© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Osteologie der Halicoreflosse.

Von

Ludwig Freund,

Assistent am Zoologischen Institut der K. K. Deutschen Universität in Prag.

(Aus dem Zoologischen Institut der K. K. Deutschen Universität in Prag.)

Mit Tafel XIV, XV und 4 Figuren im Text.

Einleitung.

Da Sirenenflossen bisher noch nicht röntgenographisch bearbeitet worden sind, Aufschluß über die Art, Ausdehnung und Folge der Ossifikation sowie über das Vorhandensein oder Fehlen kleiner Knochenkerne aber nur oder doch am besten mit Hilfe dieser Methode zu erzielen ist, ergriff ich die sich mir darbietende Gelegenheit, mehrere *Dugong*-Flossen röntgenographisch studieren zu können, mit großer Freude.

Im folgenden sind die Ergebnisse dieser Untersuchung zusammengestellt.

Das zu dieser Untersuchung verwendete Material bestand aus sieben (drei Paaren und einer einzelnen) *Dugong*-Flossen, welche Herr Professor Dexler (Prag) in der Torresstraße gesammelt hat. Die eine Flosse gehörte einem noch ganz jungen Tiere an und war in toto in Formol konserviert. Die sechs andern verschieden alten, aber ausgewachsenen Individuen angehörigen lagen als Rohskelett vor. Erstere wurde so wie sie war röntgenisiert und auch die sechs letzteren nur in Wasser aufgeweicht, um den knorpeligen Teilen ihre ursprüngliche Turgeszenz teilweise zurückzugeben, aber sonst in keiner Weise präpariert, so daß gegen eine jede von irgendeinem Präparator aus Schönheitsgefühl vorgenommene Korrektur des Handskelettes Gewähr geleistet war und jeder noch so kleine Ossifikationsherd erhalten blieb.

Die Röntgenogramme wurden mit dem von der Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, K. und L. in Böhmen dem hiesigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zoologischen Institute zum Geschenke gemachten Apparate angefertigt.

Für die Überlassung des Untersuchungsmaterials, von dem Professor Dexler je ein Rohskelett dem Anatomischen und dem Zoologischen Institute der Deutschen Universität in Prag und dem k. und k. naturhistorischen Hofmuseum in Wien zum Geschenke gemacht hatte, spreche ich den Herren Hofrat Professor Dr. Carl Rabl, Professor Dr. R. v. Lendenfeld, Kustos Dr. v. Liburnau und Professor H. Dexler meinen wärmsten Dank aus. Herrn Professor Dr. R. v. Lendenfeld, meinem hochverehrten langjährigen Chef, schulde ich außerdem großen Dank für die ungemein liebenswürdige Förderung, die er mir in jeder Beziehung zuteil werden ließ.

A. Spezieller Teil.

Äußere Form der Flosse. Unterarm.

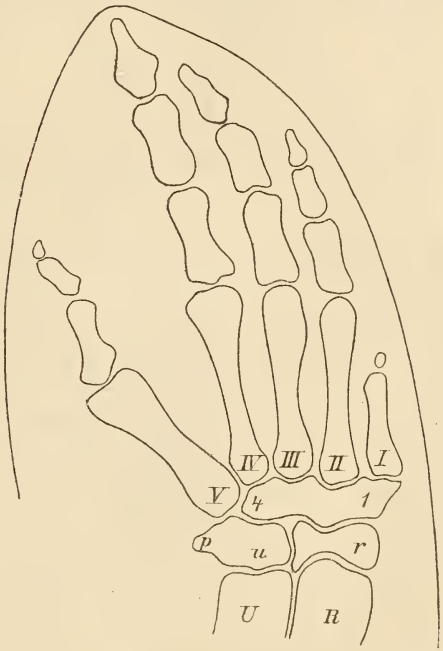
Die Vorderextremitäten der Sirenen sind ebenso wie die der Waltiere zu Ruder- und Balancierorganen umgewandelt worden. Die hier wirksamen Umwandlungsprozesse waren bedingt durch die Anpassung an das Leben im Wasser (Kükenthal), sie erstreckten sich auf den ganzen Körper und erzielten eine Reihe von Eigenschaften, die wir auch vielfach bei andern im Wasser lebenden Tieren wiederfinden. Die Ähnlichkeit dieser Einrichtungen bei verschiedenen Tieren beruht, wie Kükenthal ('90) ausführlich dargelegt hat, auf konvergenter Züchtung. Die Umwandlung der Vorderextremitäten in Flossen ist bei den Säugern in der Weise vor sich gegangen, daß die typische fünfstrahlige Hand in einer Schwimmhautplatte, in welcher die einzelnen Strahlen äußerlich nicht mehr getrennt sind, eingehüllt wurde: So entstand das schaufelförmige Ruderorgan, das im Laufe der Entwicklung verschiedene Umbildungen erfahren hat.

