flußpferdes die schon leichter gebaute des Schweines oder gar die hoch spezialisierte der Rehe oder der Antilopen entgegen, so entspricht diesen Unterschieden unter den fossilen Formen etwa der Gegensatz, der zwischen dem gedrungeneren Fuß von *Anthracotherium valdense* und dem schlanker gebauten von *Brachyodus Fraasi* besteht. Bei allen erwähnten Formen, mögen ihre Extremitäten noch so verschiedenartige Funktionen ausführen, sei es beim Laufen auf dem harten Boden der Steppe, sei es beim Springen, Steigen und Laufen im Hochgebirge usw., bei allen herrscht im Fuße ein einheitlicher Bauplan: die Paraxonie. Gerade dieser Umstand zwingt uns die Erkenntnis auf, daß der paraxonische Huftierfuß ein Erbgut aus der Zeit der primitiven Vorfahren darstellt, wobei wir es vorläufig unerörtert lassen wollen, ob diese Spezialisation unter den Artiodactyla einmal selbständig erworben wurde oder ob sie überhaupt von anderen Formen abzuleiten ist.

Gehen wir nun auf die Betrachtung des Handbaues zunächst der rezenten Formen über, so ergibt sich, daß überall der gleiche Bauplan auftritt und

[4]) STEHLIN, pag. 169.

in keiner Weise mit dem soeben geschilderten des Fußes kontrastiert; ja selbst unter den primitivsten Formen der lebenden Paarhufer, z. B. den Tragulidae, und vor allem auch der fossilen, wie z. B. den Oreodontidae, den Agriochoridae u. a., ist der paraxonische Typus der Hand fast immer vollkommen ausgebildet. Es erscheint eigentlich gänzlich unangebracht, diese Tatsachen hervorzuheben und zu betonen, entsprechen sie doch vollkommen der bekannten Regel, daß der Fuß bei laufenden Säugetieren nicht bloß in seiner Entwicklung der der Hand vorauseilt, sondern auch immer die Richtung angibt, in der sich ihre Spezialisation vollziehen wird. Sehen wir von den Formen, bei welchen dieses Verhältnis bloß umgekehrt vorkommt, ab, z. B. unter den Rodentia, wo also der Fuß primitiver ist als die Hand, so ergeben sich dennoch einige Fälle, die, von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, als aberrant zu bezeichnen sind. Denn bei ihnen ist eines der Extremitätenpaare entweder ganz oder teilweise nach einem Typus entwickelt, der im anderen Extremitätenpaar nicht auftritt. Dazu gehören unter den Artiodactyla die Anthracotheriidae, was die kurze nachfolgende Charakterisierung des Handbaues zeigen soll.

Unter den bis jetzt bekannten Anthracotheriidae besitzt *Brachyodus brachyrhynchus* (Fig. 1) den primitivsten Bau der Hand. Von den fünf erhaltenen Metacarpalia ist das Metacarpale III am längsten; es unterscheidet sich jedoch gar nicht hinsichtlich der Stärke vom Metacarpale IV Dieses erscheint vom Metacarpale III etwas abgespreizt und ist bloß um die Höhe der distalen Gelenkrolle kürzer. Das Metacarpale II erreicht ungefähr zwei Drittel der Länge des Metacarpale III und ist etwas schmäler als dieses, während das Metacarpale V in der Länge und in der Dicke bloß ungefähr die Hälfte des Metacarpales III ausmacht. Der Pollex ist vorhanden, jedoch besaß er keinen Anteil mehr am Tragen der Körperlast, wie aus seiner besonderen Kürze und Schwäche hervorgeht. Im Carpus ruht das Intermedium auf dem Magnum und dem Unciforme gleichmäßig auf, dringt aber nicht, wie bei *B. Fraasi* und *A. illyricum*, bis zum proximalen, lateralwärts gerichteten Fortsatz des Metacarpale III vor. Es ist klar zu erkennen, daß diese Hand asymmetrisch gebaut ist und mit dem in bezug auf die Länge und die Stärke der Metatarsalia symmetrischen Fuß merkwürdig kontrastiert. Bei *Brachyodus Fraasi* (Fig. 2) läßt sich dieser Gegensatz noch deutlicher feststellen. Die Längen der mittleren Metacarpalia stimmen fast völlig überein und deuten in ihrer schlanken Ausbildung darauf hin, daß *B. Fraasi* offenbar ein ziemlich schneller Läufer der Ebene war. Besonders auffallend erscheint an dieser Hand der Gegensatz der beiden seitlichen Strahlen; das Metacarpale II ist bloß um die Höhe der distalen Gelenkrolle kürzer als das Metacarpale III und auch etwas schwächer. Das Metacarpale V artikuliert im Gegensatz zu *B. brachyrhynchus* am lateralen Rande des Unciforme, erreicht nur eine geringe Dicke und ist etwa halb so lang

als die mittleren Metacarpalia. SCHMIDT charakterisiert diese beiden Strahlen folgendermaßen: „Die Phalangen dieses Strahles (Metacarpale II) der Extremität haben gewiß den Boden berührt. Nicht so die des Metacarpale V das nach der Lage seiner proximalen Gelenkfläche zu der Aushöhlung des Unciforme etwas abgespreizt getragen wurde“[5]). Die Hand von *A. illyricum* (Fig. 3) wurde bereits ausführlich beschrieben; es sei nur hervorgehoben, daß ihr Bau bedeutend schwerer und gedrungener erscheint als der von *B. Fraasi* und daher in dieser Hinsicht sehr an die Extremität von *Hippopotamus* erinnert.

Vergleichen wir nun bei den erwähnten Formen den Bau der Hand mit dem des Fußes, so ergibt sich, daß zwischen dem symmetrischen Fuß und der asymmetrischen, im Wesen verschieden gestalteten Hand ein deutlicher Unterschied besteht. Ist es doch unverkennbar, daß die Achse der Hand nicht wie im Fuß zwischen dem dritten und dem vierten Strahl verläuft, sondern daß sie mehr gegen das Metacarpale III verschoben erscheint; bilden doch das Metacarpale II und das Metacarpale V hinsichtlich ihrer Längen und ihrer Stärken einen solchen Gegensatz, daß es sehr fraglich ist, ob von einer Spezialisation, wie sie jedes dieser Handskelette darstellt, noch ein Typus entstehen kann, welcher dem des Fußes gleichen würde. Dieser Umstand ist um so bemerkenswerter, als wir mit Berücksichtigung dieses merkwürdigen Handbaues unter den „Ungulata“ keine Form finden, die einigermaßen einen Vergleich ermöglichen würde. *Anoplotherium* und *Diplobune*, mit denen sie die starke Entwicklung des zweiten Strahles gemeinsam haben, sind schon zu weit und zu einseitig spezialisiert; auch zeigen bei diesen Formen Hand und Fuß denselben Bau. Die übrigen primitiven fossilen und rezenten Artiodactyla besitzen jedoch, wie schon erwähnt, durchwegs den paraxonischen Typus vollkommen ausgebildet. Auch die primitiven Perissodactyla, deren Vorderextremitäten — wie VERSLUYS hervorhebt[6]) — oft ausgeprägt den paraxonischen Charakter erkennen lassen, sind kaum zum Vergleich heranzuziehen; ihre seitlichen Metacarpalia unterscheiden sich nämlich nicht so stark hinsichtlich der Länge und der Stärke als bei unseren Formen.

Es ist demnach sehr bezeichnend, daß jeder Versuch eines Vergleiches selbst innerhalb des größeren Rahmens der „Ungulata“ scheitert; denn gerade durch diesen Umstand kommt der aberrante Charakter des Handbaues der Anthracotheriidae besonders zum Ausdruck. Er besteht nämlich darin, daß mesaxonische Merkmale, z. B. die fast gleich lange Ausbildung des Metacarpale II und des Metacarpale IV oder etwa die mediale Lage der Handachse u. a., mit paraxonischen Merkmalen, wie etwa die gleiche Stärke

[5]) SCHMIDT, pag. 65.
[6]) VERSLUYS, pag. 221.

des dritten und vierten Metacarpale, innig verbunden an einer Extremität zugleich auftreten. Es liegt hier fast ein ähnlicher Fall einer abweichenden Spezialisation vor wie bei dem tridaktylen *Anoplotherium* oder bei *Diplobune;* während diese Formen wegen ihres weit abgespreizten starken zweiten Fingers nicht bloß unter den Artiodactyla, sondern auch innerhalb der Säugetiere keinerlei Vergleiche gestatten und in dieser Hinsicht gänzlich isoliert erscheinen, ermöglichen es gerade unsere Extremitäten, auf Grund ihrer Mittelstellung zwischen Paraxonie und Mesaxonie zu einem lebendigen Verständnis dieses Anpassungstypus zu gelangen. Denn der mesaxonische und der paraxonische Bautypus tritt unter den rezenten Säugetieren sowohl in normaler Ausbildung als auch in sehr bemerkenswerten Modifikationen und Übergängen auf, wodurch uns eine Summe von Vergleichsmöglichkeiten zu Gebote steht. Um also diesen Anpassungstypus verstehen zu können, erscheint es zunächst notwendig, das Wesen, die Art der Entstehung und die Möglichkeit der Fortentwicklung und Umgestaltung der mesaxonischen und paraxonischen Merkmale zu untersuchen. Diese Betrachtung wird zugleich ein Hinweis dafür sein, auf welchem Wege die Merkmale beider Bautypen miteinander verbunden auftreten konnten. Das Problem der Mesaxonie und der Paraxonie soll jedoch nur insoweit erörtert werden, als es eben zum Verständnis dieses Anpassungstypus notwendig ist. Es würde daher den Rahmen dieser Studie weit überschreiten, wenn wir auf die gewiß sehr interessanten und wichtigen Einzelheiten hinsichtlich der Ausbildung des Metapodial- und Gelenkabschnittes u. a. näher eingehen würden.