Turner ('94) beschreibt einen *Dugong*-Embryo von 14 cm Länge mit einer 15 mm langen Vorderextremität. Diese ist vom Ellbogen an frei, der Vorderrand der Hand etwas konvex, der Hinterrand zwischen den Spitzen des vierten und fünften Fingers eingekerbt. Eine Reihe hierher gehöriger Daten verdanken wir Kükenthal ('97a, S. 25ff.). In Kürze seien nur folgende Angaben hervorgehoben. Bei einem Embryo von 72 cm Länge (Textfig. 1), sind Unterarm und Hand vollkommen gestreckt und schließen einen Winkel von 180° miteinander ein. Die Umbildung zur Flosse erstreckt sich auch auf den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Unterarm, der hier fast ebenso breit ist wie die Hand. Bei dem 14 cm langen Embryo von Turner war der Unterarm noch viel schmäler wie die Hand. Zwischen dem vierten und fünften Finger weist der Flossenrand eine deutliche Einkerbung auf, welche in den Zeichnungen erwachsener Tiere nicht angegeben ist. Der Oberarm nimmt an der Bildung der freien Extremität nicht mehr teil. Der radiale Flossenrand ist viel stärker als der ulnare. Bei den Embryonen von 99 cm und 162 cm Länge ist die Einkerbung noch sichtbar, die

Textfig. 1. $^2/_3$ ×.
Linke Flosse von *Halicore dugong*. Konturzeichnung nach Kükenthal ('97 a, Taf. V, Fig. 19).

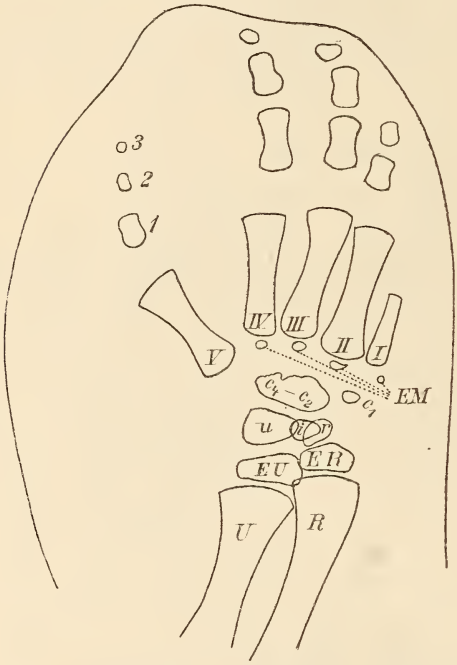


Textfig. 2. 3 ×.
Rechte Flosse von *Halicore dugong*. Nach Lebouco ('89, Fig. 46). *U*, Ulna; *R*, Radius; *u*, Ulnare; *r*, Radiale; *p*, Pisiforme; *1—4*, Carpalia; *I—V*, Metacarpalia.

größte Breite der Flosse, die überhaupt sehr zugenommen hat, liegt bereits in der Gegend des Carpus. Kükenthal faßt seine bezüglichen Ergebnisse wie folgt zusammen: In später Embryonalzeit gehen wesentliche Veränderungen in der Form der Flosse vor sich, derart, daß die Schwimmhaut, welche ursprünglich nur die Finger umhüllte (Turners Embryo von 14 cm), auch auf den Unterarm übergreift und hier in der Region des Carpusansatzes die größte Breite erreicht. Das späte ontogenetische Erscheinen dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Umbildung weist darauf hin, daß dieselbe auch stammesgeschichtlich spät aufgetreten sein dürfte. Lebouq ('89) bildet die Flosse eines Embryo von 30 cm Länge ab, deren Konturlinie kaum exakt gezeichnet sein dürfte (Textfig. 2). Die mir vorliegende Flosse eines jungen Tieres (Textfig. 3) zeigt wohl die gleichen Verhältnisse, die auch beim erwachsenen Tiere zu finden sind — wenigstens lassen mich die Radiogramme des Handskelettes dies mit hoher Wahrscheinlichkeit vermuten. Der sehr bedeutend verdickte Vorderrand der Flosse zieht schwach gebogen lateral, biegt, die Fingerspitzen 2—4 umfassend, im starken Bogen nach rückwärts, um zugeschärft und ziemlich weit ausladend den fünften Finger zu umgreifen und medialwärts in der Ellbogengegend in die Körperwandung überzugehen. Die Oberseite ist gewölbt, die Unterseite flach. Die von Kükenthal beobachtete Einkerbung tritt als Abflachung der Konturlinie deutlich hervor. Zur Flossenbildung erscheinen die dreieckigen Partien vor den schräg herabziehenden Unterarmknochen, zwischen viertem und fünftem Finger und zwischen fünftem Finger und Unterarm verwendet.



Textfig. 3. 1/3 ×.
Rechte Flosse von *Halicore dugong*. Nach Taf. XIV, Fig. 1. *U*, Ulna; *R*, Radius; *EU*, ulnare Epiphyse; *ER*, radiale Epiphyse; *u*, Ulnare; *r*, Radiale; *i*, Intermedium; *c1—4*, Carpalia; *EM*, Metacarpalepiphysen; *I—V*, Metacarpalia; *1—3*, Phalangen.

Von den Gebilden in der Flosse wird uns das Handskelett weiter unten in ausführlicher Weise beschäftigen. Was die Armknochen betrifft, so möge nur erwähnt werden, daß embryonal bezüglich Größe und gegenseitiger Stellung (Winkel) erhebliche Wachstumsänderungen beobachtet wurden (Kükenthal, '97, S. 141). Aber auch bei älteren Stadien sind in dieser Hinsicht bedeutende Schwankungen zu verzeichnen, was folgende Tabelle erkennen läßt, die im übrigen ein relativ schnelleres Wachstum der *Ulna*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gegenüber dem Radius, sowie ein Zurückbleiben der rechten Seite um ein Geringes zeigt.

Längenmaße (in cm):

	Humerus	Radius	Ulna
A. Dexlers Exemplar	—	R 11.5	R 13.5
B. Exemplar des Zool. Instituts	R 21.5 L 22	R 14 L 14.5	R 17.5 L 18
C. Exemplar des Anat. Instituts	R 21	R 15	R 19
D. Exemplar des Hofmuseums .	?	R 15.5	R 19.5
E. Giebel, '74—:00.	18	13	16
F. Anderson, '98	18.3	13.8	18.3

(Der Einfachheit halber werden von nun an die einzelnen Exemplare mit den großen Buchstaben bezeichnet werden, die in vorstehender Aufzählung vor denselben sich befinden.)

Bemerkenswert sind die distalen Enden der Unterarmknochen. Es kommen hier mächtige Epiphysen zur Ausbildung, die erst sehr spät mit der Diaphyse verschmelzen, was ja bei der allgemeinen Ossifikationsverlangsamung, die bei den Sirenen zur Geltung gekommen ist, selbstverständlich erscheint. Bei dem Exemplar A (Textfig. 3 und Taf. XIV, Fig. 1) sind dieselben bereits wohl entwickelt, die radiale ist kleiner als die ulnare, mit abgerundeter Distalfläche, während die ulnare eine mehr ebene Distalfläche besitzt. Beide sind noch durch breite Knorpelstreifen von der Diaphyse getrennt. Bei dem Exemplar B (Taf. XIV, Fig. 2 und 3) sind die Epiphysen größer geworden, die zukünftigen Koaleszenzflächen mit der Diaphyse haben sich derselben angepaßt und sind von ihr nur noch durch einen schmalen Knorpelstreifen getrennt. Die Distalfläche der radialen Epiphyse, die spätere Gelenkfläche für das Radio-Intermedium, ist stark konvex. Die Distalfläche der ulnaren Epiphyse, die spätere Gelenkfläche für das Ulnare, ist konkav. Das distale Diaphysenende der Ulna zeigt eine eigenartige dichtere Knochenendschicht.