Wir beginnen unsere Untersuchung zunächst mit jenem Typus, bei welchem der dritte Strahl in Hand und Fuß beim Tragen der Körperlast am stärksten beansprucht wird: dem mesaxonischen. Er tritt außer den perissodactylen „Ungulata", als Beispiele seien von den rezenten Formen bloß das Pferd und der Tapir hervorgehoben, auch unter den Rodentia typisch ausgebildet auf. So besitzt der Goldhase Südamerikas, *Dasyprocta agouti*, eine tetradaktyle Hand und einen tridaktylen Fuß; beide sind jedoch ausgesprochen mesaxonisch gebaut. Bei diesen Formen stehen die Extremitäten vollkommen parallel zur Medianebene des Körpers, etwa in derselben Art, wie dies bei den meisten Vögeln, unter denen der weitaus größte Teil mesaxonische Hinterextremitäten aufweist, zu beobachten ist. Der Druck, der durch die Last des Körpers bei einer derartigen Extremitätenstellung, insbesondere bei dauernder Erhebung des Carpus und Tarsus über den Boden, auf den mittleren Strahl ausgeübt wird, kommt auch in einer mehr oder minder auffallenden gestaltlichen Betonung, sei es als Verlängerung oder Verstärkung des beanspruchten Knochens zum Ausdruck, wie dies besonders anschaulich die bekannte Entwicklungsreihe der Pferdeextremität zeigt. In demselben Maße, als nämlich die Reduktion der seitlichen Strahlen fortschreitet, nimmt der mittlere Strahl entsprechend der allmählichen Mehr-

belastung an Länge und Stärke zu. Der mesaxonische Bautypus läßt sich also ohne Schwierigkeiten von einem primitiven Typus, wie ihn etwa die menschliche Hand darstellt, ableiten. Die Stellung der Extremitäten dieses Typus war parallel zur Medianebene des Körpers. Bedeutend schwieriger gestaltet sich dieser Versuch der Ableitung beim paraxonischen Bautypus, dem wir uns nun zuwenden.

Unter Paraxonie wollen wir jene Spezialisation verstehen, bei welcher der Hauptdruck des Körpers auf den dritten und vierten Finger- und Zehenstrahl verteilt wird. Auch dieser Typus findet sich nicht bloß unter den Artiodactyla, sondern tritt ungemein häufig unter den verschiedensten Ordnungen der Säugetiere auf. Schon Boas wies einigermaßen darauf hin, „daß ein ähnliches Verhältnis wie bei artiodactylen Huftieren in mehr oder minder ausgeprägter Form auch bei den Carnivoren zu finden ist[7])“ Weiters erwähnt er auch, „es sei keineswegs selten, daß man eine mehr oder weniger ausgesprochene artiodactyle Ausbildung trifft: d. h. ein Zusammenschließen der Zehen Nr. 3 und Nr. 4 zu einem Paar, das weiter hervorragt als die anderen Zehen, von denen Nr. 2 und Nr. 5 von gleicher oder annähernd gleicher Länge sind. Das bei den Raubtieren allgemein verbreitete und teilweise scharf ausgebildete Verhalten ist somit jedenfalls sporadisch vorhanden resp. angedeutet, bei recht vielen Säugetieren innerhalb anderer Abteilungen“[8]). Dies wollen wir nun an einer Reihe von Beispielen verfolgen.

Schon unter den Marsupialia finden wir den paraxonischen Bautypus; so z. B. bei *Dasyurus*, dem Beutelmarder, bei *Sarcophilus*, dem Bärenbeutler, und bei *Thylacinus*, dem Beutelwolf. Es sind dies durchwegs Formen, die eine sekundär terrestrische Lebensweise führen (Abel [I], pag. 225), der Fuß ist funktionell tetradactyl; *Dasyurus* und *Sarcophilus* besitzen noch ein Halluxrudiment, während *Thylacinus* auch dieses verloren hat. Die Hände zeigen insofern primitivere Züge, als die Reduktion des Pollex noch nicht so weit vorgeschritten ist.

Besonders mannigfaltig ist die Paraxonie bei den Carnivora entwickelt. Unter den rezenten Formen tritt sie in allen Gruppen, sowohl den primitiven als auch den spezialisierten, meist an beiden Extremitätenpaaren oder auch bloß an den Hinterextremitäten vollständig entwickelt auf. Aus der großen Mannigfaltigkeit seien hier nur solche Formen hervorgehoben, bei welchen trotz der vollkommenen Erhaltung von Hallux und Pollex die paraxonische Spezialisation zu beobachten ist; gerade sie sind für unsere späteren Ausführungen, wie wir noch sehen werden, von besonderer Bedeutung. Zu ihnen gehören z. B. die arborikolen Formen *Mustela martes*

---

[7]) Boas, I, pag. 525.

[8]) Boas, I, pag. 536.

(Fig. 4), *Arctictis binturong* (Fig. 9), *Paradoxurus hermaphrodita* (Fig. 6), *Cercoleptes caudivolvulus* u. a. m. Die Hand und der Fuß stimmen in ihrem Bautypus vollkommen überein, wobei Pollex und Hallux nicht reduziert sind und den übrigen Metapodien anliegen. Die fossilen Carnivora besitzen ebenfalls paraxonisch differenzierte Extremitäten, z. B. unter den Miacidae

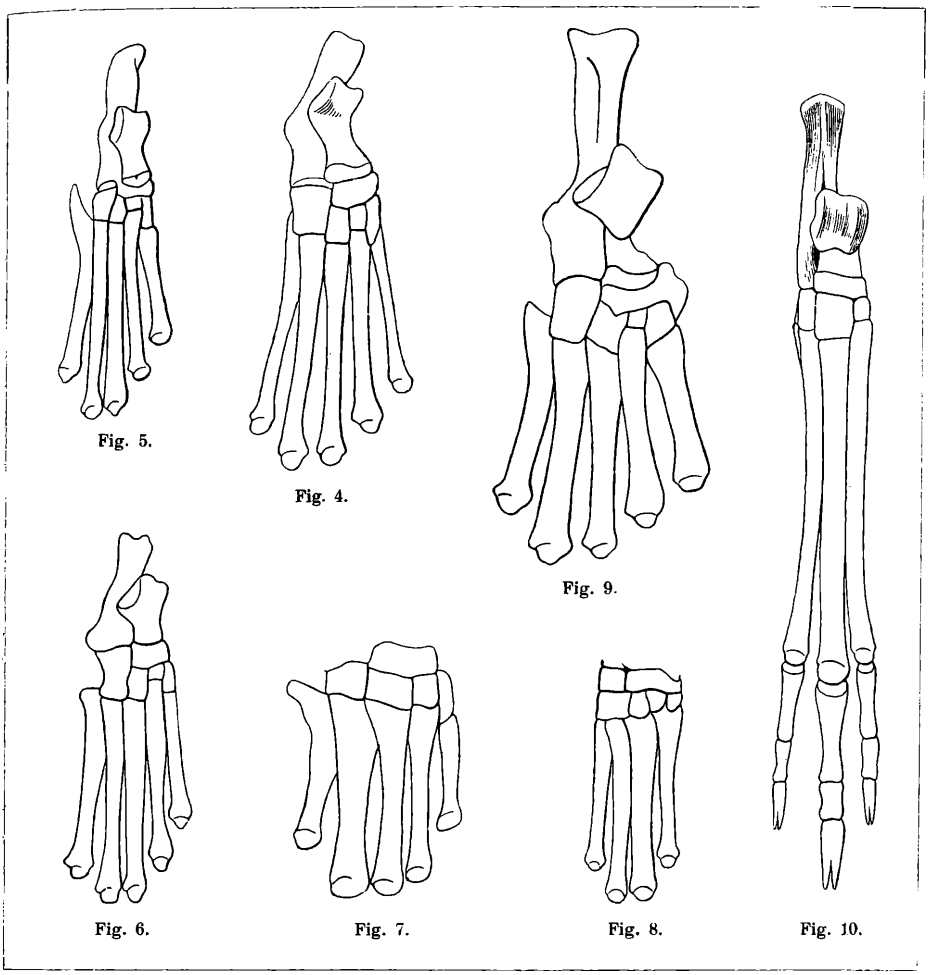


Fig. 4. Rechter Fuß von *Mustela martes*. — Fig. 5. Rechter Fuß von *Sciurus*. — Fig. 6. Rechter Fuß von *Paradoxurus hermaphrodita*. — Fig. 7. Rechter Fuß von *Capromys*. — Fig. 8. Rechte Hand von *Dolichotis mara*. — Fig. 9. Rechter Fuß von *Arctictis binturong*. — Fig. 10 Rechter Fuß von *Dolichotis mara*.