Bei Exemplar E (Giebel, '74—:00, Taf. LXXXII, Fig. 1) sind die Knorpelfugen noch deutlich, auch bei dem Exemplar F sind sie sicher noch vorhanden gewesen, wenn dies auch nicht ausdrücklich erwähnt ist. Brand ('69, Taf. VII, Fig. 19) bildet sie ebenfalls ab. Beinahe ganz verschwunden sind sie bei den Exemplaren C und D, doch finden sich auch bei diesen noch Spuren an der medialen Seite des Radius. Gänzlich verschmolzen finden wir die Epi- und Diaphysen auf der Abbildung von Cuvier ('35, Taf. 221, Fig. 1). Bemerkt sei,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

daß Lepsius ('82, S. 151) das lange Getrenntbleiben der Epiphysen des Unterarms auch bei *Manatus* und *Rhytina* erwähnt. Er bemerkt hierüber: »daß bei den Sirenen die Epiphysen aller Knochen der vorderen Extremität in etwas höherem Alter des Tieres, als es bei andern Säugetieren der Fall ist, zu verknöchern und mit den Mittelstücken zu verwachsen scheinen«.

Carpus.

Brandt veröffentlichte 1849—69 eine klassische Monographie über die Sirenen, die außer den eignen Ergebnissen die der gesamten Literatur bis auf seine Zeit vereinigt[1]. Ihr fundamentaler Wert für die Sirenenosteologie erfordert die ausführliche Heranziehung seiner Ausführungen bei jedem der behandelten Kapitel.

Er beschreibt den Carpus von *Halicore* (S. 87):

»*Halicore*, quantum e nostro sceleto Halicores ejusque figuris apud Cuvierum (1835—37) (Pl. 221), D'Altonium (1826, Taf. 6) et Blainvillium (1839—52, Pl. 2 und 6) repraesentatis earumque descriptionibus concludere licet, a Manatis ossium carpi numero quaternario vel ternario, igitur fere duplo vel duplo minore (Tab. 7, Fig. 19) recedit. Series superior ossa duo (os lunato-naviculare et triquetrum) et apud Cuvierum, D'Altonium, Rüppelium et Blainvillium et in nostro specimine constanter obvia et sejuncta continet. Os naviculare scilicet, quia satis constanter cum lunato conjungitur, saepe ossiculum lunato-navicularis nomine designandum praebet. Ossium coalitio tamen tali modo efficitur, ut in facie superiore glenoidali, nec non in facie dorsali et volari emarginatione in sulcum dictum continuata pristina ossium sejunctio in fetu forsan observanda indicetur. Imo etiam in ossis angulo externo inferiore tuberculum invenitur, quod ossis navicularis in ossicula duo in *Manati latirostris* carpo sinistro divisi, supra commemorati, ossiculum (dimidium) inferius quodammodo indicat. Os triquetrum magnum semper liberum et sejunctum videtur. — Ossium carpi inferior seu secunda series contra, sicuti specimen Blainvilli et nostrum demonstrat, ex osse unico, magno, transverso, in faciei superioris posteriore dimidio fortiter prominente constat, quod aperte, ut ossium metacarpi variorum insertione demonstratur, ex osse multangulo majore, minore, capitato et hamato invicem coalitis componitur. Ossa multangula in osse dicto

[1] Abgesehen davon bietet er eine umfassende und der Vollständigkeit halber hier notwendige morphologische Beschreibung, wie ich sie von meinem Material derzeit noch nicht liefern kann.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tuberculis in facie superiore conspicuis adhuc indicantur, quod de capitato et hamato, intime unitis, haud valet. — Halicores sceletorum a Cuviero et D'Altonio exhibitorum figurae earumque descriptiones vero in utraque serie ossa carpi bina offerunt, ita quidem ut secunda series in eo a supra descripto recedat, quod unius ossis loco bina inveniantur, quorum unum (internum) ossa multangula cum capitato coalita, alterum (externum) vero os hamatum sejunctum exhibet.«

Lepsius ('82, S. 153) untersuchte im Darmstädter Museum das Skelett einer *Halicore* aus dem Rothen Meere und konnte für den Carpus folgendes feststellen: »Im Carpus treten bei alten Tieren mehrere Verwachsungen ein: an der mir vorliegenden Hand einer jungen *Halicore* ist ein sehr kleines Kahnbein, ein größeres Mondbein, ein großes Pyramidenbein und ein kleines Erbsenbein vorhanden. Bei älteren Tieren wächst zunächst das Erbsenbein als Apophyse an das Pyramidenbein und der Rest des Kahnbeines an das Mondbein an. Endlich wachsen auch diese beiden zu einem langen Knochen, der nun die ganze erste Reihe vertritt, zusammen; er behält oben und unten wohlausgebildete Gelenkflächen. In derselben Weise verwachsen beim alten Tiere die drei Knöchelchen der zweiten Reihe zu einem einzigen langen Knochen. Daher besteht der Carpus der alten Dugongs nur aus zwei übereinander eingelenkten Knochen. Ebenso wie durch die Verwachsung der Ulna und Radius, wird durch diese Verschmelzung der Carpalknöchelchen eine Drehung der Hand parallel der Längsachse vermieden, was für die Ruderbewegung von Vorteil ist; dagegen bleiben die Gelenkverbindungen in horizontaler Richtung bestehen, um die notwendige Scharnierbewegung der Hand zu ermöglichen.«

Außerordentlich interessant erscheint der Befund, den Leboucq ('89) an einem *Halicore*-Fötus von 30 cm Länge (Handlänge 25 mm) machte. Er fand folgendes: »J'ai examiné la main d'un foetus de *Dugong*, du Musée de Bruxelles (Fig. 46). Le carpe ne présente pas de particularités remarquables. Il est constitué comme les auteurs décrivent celui de l'adulte. Il y a 3 éléments cartilagineux distincts dont 2 dans la rangée proximale correspondant l'un au radio-intermédiaire, l'autre au cubital.

Il y a un angle rentrant sur les bords supérieur et inférieur du radio-intermédiaire, mais pas d'autre trace de division. Le bord supérieur du cubital du carpe porte une apophyse arrondie, saillante, à laquelle s'insérent des faisceaux tendineux du muscle cubital

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

interne. Ce nodule représente le pisiforme non décrit par les auteurs. La seconde rangée du carpe est formée par un seul massif cartilagineux. Des encoches sur les bords indiquent seules la division primitive en carpiens distincts.«

Die übrigen Autoren fanden bei den von ihnen untersuchten *Halicore*-Flossen immer die normalen Verhältnisse. Die proximale Reihe wird von zwei Carpalien gebildet, die verschiedentlich benannt werden. Die bezüglichen Synonyma sind im folgenden zusammengestellt:

	1. (radiales) Carpale	2. (ulnares) Carpale
Brandt, '69	Lunato-naviculare	Triquetrum
Owen, '66	Scapho-lunatum	Cuneo-pisiforme
Giebel, '74—:00.	Radiale	Ulnare
Lepsius, '82	Kahn- + Mondbein	Pyramiden- + Erbsenbein
Leboucq, '89	Radio-intermédiaire	Cubitale (+ Pisiforme)
Zittel, '91	Scapho-lunatum	Cuneiforme
Anderson, '98	Scapho-lunatum	Cuneiforme

Die distale Reihe wird von einem queren, oblongen Knochen gebildet, den Giebel ('74 ff., S. 519) Metacarpale nennt (nach Gegenbaur = Carpalia 1—5). Zittel erwähnt ('93, S. 28) die Verschmelzung von Unciforme (Carpale 4, 5) mit Magnum (Carpale 3) und von Trapezoid (Carpale 2) mit Trapezium (Carpale 1), somit zwei distale Handwurzelknochen bei einzelnen Sirenen. Er dürfte die oben zitierte Angabe Cuviers im Sinne haben.