Vulpavus mit übereinstimmendem Hand- und Fußbau, *Patriofelis* unter den Oxyaenidae, desgleichen *Tritemnodon* unter den Hyaenodontidae. Es ist bemerkenswert, daß unter den Carnivora keine ausgesprochen mesaxonischen Formen vorkommen; selbst bei den am wenigsten spezialisierten ist eine leichte Neigung zur Paraxonie, die entweder in der Länge oder in der Stärke

meist des vierten Fingerstrahles zum Ausdruck kommt, zu erkennen. Dies zeigen z. B. *Galidia*, *Viverra*, *Eupleres*, *Galictis* unter den rezenten Carnivora, *Lymnocyon* u. a. unter den fossilen. Auf diese bemerkenswerte Tatsache wollen wir noch später zurückkommen.

Sehr interessant erscheint das Vorkommen der Paraxonie unter den Rodentia, denn in dieser Gruppe treten Spezialisationen auf, die geeignet sind, die Frage der Entstehung der paraxonischen Merkmale besonders zu beleuchten. *Sciurus*, das Eichhörnchen, besitzt paraxonische Extremitäten. Während der Hallux noch zur Gänze erhalten ist, bildet der Pollex bloß ein stummelförmiges Gebilde, das, wie ABEL hervorhebt[9]), sehr an eine ähnliche Bildung des Kapspringhasen *(Pedetes)* erinnert und das neben der bipeden Haltung einen Beweis für die sekundäre Arborikolie der Eichhörnchen darstellt. (Fig. 5.) Es sei schon hier erwähnt, daß dafür aber auch noch ein anderes Merkmal spricht. Vergleichen wir nämlich die terrestrischen Sciurinae der Steppe, z. B. *Xerus*, *Spermophilus* u. a., hinsichtlich ihres Hand- und Fußbaues mit den arborikolen Sciuridae, so können wir vor allem einen sehr wichtigen Unterschied beobachten: der vierte Strahl ist bei den Sciuridae gleich lang dem dritten, ja, im Fuß sogar etwas länger als dieser, während bei den terrestrischen Formen der vierte Strahl beträchtlich kürzer ist als der dritte. Diese Tatsache legt es nahe, anzunehmen, daß die erwähnte Veränderung durch die Annahme der arborikolen Lebensweise hervorgerufen wurde; dies werden wir in ähnlicher Weise auch noch bei anderen Formen feststellen können. Weiters sind von den Rodentia noch hervorzuheben *Myoxus*, *Cercolabes*, *Erethizon*, *Hystrix*, *Capromys*, *Dolichotis mara* u. a. m. Von diesen Formen, welche die Paraxonie bei vielfach noch unreduziertem Hallux erkennen lassen, verdienen die beiden letzteren wegen des aberranten Charakters ihrer Spezialisation besondere Aufmerksamkeit. *Capromys*, die Baumratte, besitzt eine ausgesprochen paraxonische Hand mit einem unbedeutendem Pollexrudiment. Im Fuß hingegen nehmen die Metatarsalia vom ersten bis zum vierten allmählich, aber doch deutlich erkennbar, sowohl an Länge als auch an Stärke zu, so daß demnach der vierte Strahl im Metatarsalabschnitt durch seine längere und stärkere Ausbildung besonders hervortritt. Das Metatarsale V ist kürzer und trägt an der Außenseite einen kräftigen Fortsatz (Fig. 7). Es besteht kein Zweifel, daß auch diese Spezialisation nur mit dem Baumleben in Zusammenhang stehen kann. Die Baumratte stellt nämlich ihre Hinterextremität lateral auf die gewölbte Fläche der Äste und der Stämme auf, ohne den Hallux dabei abzuspreizen; dadurch entfällt auf den wichtigsten Stützpunkt, nämlich den vierten Zehenstrahl, der meiste Druck, wodurch er stärker beansprucht wird als alle anderen Strahlen. Es ist naheliegend, daß dadurch auch die gestalt-

[9]) ABEL, I, pag. 347.

liche Betonung des vierten Strahles hervorgerufen wurde. Dies sei jedoch nur vorweg erwähnt. — *Dolichotis mara*, das hochbeinigste Nagetier, besitzt eine ausgesprochen paraxonische Hand, deren Finger gleich stark sind; die seitlichen Strahlen erscheinen bereits etwas reduziert. Der tetradaktylen Hand steht ein vollkommen ausgeprägter tridaktyler mesaxonischer Fuß gegenüber (Fig. 8 und 10). Es liegt also in *Dolichotis mara* der ebenso interessante als bemerkenswerte Fall vor, der zeigt, daß die Extremitätenpaare eines Tieres nach prinzipiell verschiedenen Typen gebaut sein können. Dies gilt auch für *Coelogenys paca*, nur befinden sich hier Hand und Fuß auf einem etwas primitiveren Vorstadium der Entwicklung. Von beiden Fällen werden wir noch später zu sprechen haben.

Auch die Artiodactyla müssen in diesem Zusammenhange insoweit hervorgehoben werden, als sie zeigen, daß ihre Paraxonie oft recht verschiedene Wege der Entwicklung eingeschlagen hat. Während bei den Entelodontidae die Reduktion der seitlichen Strahlen unter fast vollständiger Beibehaltung der ursprünglichen Artikulation und Verbindung der Carpalelemente und der Tarsalelemente mit den Metapodialelementen erfolgte und auch die merkwürdigen knötchenförmigen Rudimente allmählich verschwanden, z. B. bei *Dinohyus*, war bei anderen Gruppen wieder das Verschwinden der Seitenzehen mit bedeutsamen Umformungen im Carpus begleitet; so konnte das Carpale II vollständig verloren gehen, wie bei den Tylopoda, es konnte mit dem Os magnum verschmelzen oder selbständig erhalten bleiben, wie bei den Schweinen usw. Denken wir weiters an die bereits erwähnten Unterschiede des Hand und Fußbaues der Anthracotheriidae, so sehen wir, daß die „Artiodactyla" dem Bau der Extremitäten nach keineswegs eine durchaus einheitliche Gruppe darstellen, wie es ihrer systematischen Bezeichnung nach zu erwarten wäre. Es sei noch kurz erwähnt, daß auch die Caenotheriidae und die Anoplotheriidae auf diese Tatsache hinweisen. Denn bei ihnen ist die Paraxonie nicht eindeutig zu erkennen.

Deutlich ausgeprägt findet man die Paraxonie auch unter den Primaten, so z. B. unter den Hapalidae, deren Hallux noch keine besonders starke Reduktion zeigt, weiters bei *Lemur*, *Macacus* u. a. m. Bei den Primaten funktionieren die Extremitäten meist als Greiforgane, wofür besonders die Abduzierbarkeit und die Opponierbarkeit von Pollex und Hallux charakteristisch ist. Damit steht auch die Verlängerung des vierten Strahles im Zusammenhang, wie dies analog den Primaten die Didelphyidae sogar in den einzelnen Entwicklungsstufen beobachten lassen. Je mehr nämlich das Greiforgan ausgebildet ist, desto länger erscheint der vierte Strahl.

Die angeführten Beispiele mögen genügen, um die weite Verbreitung der Paraxonie und die Mannigfaltigkeit ihrer Ausbildung innerhalb der Säuge-

tiere zu charakterisieren. Sie tritt zweifellos unter diesen ebenso typisch hervor, wie etwa der mesaxonische Fuß unter den Vögeln oder die Schieblaufspezialisation unter den Reptilien. Beobachten wir bei den genannten Formen auch die Funktion der Extremitäten, so ergibt sich, daß die Gliedmaßen nur zum Tragen und zur mehr oder minder rasch laufenden Fortbewegung des Körpers auf dem festen Boden der Wiese, der Steppe, des Gebirges und auch der Äste und der Zweige dienen. Es ist sehr bezeichnend, daß gerade die primitivsten Formen unter den erwähnten Beispielen, bei denen also Pollex und Hallux noch erhalten sind und weder die Fähigkeit der Abduzierbarkeit noch der Opponierbarkeit besitzen (*Arctictis*, *Paradoxurus* u. a.), ausgesprochene Baumläufer sind, während die terrestrischen Formen meist durch mehr oder weniger stark reduzierte Seitenstrahlen gekennzeichnet sind. Denn daraus geht hervor, daß die Ausbildung der Paraxonie dieser Formen mit der baumlaufenden Lebensweise im Zusammenhang steht, worauf wir bereits bei der Charakterisierung des Sciuridenfußes hinweisen konnten. Gerade dieses letztere Beispiel zeigt auch neben vielen anderen, daß die Paraxonie gekennzeichnet ist durch die stärkere Betonung des vierten Strahles gegenüber den anderen und auch durch die verschiedenen damit im Zusammenhang stehenden Veränderungen der gesamten Extremität. Niemals aber, denn dies lehrt uns sowohl die Betrachtung der paraxonischen Beispiele als auch die nachfolgende Schilderung der Funktion der Extremitäten, niemals ging die Paraxonie auf dem entgegengesetztem Wege, nämlich der bloßen Verkürzung des dritten Strahles, hervor. Der paraxonische Bautypus muß also, ebenso wie der mesaxonische Typus, von einer Extremitätenform abzuleiten sein, die, um dies nochmals hervorzuheben, ihrem Wesen nach ungefähr dem Bau der menschlichen Hand entspricht, also durch mesaxonische Merkmale charakterisiert ist.