Röntgenographischer Befund: Wir sehen in dem jüngsten Stadium, bei Exemplar *A* (Taf. XIV, Fig. 1), in der proximalen Reihe drei deutliche, scharf konturierte Knochenschatten, von denen die beiden rundlichen radialen sich teilweise decken, wobei der kleinere mediale dorsal zu liegen kommt. Der ulnare ist bedeutend größer, der entsprechende Knochen jedenfalls dicker als die radialen. Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir das am meisten radial gelegene Knochenbild mit dem Radiale identifizieren, das mittlere mit dem Intermedium, das ulnar davon gelegene mit dem Ulnare. In der distalen Reihe sehen wir radial gelegen einen kleinen runden Knochenschatten, dem Metacarpale I genähert. Ulnar davon liegt ein großer, querer starker Knochenschatten, dessen Ossifikationsgrenze namentlich im lateralen Teil der Vorderfläche unscharf und körnig erscheint. Der erstgenannte Knochenschatten entspricht dem Carpale I, der letztgenannte wohl den verschmolzenen Carpalien 2—4. Die Entfernung der proximalen Metacarpalenden von den Carpalien nimmt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vom Zeigefinger zum Kleinfinger zu. Unsre nächstältesten Stadien von Exemplar *B* (Taf. XIV, Fig. 2 u. 3) zeigen einen bedeutenden Fortschritt in der Ossifikation. Radiale und Intermedium sind bereits verschmolzen, doch deutet eine proximo-distale Einschnürung die ursprüngliche Trennungsstelle an, von der aus sich der Knochen jederseits keilförmig verbreitert. Das Intermedium kommt dabei mehr dorsal zu liegen, das Radiale ventral. Das Ulnare ist mächtiger geworden und bereits in gelenkiger Verbindung mit dem Metacarpale V. In der distalen Reihe ist ein großer querer Knochen aus den Carpalien 1—4 verschmolzen zur Ausbildung gekommen, doch sehen wir in der Mitte der Gelenkfläche mit dem Metacarpale III einen tiefen Einschnitt, welcher möglicherweise eine vorherige Trennung der Knochenkerne andeutet (vgl. Cuvier). Die gelenkige Artikulation mit allen Carpalien und Metacarpalien — das 5. Metacarpale ist natürlich nur gering beteiligt — ist eingetreten, die Gelenkspalten sind an manchen Stellen deutlich sichtbar. Die folgenden Aufnahmen von Exemplar C (Taf. XV, Fig. 4, 5) zeigen den Carpus in vollständiger Ausbildung. An der lateralen Seite des Ulnare der linken Hand ist eine deutliche Apophyse aufgetreten, ein rundlicher Höcker, der an der rechten Hand etwas schärfer abgesetzt ist. Diese Apophyse ist übrigens bereits im vorigen Stadium am Ulnare der linken Hand durch eine schwache Hervorwölbung angedeutet. Die Einschnürung zwischen Radiale und Intermedium ist noch stärker geworden. Hier sehen wir jedoch eine interessante Abweichung. An der medialen vorderen Seite des Radiale der rechten Hand findet sich ein vom Radialekörper gut abgesetzter Knochenfortsatz, mit welchem der nach rückwärts verlängerte Metacarpus I zu artikulieren scheint. Eine ähnliche Fortsatzbildung finden wir an der linken Hand, hier aber normalerweise von dem queren distalen Carpalknochen ausgehend. Dieser Fortsatz entspricht unzweifelhaft dem Carpale I, der rechts mit dem Radiale, links in gewöhnlicher Weise seine Verbindung gefunden hat. Die Artikulation des Metacarpale V mit dem Ulnare ist sehr deutlich und stark ausgebildet, seitens der verschmolzenen Carpalien auf ein Unbedeutendes zurückgegangen. Das distale Carpale der rechten Hand trägt nur drei Metacarpalien. Hier ist auch von der Furche an der Vorderfläche des distalen Carpale eine Spur zu sehen. Die Aufnahmen von Exemplar D (Taf. XV, Fig. 6)[1] zeigen im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie die vorhergehenden. Nur

[1] Es wurde bloß das Röntgenogramm der rechten Flosse reproduziert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Apophyse an der lateralen Fläche des Ulnare ist eine halbkugelige, starke Hervorwölbung geworden, die nicht scharf abgesetzt die ganze laterale Fläche des Ulnare einnimmt. Ich will gleich hier bemerken, daß die besprochene Apophyse als Pisiforme zu deuten ist.