Dieser Gesichtspunkt liegt einer Reihe von Erklärungsversuchen bereits zugrunde. Schon LEUTHARDT erörterte 1891 den Gegensatz der Paraxonie und der Mesaxonie innerhalb der „Ungulata“ und kam hiebei zu folgendem Ergebnis: „Die primitiven Mesaxonen und Paraxonen stehen einander in ihrem Fußbau viel näher als die reduzierten Formen beider Gruppen; besonders zeigt der Vorderfuß des Elephanten Verhältnisse, welche zwischen beiden Gruppen die Mitte halten[10].“ Weiters hebt er hervor, daß der reduzierte Ungulatenfuß von einem pentadaktylen abzuleiten ist, „in dem ein resp. zwei Finger auf Kosten aller übrigen erstarkte[11])“ Auch vom funk-

[10]) LEUTHARDT, pag. 145.
[11]) LEUTHARDT, pag. 144.

tionellen Standpunkt finden wir diese Erscheinung betrachtet, jedoch stützen sich diese Erörterungen mehr auf Vermutung als auf methodische Untersuchung. „COPE nimmt an, daß der artiodactyle Fuß durch Spreizen auf sumpfigen Boden entstanden ist[12]).“ BOAS betrachtete, wie schon erwähnt, auch andere paraxonische Säugetiere. So sagt er: „Manchmal ist der erste Finger, der Daumen, entweder rückgebildet (Carnivoren u. a. m.) oder aber eigenartig entwickelt, seitlich gerichtet, opponierbar, sozusagen den anderen Fingern entfremdet. In beiden Fällen bilden dann die übrigen vier Finger eine natürliche Einheit und die Mitte derselben fällt zwischen den dritten und vierten Finger. Unter solchen Umständen entsteht als natürliche Folge die Artiodactylie: die beiden mittleren der Finger, also Nr. 3 und 4, werden besonders beansprucht, werden stärker als die übrigen usw., wie ich es für den Fall, daß der Daumen rückgebildet ist, wie bei den Carnivoren, früher des näheren dargelegt habe. Aber auch bei Formen, deren Daumen stark, aber dabei von den anderen abgerückt ist, kann dasselbe stattfinden[13]).“ VERSLUYS führte diesen Gedanken weiter, indem er auch die fossilen Carnivora, und zwar vom biologisch-anatomischen Standpunkt aus betrachtete. Er gelangte dadurch zu einem Entwicklungsvorgang, den er auch für die Ausbildung der Paraxonie unter den Paarhufern annimmt. Die primitivsten Carnivora — so sagt VERSLUYS[14]) —, die ursprünglich arborikol waren, besaßen einen abduzierbaren oder opponierbaren Pollex und Hallux. Beim Übergang zum Bodenleben entstanden nun zwei Typen im Bau von Hand und Fuß. Die Oxyaenidae und Hyaenodontidae lagerten den abduzierten, noch gut entwickelten Pollex und Hallux symmetrisch zum fünften Strahl an, so daß der mittlere Strahl den Hauptdruck empfing. Bei den *Miacidae* und den Mesonychidae blieben Hallux und Pollex abgespreizt, so daß die Körperlast auf den zweiten bis fünften Strahl verteilt wurde, wobei die Mehrbelastung des vierten zur stärkeren Ausbildung führte; so entstand der paraxonische Typus.

In allen diesen Erklärungsversuchen wird hervorgehoben, daß die stärkere Beanspruchung des vierten Strahles und damit seine gestaltliche Betonung im Zusammenhang steht mit einer Mehrbelastung an Druck. Diese Mehrbelastung ergibt sich nun in der Weise, daß durch die Abspreizung und die Entfremdung der ersten Strahlen von den übrigen oder auch durch ihre Reduktion die Körperlast so auf die restlichen Strahlen verteilt wird, daß insbesondere der vierte Strahl eine stärkere Beanspruchung erfährt als im Ausgangsstadium. Es besteht kein Zweifel, daß dieser Umstand geeignet

[12]) BRONN, pag. 624.
[13]) BOAS, II, pag. 4.
[14]) VERSLUYS, pag. 217.

erscheint, an einer Summe von Formen die paraxonische Spezialisation ihrer Entstehung nach zu deuten. Allerdings ist nicht ohne weiteres einzusehen, warum gerade der vierte Strahl durch das Laufen auf dem zweiten bis fünften stärker betont wird; auch vermag dieser Gesichtspunkt die paraxonischen Spezialisationen jener arborikolen Formen, bei denen der gut entwickelte Pollex und Hallux den anderen Metapodien anliegt, als auch die aberranten Typen, deren Extremitätenpaare prinzipiell verschieden gebaut sind, nicht zu erklären. Da nun gerade diese Spezialisation für die nähere Bestimmung des Anpassungstypus der eingangs erwähnten primitiven Artiodactyla von besonderer Bedeutung sind, soll im folgenden zu zeigen versucht werden, daß die stärkere Beanspruchung des vierten Strahles und damit auch die Ausbildung der Parxonie in vielen Fällen entweder teilweise oder meist sogar allein hervorgerufen wird durch die charakteristische Funktion und die eigenartige Beanspruchung der Extremitäten bei der baumlaufenden Lebensweise, was wir schon öfter kurz andeuten konnten. Um nun eine breitere und sicherere Grundlage für die weiteren Ausführungen zu gewinnen, wollen wir zunächst die Funktion der Extremitäten bei baumlaufenden Säugetieren näher betrachten.

Die mannigfaltige Möglichkeit der Bewegung auf dem vielfach gewölbten und verschieden geneigten Bewegungswiderstand, den die Äste und die Zweige den arborikolen Säugetieren bieten, bringt es mit sich, daß wir unter den baumbewohnenden Tieren die verschiedensten Anpassungen ausgebildet sehen. So findet man bei den zangenkletternden Formen, z. B. bei *Perodicticus*, eine vollkommene Greifzange entwickelt, bei den hängekletternden Formen, wie *Bradypus*, treten in den Greiforganen Knochenverschmelzungen auf usw. Eine besonders typische Anpassung an die Arborikolie ist jedoch der Greiffuß und die Greifhand, wie sie vor allem bei Primaten vorkommen. Diese Greiforgane sind im wesentlichen gekennzeichnet durch die Opponierbarkeit (bzw. Abduzierbarkeit) ihrer ersten Finger- und Zehenstrahlen, die meist eine auffallende Verlängerung des vierten Strahles zur Folge hat; diese ergibt sich unmittelbar aus der Funktion des „Greifens", bei welcher nämlich dem ersten Strahl vor allem der vierte gegenübergestellt wird. Beobachtet man die Funktion eines solchen Organes näher, so ist leicht festzustellen, daß die Funktion des Greifens stets mit einer Drehung der gesamten Extremität im Sinne der Greifbewegung, also in lateraler Richtung, verbunden ist. Und dieser Umstand scheint mir, wie im folgenden gezeigt werden soll, bei den baumlaufenden Formen, die eine ähnliche Veränderung der Extremitätenstellung beobachten lassen, von besonderer Bedeutung zu sein.

Ich konnte durch längere Zeit einige Baumläufer, also arborikole Formen, die Pollex und Hallux weder abduzieren noch opponieren, beobachten; z. B. *Hapale penicillata*, *Sciurus*, *Paradoxurus hermaphrodita*, *Nasua rufa* u. a. m.

Aus der Beobachtung dieser Tiere ergibt sich eine ganz bestimmte Funktion der Extremitäten. Bei ruhigem Stehen der Tiere auf den Ästen erscheint der Fuß etwas laterad gedreht, wodurch sein äußerer Rand von dem weniger gekrümmten mittleren Teil des Untergrundes auf den stärker gewölbten seitlichen gestellt wird. Verfolgt man den Einfluß der Fußstellung auf die gesamte Extremität, so ist unschwer festzustellen, daß das Knie ebenfalls lateralwärts gerichtet ist. Bei der Bewegung der Tiere in kranialer Richtung zieht die Adduktorengrupppe das Knie medialwärts an den Körper, wobei dieser vor allem durch die Kontraktion der Glutaeusgruppe vorwärts oder aufwärts gestemmt wird. Durch die Verlegung des Körpergewichtes auf die Vorderextremitäten hebt oder rollt sich der Fuß vom lateralen Rande aus von der Unterstützungsfläche ab. Die Hand bietet ein ähnliches Verhalten. Diese kurze Schilderung des Bewegungsvorganges bei baumlaufenden Säugetieren, die selbstverständlich nur die wesentlichen und wichtigsten Züge trifft, läßt erkennen, daß diese Bewegungsart verschieden ist von der des „Greifens" und auch von der Bewegung auf ebenem Boden. Der ersteren nähert sie sich in der Art der Extremitätenstellung, der letzteren dadurch, daß Pollex und Hallux weder abduziert noch opponiert werden.

Aus dieser so charakteristischen Funktion heraus läßt sich nun eine Reihe wichtiger morphologischer Merkmale erklären. Ich hebe unter anderem aus dem Tarsalabschnitte bloß die Gestalt des Cuboideums hervor, die bei allen Baumläufern übereinstimmend ausgebildet ist. Die vordere Ansicht des Cuboideums stellt ungefähr ein gleichschenkeliges Trapez dar, dessen kürzere Parallelseite lateral und dessen längere medial im Tarsus liegt. Besonders deutlich lehrt dies ein Vergleich zwischen *Sciurus* und *Xerus*. Während bei der letzteren bodenbewohnenden Form das Cuboid rechteckigen Umriß besitzt, bei welchem die distale und proximale Fläche zueinander parallel verlaufen, erscheinen sie bei *Sciurus* laterad zusammenlaufend und etwas gewölbt, wodurch sie dem Knochen die trapezförmige Gestalt verleihen. Diese Ausbildung des Cuboideums steht nun im Zusammenhang mit der Art der Abrollung des Fußes. Da dies zuerst vom hinteren lateralen Rande aus erfolgt und das Cuboideum etwas nach außen gedreht liegt, bildet die Gelenkachse und der Rand des Cuboideums einen stumpfen Winkel. Da nun nach dem Abheben des Fußes von der Unterlage die Abbiegung zwischen Tarsus und Metatarsus nach innen, also in medialer Richtung erfolgt, verläuft diese Gelenkachse im entgegengesetzten Sinne zur proximalen. Die Verlängerungen der beiden Achsen treffen daher lateralwärts in einem Punkte zusammen.

Um nun auch die Veränderungen festzustellen, die sich aus der geänderten Stellung der Extremitäten im Metapodialabschnitt ergeben, betrachten wir die Fußspezialisation von *Capromys* (Fig. 7). Wie schon erwähnt, fällt im Metatarsalabschnitt das stark entwickelte und lange Metatarsale IV auf. Es ist wohl schwer möglich, diese Spezialisation auf die Kürze

und die Schwäche des Hallux zurückzuführen, ja im Gegenteil, die Reduktion des ersten Strahles scheint hier selbst nur die Folge der Gesamtfunktion der Extremität zu sein. Betrachtet man nämlich das Tier bei ruhiger Stellung (Siehe Brehms Tierleben, 4. Auflage, Bd. 11, pg. 185, Fig. 3), so sieht man, daß der laterale Rand des Fußes am tiefsten auf der gewölbten Oberfläche des Baumstammes zu liegen kommt und der Fuß laterad steht. Diese Beobachtung erscheint mir sehr beachtenswert; sie erklärt zunächst den Bau des Fußes selbst. Die vierte Zehe bildet bei ruhiger Stellung den wichtigsten Stützpunkt der Extremität und wird daher am stärksten gegenüber den anderen Zehen beansprucht; einen ebenso wichtigen Stützpunkt bildet der vierte Strahl im Stadium der Bewegung. In dieser Stellung und auf dieser Bewegungsunterlage erfährt der vierte Strahl eine stärkere Beanspruchung, vor allem eine größere Druckbelastung als auf ebenem Boden und bei medialwärts gerichteter Stellung der Extremitäten. So weist dieser extreme Fall auch darauf hin — was besonders wichtig ist — daß die Betonung des vierten Strahles auf eine vermehrte Druckbeanspruchung infolge der veränderten Stellung der Extremität auf gewölbter Unterlage zurückzuführen ist.

Dies lehrt auch die Betrachtung rezenter baumlaufender Carnivora. *Cercoleptes caudivolvulus*, *Arctictis binturong*, *Mustela martes*, *Paradoxurus hermaphrodita* u. a. besitzen vollkommen paraxonisch differenzierte Extremitäten (Fig. 4, 6, 9). Pollex und Hallux sind primitiv, da sie nur um weniges kürzer sind als die anderen seitlichen Strahlen. Diese Formen führen eine arborikole Lebensweise und können daher ihre Paraxonie nicht beim Übergang zum Bodenleben erworben haben, da sie keinerlei Merkmale einer terrestrischen Lebensweise beobachten lassen. Auch der Vergleich zwischen *Sciurus* und *Xerus* spricht dafür, daß die Ausbildung der Paraxonie dieser Formen, wie bereits erwähnt, durch die arborikole Lebensweise hervorgerufen wurde. Aus der lateralwärts gerichteten Extremitätenstellung, die besonders deutlich an *Paradoxurus* und *Sciurus* zu beobachten ist, dürfen wir auch in diesem Falle auf eine stärkere Beanspruchung des vierten Strahles schließen. Auch der Vergleich der Funktion von Hand und Fuß der baumlaufenden und der kletternden Formen weist ebenfalls darauf hin. Während sich diese nämlich durch „Umgreifen“ mit Hilfe der Extremitäten auf dem Bewegungswiderstande festzuhalten suchen, erfolgt dies bei jenen bloß in der Form des „Festgreifens“, wobei die Ausbildung der Krallen eine besondere Rolle spielt. In beiden Fällen aber liegt der Hauptstütz- und -festigungspunkt im vierten Strahl, worauf auch zweifellos die gestaltliche Betonung zurückgeht. Von den weiteren Veränderungen, die sowohl im Skelett als auch im Muskelsystem zum Ausdruck kommen, wie auch von den einzelnen Abweichungen können wir in diesem Zusammenhange absehen. Es sei noch

kurz erwähnt, daß die laterale Stellung des menschlichen Fußes mit der starken Entwicklung des Hallux keineswegs gegen die erwähnte Ansicht spricht. Dies lehrt ein einfacher Versuch. Bewegt man sich nämlich auf einer gewölbten Unterlage, z. B. auf einem dicken liegenden Baumstamm, so wird die Drucküberlastung des lateralen Fußrandes deutlich fühlbar.

Die erwähnten Beispiele lassen erkennen, daß die Paraxonie vielfach schon während des Aufenthaltes auf den Bäumen erworben werden konnte. Die stärkere Beanspruchung des vierten Strahles führten wir auf die Funktion der Extremitäten und der damit verbundenen Änderung der Stellung zurück. Die erwähnten Beispiele zeigen auch weiter, daß die Anpassungen an die baumlaufende Lebensweise verschiedene Grade erreichen können, entsprechend der verschiedenen Dauer des arborikolen Aufenthaltes; so sehen wir z. B. beim Indischen Eichhörnchen den vierten Zehenstrahl etwas länger entwickelt als bei *Sciurus vulgaris*, bei *Galidia* und *Galictis* hat der vierte Finger noch nicht vollkommen die Länge des dritten erreicht usw. Wenn nun solche Formen, deren Extremitäten einen verschiedenen Spezialisationsgrad besitzen, zum Bodenleben übergehen, so können diese wieder verschiedene Ausgangspunkte für weitere Spezialisationen bilden. Ein den Baumläufern ähnliches Beispiel geben uns die Marsupialia. L. Dollo konnte feststellen, daß die Ahnen der Känguruhs bedeutend weiter an das Baumleben angepaßt waren als die Ahnen von *Antechinomys*. Die ersteren führten nämlich eine kletternde Lebensweise, wobei es zur starken Betonung des vierten Zehenstrahles kam; die letzteren waren, wie Dollo sagt, noch nicht so weit an das Baumleben angepaßt; deshalb erscheint auch der Fuß von *Antechinomys* tetradaktyl und paraxonisch. Offenbar waren diese Vorfahren Baumläufer, deren Spezialisation sich trotz der springenden Bewegungsweise von Antechinomys im Wesen erhalten hat. Der Übergang zum Bodenleben wird also besonders bei jenen Formen einschneidende Veränderungen hervorrufen, deren Anpassung an das Baumlaufen nicht völlig ausgeprägt und noch weniger weit entwickelt war. Da diese Veränderungen für das Verständnis der erwähnten aberranten Anpassungstypen von Wichtigkeit sind, wollen wir sie nunmehr näher verfolgen.

Schon durch die flache, mehr ebene Natur des neuen Bewegungswiderstandes erfährt die starke Beanspruchung des vierten Strahles eine Abschwächung. Besonders aber wird diese Verminderung des Druckes durch die Änderung der Extremitätenstellung beeinflußt. Viele Baumläufer behalten nämlich die ursprüngliche arborikole Stellung von Hand und Fuß bei oder zeigen nur eine geringe Veränderung (Felidae u. a.). In anderen Fällen wieder besteht die Neigung, eine mehr mediale Stellung einzunehmen. Diese Drehung der Extremitäten in medialer Richtung tritt besonders bei

jenen Formen auf, die von der plantigraden zur digitigraden Bewegung übergehen.

Für die Aufrichtung des Carpus und Tarsus bei laterader Extremitätenstellung ergeben sich zwei denkbare Möglichkeiten. Zunächst kann die Erhebung in der Richtung der Fußachse erfolgen; dieser Vorgang hätte zur Folge, daß die Extremitäten weiter vom Körper abstehen würden als im Ausgangsstadium, wodurch eine Beschleunigung der Bewegung unmöglich wäre. Es ist also unbedingt notwendig, daß die Gliedmaßen angezogen werden und ihr terminaler Abschnitt eine Eindrehung erfährt; dadurch werden die medialen Strahlen stärker durch Druck beansprucht als bei der arborikolen Bewegung. Wird im Gegensatz dazu, was eigentlich nicht im Sinne der Funktion liegt, versucht, die Extremitäten aus der lateralen Stellung direkt in der Bewegungsrichtung aufzustellen, dann müßte vor allem in diesem Falle ebenfalls eine Eindrehung erfolgen. Jene Formen hingegen, deren Extremitätenachse parallel zur Bewegungsrichtung verläuft, wie wir dies bei der Betrachtung der Mesaxonie bereits hervorheben konnten, lassen keine Eindrehung beobachten; die Veränderung tritt hier bloß als eine durch die gesteigerte Druckbeanspruchung hervorgerufene Umgestaltung im Sinne des ursprünglichen Bautypus auf, wie dies die schon einmal erwähnte Stammesreihe der Pferde eindeutig zeigt.

Es kann kein Zweifel bestehen, daß bei der Annahme der sekundär terrestrischen Lebensweise verschiedene Wege in der weiteren Entwicklung der Extremitätenspezialisation eingeschlagen werden. Für die Weiterentwicklung der Extremitätenspezialisation bei der Annahme der terrestrischen Lebensweise sind besonders zwei Faktoren wichtig: Der Grad der erworbenen Spezialisation und das verschiedene Zusammenwirken der beim Übergang zum Bodenleben eintretenden Veränderungen der Funktion und des Bewegungswiderstandes. Der schon vollkommen ausgeprägte paraxonische Typus, bei welchem die mittleren Strahlen förmlich eine physiologische Einheit darstellen, wird sich bloß in der Richtung der erworbenen Anpassung entwickeln, sei es durch Reduktion der Seitenzehen oder durch Veränderungen im terminalen Gelenkabschnitt u. a. m. Wird jedoch der noch unausgeprägte paraxonische Typus durch das Zusammenwirken der erwähnten Faktoren wesentlich verschieden in seinen Teilen beansprucht, so daß z. B. durch die Annahme der median gerichteten Extremitätenstellung und die Erhebung von Carpus und Tarsus die medialen Strahlen eine größere Beanspruchung erfahren, dann tritt ein Umbau des erworbenen Typus ein: Der angebahnte paraxonische Typus wird direkt zu einem mesaxonischen Typus umgestaltet.

Dies zeigen unter den rezenten Formen die Rodentia *Dolichotis mara* (Fig. 8, 10) und *Coelogenys paca*. Wie bereits erwähnt, besitzt *Dolichotis* eine paraxonische Hand und einen mesaxonischen tridactylen Fuß. Beobachtet

man dieses Tier in rascher Bewegung, so fällt vor allem die zur Medianebene des Körpers völlig parallele Bewegung der Hinterextremität auf. Das Skelett zeigt, daß die Lage der Gelenkachse des Kniees zur Achse des Fußgelenkes parallel ist. Obwohl die Tibia eine starke Krümmung aufweist, wie sie so auffallend nur wenig laufende Formen erkennen lassen, liegen die Achsen der proximalen und distalen Gelenkfläche zueinander parallel. Im Gegensatz dazu steht die vollkommen paraxonische Hand, deren Stellung immer etwas nach außen gerichtet ist. *Dolichotis mara* bringt aber tatsächlich die Beziehung zwischen der Art der Extremitätenstellung und der Hand- und Fußspezialisation, wie sie eben erörtert wurde, zum Ausdruck.

Bei *Coelogenys paca* ist in der Hand der Pollex vollkommen reduziert und ihr paraxonischer Charakter tritt deutlich hervor. Der Fuß neigt auffallend zur Mesaxonie; die Metatarsalia gleichen hinsichtlich der Länge und der Stärke den Metacarpalia von *A. illyricum*, so daß diese Extremitäten im Habitus völlig übereinstimmen. Damit stehen wir bereits vor der Frage nach dem Anpassungstypus von Hand und Fuß der Anthracotheriidae. Zunächst sei noch festgestellt, daß der Vergleich, aus dem wir eine gewisse morphologische Übereinstimmung der erwähnten Formen erkennen konnten, zutreffend ist, obgleich er zwischen der für gewöhnlich primitiveren Hand und dem etwas weiter differenzierten Fuß gezogen wurde. Denn bei den Rodentia ist vielfach der Fuß primitiver als die Hand, wie z. B. *Myoxus, Sciurus, Capromys* u. a. Wir konnten also tatsächlich die primitiven Extremitätenpaare untereinander wie auch die spezialisierten untereinander vergleichen. Wir wollen nunmehr versuchen, den Anpassungstypus von Hand und Fuß der oben erwähnten Anthracotheriidae von diesen Gesichtspunkten aus zu erklären.

Wie schon erwähnt, ist der Fuß dieser Formen vollkommen paraxonisch; die Hand hingegen vereinigt in sich paraxonische und mesaxonische Merkmale. Vergleichen wir zunächst diese Spezialisationen mit denen anderer paraxonischer Artiodactyla, so sehen wir, daß sich beide Gruppen insoferne nähern, als bei letzteren die Paraxonie teilweise primitive Züge besitzt. So ist z. B. die Paraxonie der primitiven Oreodontidae nicht so ausgeprägt wie etwa bei den primitivsten Tylopoda oder Tragulidae. Der dritte Finger überragt den vierten etwas an Länge, während der zweite und der fünfte Strahl ziemlich gleichmäßig entwickelt sind. Erst im Laufe der terrestrischen Bewegung vollzieht sich die vollkommene Ausprägung der Paraxonie *(Merycochoerus)*, die aber in keiner Weise den erworbenen Grundtypus umzuformen vermag. Ein ähnliches Verhältnis liegt auch bei *Hippopotamus* vor, worauf LEUTHARDT nicht nur hinwies, sondern diese Tatsache auch zahlenmäßig zu erfassen suchte. Das erste Metacarpale ist vollkommen reduziert; das fünfte beträgt nach einer seinen Messungen 95 mm, das zweite 106 mm, das vierte 130 mm und das dritte 140 mm. Da die Reduktion der Seitenzehen

noch nicht weit vorgeschritten ist, läßt sich die Hand von *Hippopotamus* hinsichtlich der Länge der Metacarpalia mit *Merycoidodon* vergleichen. Es ist klar, daß eine solche Spezialisation auch bei Änderung der Beanspruchung ihren Typus beibehalten wird. *Hippopotamus* setzt seine Extremitäten semiplantigrad, etwas laterad gedreht, auf den Boden auf. Tritt nun bei dieser Organisation der Übergang zur digitigraden Bewegung ein, dann erfolgt eine Drehung der Extremitäten insbesondere des terminalen Abschnittes in medialer Richtung. Trotz dieser Veränderung erfolgt die Ausprägung der Paraxonie in der bereits eingeschlagenen Richtung. Dies beweisen die den Hippopotamidae verwandten Suidae, die bereits digitigrad sind und eine vom Flußpferd verschiedene, mehr medial gerichtete Stellung der Extremitäten beobachten lassen.

Anders vollzog sich jedoch die Entwicklung der Anthracotheriidenhand. Vergleichen wir die primitive Hand von *Brachyodus brachyrhynchus* (Fig. 1) und die weiter entwickelte von *Brachyodus Fraasi* (Fig. 2) miteinander, so erkennen wir einen auffallenden Unterschied. Er besteht darin, daß bei *Brachyodus Fraasi* sowohl der zweite als auch der vierte Fingerstrahl sekundär verlängert wurde. Da also neben dem Metacarpale IV auch das Metacarpale II erheblich an Länge zugenommen hat, ist klar zu erkennen, daß diese Spezialisation durch eine mesaxonische Beanspruchung der Extremitäten hervorgerufen wurde. Im Gegensatz zu den mesaxonischen Merkmalen der Hand stehen nun ihre paraxonischen und die Paraxonie des Fußes. Gehen wir bei der Erklärung dieser Merkmale von den oben dargelegten Tatsachen und Erkenntnissen aus, so können wir auch in diesem Fall die paraxonischen Merkmale zweifellos als arborikoles Erbgut betrachten. Denn auch die Artiodactyla müssen ursprünglich arborikol gewesen sein. Darauf versucht bereits MATTHEW in der kurzen Studie „A tree climbing Ruminant" hinzuweisen. Er sagt: „The Agriochoerus however, while a member of the Oreodont family, and like them provided with ruminanting teeth, had the limbs and feet modified in such a way as to enable it to climb trees as readily as a jaguar or other large cat. The howes are so narrowed as to be actually converted into a sort of claw; the articulations of the digits, wrist- and limb-bones are modified so as to give throughout limbs and feet the same flexible joints which we find in the cats and in all tree climbing animals[15])." Die Annahme der Erwerbung der Paraxonie unter den Anthracotheriidae durch das Baumleben der Vorfahren wird vor allem auch dadurch bestätigt, daß der Fuß trotz der sicher feststellbaren mesaxonischen Beanspruchung dennoch in paraxonischer Richtung spezialisiert wurde.

Während sich also der Fuß beim Übergang zum Bodenleben in gleichsinniger Weise weiter entwickelte, stellt die Hand ein Produkt ungleich-

[15]) MATTHEW, pag. 162.

sinniger Beanspruchungen dar. Das Baumlaufen im Vorfahrenstadium führte zur Anbahnung des paraxonischen Charakters, wie dies im vorhergehenden näher dargelegt wurde. Der Übergang zum Bodenleben aber bewirkte die mehr mesaxonisch betonte Beanspruchung, worauf die sekundäre Verlängerung der seitlichen Strahlen zurückzuführen ist.

Den gleichen Weg der Entwicklung nahm auch *Anthracotherium illyricum* (Fig. 3). Der Gegensatz der zwischen dieser Form und den oben erwähnten in bezug auf die schlanke oder plumpe Entwicklung der Extremitäten besteht, ist kaum anders zu werten, als der, den uns die rezenten Artiodactyla bieten. Aufenthaltsort und Art der Bewegung führten auch hier zu den im Wesen ja gleichen Unterschieden. *Brachyodus Fraasi* ist zweifellos eine an die Bewegung auf härterem ebenen Boden angepaßte Laufform; *Anthracotherium illyricum* erinnert mehr an *Hippopotamus* und führte offenbar auch eine ähnliche Lebensweise.

Der eben geschilderte Umbildungsvorgang verleiht diesen Formen besondere Bedeutung. Vor allem zeigen sie durch ihren primitiven Handbau, daß die Artiodactyla nicht von paraxonischen Carnivora abzuleiten sind, sondern selbständig aus der Stammgruppe der Carnivora — denn nur diese kommt unter den Carnivora überhaupt in Betracht — hervorgingen. Wohl ist es noch unklar, auf welchem Wege die Tragulidae, die Tylopoda u. a. ihre Paraxonie erworben haben, weisen doch diese Formen eine bereits vollkommen ausgeprägte Paarhuferextremität auf. Da jedoch die Marsupialia, die Carnivora, die Rodentia und die anderen Formen ihre Spezialisation selbständig erworben haben, erscheint es naheliegend, daß dies auch bei den Artiodactyla der Fall war.

Weiters geht aus der Spezialisation der Hand hervor, daß die Anthracotheriidae (im engeren Sinne) nicht von vorne herein in eine „isodactyle" und „anisodactyle" Gruppe getrennt werden können. Wie bereits erwähnt, deutet ein schwaches Metacarpale V nicht auf ein ebenso gestaltetes Metacarpale II. Die Form aus Bumbach, von der aus dem Metapodialabschnitte bloß ein Metacarpale II bekannt ist, kann daher, von diesem Gesichtspunkte betrachtet, ebenso in die anisodactyle Gruppe eingereiht werden. Der Fuß scheint für diese Charakterisierung günstigere Anhaltspunkte zu liefern.

Zusammenfassend sei nochmals hervorgehoben, daß für die Gestaltung des Hand- und Fußbaues der Anthracotheriidae und damit auch eines Teiles der primitiven Artiodactyla der Grad der durch die arborikole Lebensweise hervorgerufenen Anpassung und der Zeitpunkt des Überganges zum Bodenleben von Bedeutung waren. Das Baumlaufen im Vorfahrenstadium bewirkte die Spezialisation

in paraxonischer Richtung, die im Fuß vollkommen ausgeprägt wurde, und der Übergang zum Bodenleben gestaltete die noch nicht vollständig entwickelte Paraxonie der Hand in mesaxonischer Richtung um. Dieser Vorgang erklärt aber auch den Gegensatz zwischen den primitiven Artiodactyla und den vollkommen paraxonisch differenzierten. Bei letzteren stellt die Paraxonie von Hand und Fuß ein Erbgut aus der Zeit der baumlaufenden Lebensweise der Vorfahren dar. Letztere sind offenbar später zum Bodenleben übergegangen als die Vorfahren der Anthracotheriidae.

Abkürzungen.

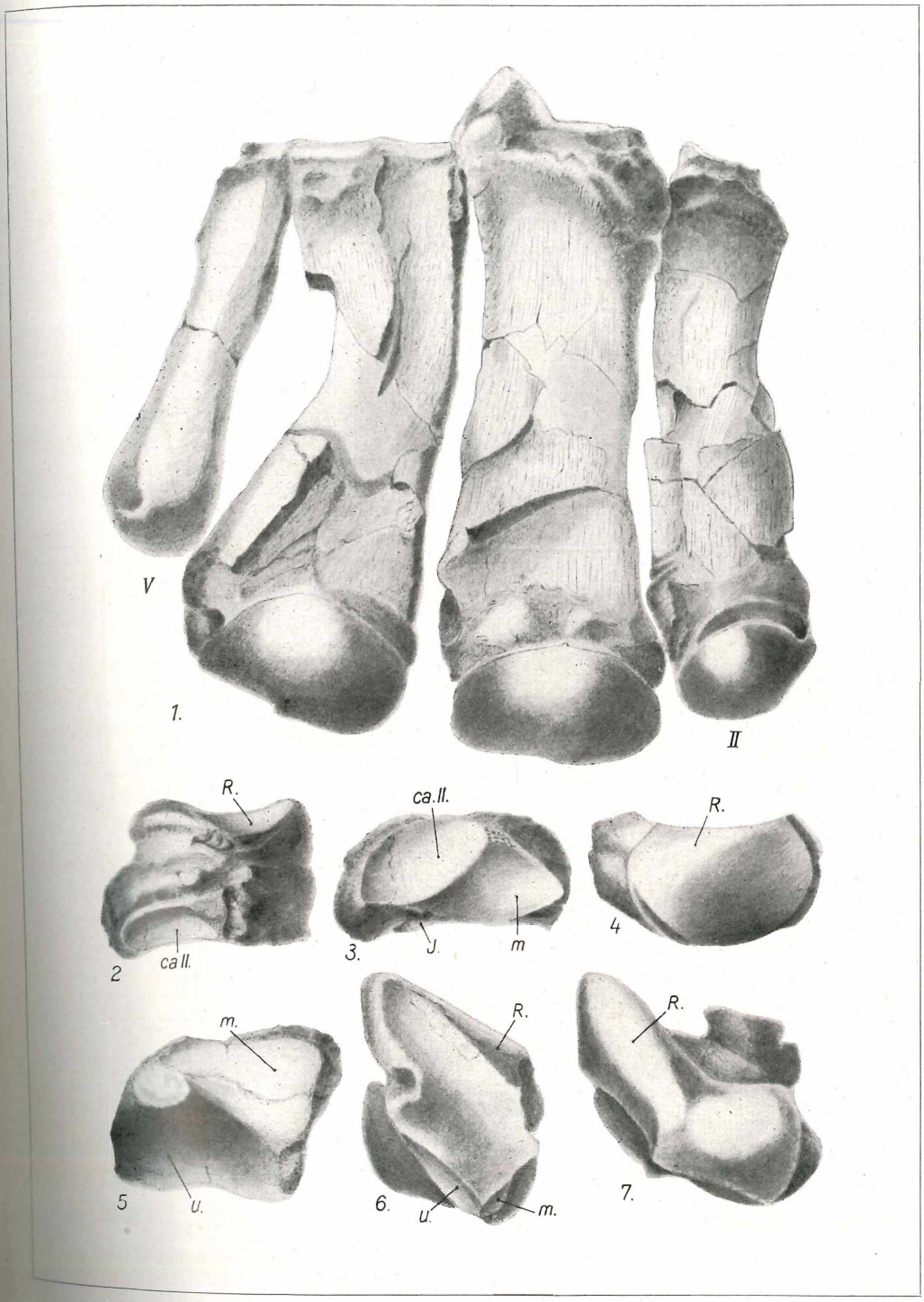
a. Anschlagfläche für das Sustentaculum calcanei.
as. Facies articularis astragali.
ca. 1. 2. Gelenkfläche für das Carpale I. u. II.
cal. Facies articularis calcanei.
cu. I., II., III. Gelenkfläche für das Cuneiforme I. II., III.
J. Gelenkfläche für das Intermedium.
m. Gelenkfläche für das Os magnum.
mc. 2. Gelenkfläche für das Metacarpale II.
mt. 4. 5. Gelenkfläche für das Metatarsale IV., V
n. Gelenkfläche für das Naviculare.
R. Facies articularis radii.
r. Gelenkfläche für das Radiale.
s. Facies articularis sustentaculi calcanei.
u. Gelenkfläche für das Unciforme.

Erklärungen zu Tafel IX.

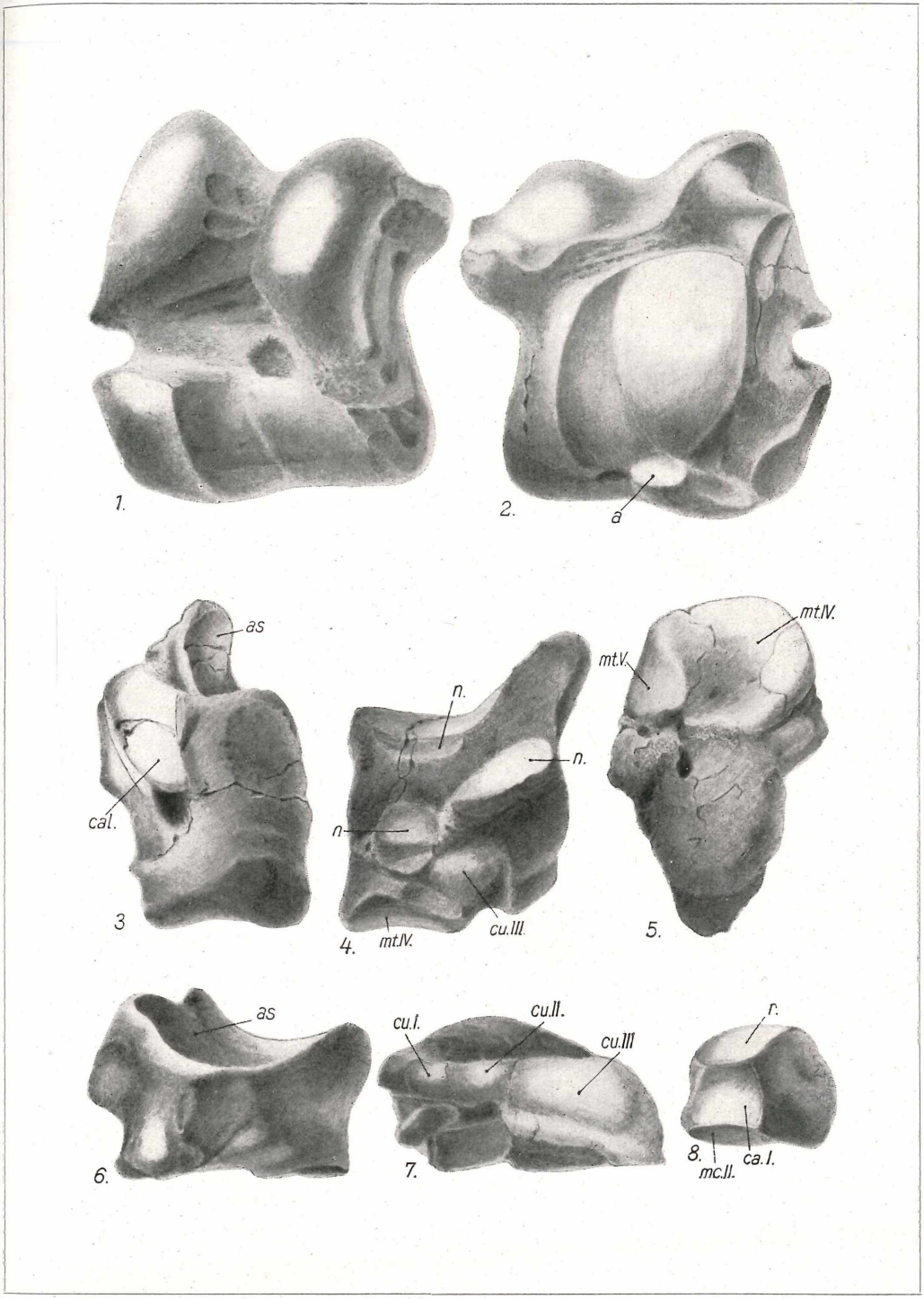
Fig. 1. Rechter Metacarpalabschnitt.
2. Linkes Radiale von vorne.
3. Distale Ansicht d. R.
4. Proximale Ansicht d. R.
5. Distale Ansicht des Intermediums.
6. Rechtes Intermedium von vorne.
7. Proximale Ansicht des Intermediums.

Erklärungen zu Tafel X.

Fig. 1. Rechter Astragalus von vorne.
2. Rechter Astragalus von hinten.
3. Rechtes Cuboideum von vorne.
4. Mediale Ansicht des Cuboideum.
5. Distale Ansicht des Cuboideum.
6. Rechtes Naviculare. Laterale Ansicht.
7. Distale Ansicht des r. Naviculare.
8. Rechtes Carpale II.



Verlag von **Emil Haim & Co.**, Wien und Leipzig.



Verlag von **Emil Haim & Co.**, Wien und Leipzig.

Literaturangaben.

1912. ABEL, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. I.
1914. — Die vorzeitlichen Säugetiere. II.
1919. — Die Stämme der Wirbeltiere. III.
1909. BOAS, J. E. V., Der Fuß der Carnivoren, Zoolog. Anzeiger, Bd. 34, pag. 524 bis 538. I.
1919. — Die Hand des Menschen, Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser II, 1. II.
1914. BREHM, A. E., Tierleben, 4. Auflage, neubearbeitet von L. HECK und M. HILZHEIMER, Bd. 11 (1914) und 12 (1915).
1874—1900. BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreiches, bearbeitet von C. G. GIEBEL und W. LECHE, Anatomie der Mammalia.
1908. DEPÉRET, Ch., L'histoire géologique et la phylogénie des Anthracothérides, Compt. rend., T. 146, pag. 158.
1913. HILZHEIMER, Biologie der Wirbeltiere.
1873. KOWALEVSKY, W., On the Osteology of Hyopotamidae, Philos. Trans., Roy Soc London, Vol. 163, pag. 19—94. I.
1874. — Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. usw., Palaeontographica, N. F. II, 3 (22). II.
1891. LEUTHARDT, F., Über die Reduktion der Fingerzahl bei Ungulaten, Zool Jahrbücher, System. 4, Bd. V, pag. 93—147.
1911. MATTHEW, W. D., A Tree Climbing Ruminant, Amer. Mus. Jour., Vol. 11, pag. 162—163. I.
1909. — The Carnivora and Insctivora of the Bridger Basin, Middle Eocene, Memoirs. Amer. Mus. N. H., Vol. IX, Part. VI. II.
1883. SCHLOSSER, M., Über die Extremitäten des Anoplotherium, Jahrbuch für Mineralogie usw., II.
1913. SCHMIDT, M., Paarhufer der fluviomarinen Schichten des Fayum, Geolog. u. Palaeontolog. Abhandlungen, Neue Folge, Bd. XI, Heft 3.
1895. SCOTT, W. B., Structure and Relationships of Ancodus, Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, Vol. IX. I.
1890. — Beiträge zur Kenntnis der Oreodontidae, Morpholog. Jahrbuch XVI. II.
1899. — The Selenodont Artiodactyls of the Uinta Eocene, Trans. Wagner Free Inst. Sci., Philadelphia, VI.—III.
1889. SCOTT u. OSBORN, The Mammalia of the Uinta Formation, Tr. Amer. Phil. Soc. 1889.
1910. STEHLIN, H. G., Zur Revision der europäischen Anthracotherien, Verh. Naturhist. Ges., Basel, Bd. 21, pag. 166—185.
1884. TELLER, F., Neue Anthracotherienreste aus Südsteiermark und Dalmatien, Beitr. Pal. Österr.-Ung. und des Orients, Bd. 4, pag. 45—134.
1927. VERSLUYS, J., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. II. Das Skelett (In: IHLE, J. E., VAN KAMPEN, P. N., NIERSTRASZ, H. F., VERSLUYS, J.). Pag. 216—224.
WINTERSTEIN, Handbuch der Physiologie.
1895. WORTMAN, Osteology of Agriochoerus, Bull. Amer. Mus. N. H., 1895. I.
1898. — The extinct Camelidae of North America, B. M. N. H., 1898.
1921. ZITTEL, K. v., Grundzüge der Paläontologie, 5. Auflage.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Palaeobiologica

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Sieber Rudolf

Artikel/Article: Der Anpassungstypus von Hand und Fuss der Anthracotheriidae. 87-127