Zusammenfassung: Überblicken wir die bisherigen Befunde am Carpus, so können wir nunmehr folgendes feststellen. Zur Zeit, da der Carpus noch knorpelig ist, sind drei gesonderte Knorpelmassen wohl zu unterscheiden (Lebocq, '89). Zwei davon liegen proximal, entsprechend dem späteren Radio-Intermedium und dem Ulnare, eine große quere distal entsprechend den später verschmolzenen Carpalien. Die Form der knorpeligen Carpalelemente ist bereits die gleiche wie die der normalen knöchernen, proximo-distale Einbuchtungen im Radio-Intermedium und im distalen Carpale deuten die ursprüngliche Zusammensetzung aus den Elementen an. An der ulnaren Seite des Ulnare findet sich eine knorpelige Apophyse, welche das von Lepsius ('82) und nicht von Lebocq ('89) zuerst beschriebene Pisiforme repräsentiert. Im Laufe der Ossifikation legen sich Radiale und Intermedium getrennt an (Lepsius, l. c.; unsere Fig. 1, Taf. XIV), um später unter Erhaltung der oben erwähnten Einbuchtung zu verschmelzen. Auch das Pisiforme ossifiziert getrennt (Lepsius), verschmilzt aber sehr bald mit dem Ulnare, welches frühzeitig eine mächtige knöcherne Ausbildung gewonnen hat, um an diesem eine deutliche mit dem Alter zunehmende Apophyse zu bilden (Taf. XIV, Fig. 2, 3; Taf. XV, Fig. 4—6). Die Verschmelzung von Ulnare und Pisiforme erfolgt wahrscheinlich früher als die von Radiale und Intermedium. Zittels Angabe ('93, S. 193), daß den Sirenen das Pisiforme fehlt, wäre demnach richtig zu stellen. Übrigens ist die Existenz eines Pisiforme für *Manatus* von früheren Autoren teils behauptet, teils geleugnet worden. Im distalen Carpale konnte ich nur zwei Knochenkerne beobachten (Fig. 1), von denen der laterale den verschmolzenen Carpalien 2—4 entspricht, der mediale dem Carpale 1. Daß die Untersuchung jüngerer Stadien noch eine weitere Zerlegung zeigen würde, ist sehr wahrscheinlich. Die erwähnten Knochenkerne verschmelzen, wobei ausnahmsweise Carpale 1 mit dem Radiale in Verbindung treten kann (Fig. 4), was auf eine gewisse Selbständigkeit des Carpale 1 hinweist. Ich möchte der Genauigkeit halber für den distalen Carpalknochen statt des Giebelschen »Metacarpale« den Namen Carpale transversum vorschlagen. Dieser zeigt im knorpeligen Zustande, wie oben erwähnt, Einbuchtungen. Dies wäre der normale Befund

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

am Carpus. Als Abweichungen sind aus der Literatur folgende Angaben zusammenzustellen:

Die Abbildungen Cuviers und d'Altons weichen, wie bereits Brandt berichtigt, im Widerspruche mit dem Texte, der die normalen Verhältnisse anführt, dahin ab, daß sie eine Trennung der distalen Carpalknochen in zwei Teile zeigen und zwar in die verschmolzenen Carpalia 1—3, bzw. 4—5. Zittel macht die gleiche Angabe mit andrer Zusammensetzung. Lepsius spricht von drei Knöchelchen in der distalen Reihe. Er behauptet sogar, daß die beiden proximalen Handwurzelknochen bei alten Tieren miteinander verschmelzen, so daß der ganze Carpus aus zwei Knochen bestehe.

Metacarpus.

Brandt ('69) beschreibt den Metacarpus fast ausschließlich morphologisch folgendermaßen (S. 89): »Ossa metacarpi Halicores (Tab. VII, Fig. 19) cum manatinis habitu generali quidem conveniunt. Nominatim inde a primo (brevissimo) ad quartum, omnium longissimum, longitudine ita augentur, ut quintum tertium longitudine satis aequet, quartum sublongius sit quinto, tertium et quartum vero secundo, nec non quinto, extremitatem digitalem latissimam pariter praebente, medio angustiora sint. Nihilominus tamen varias differentias praebent. Os metacarpi pollicis in specimine Cuvieri, Blainvillii et d'Altonii satis longum, indicis phalange prima longius, in nostro verum brevissimum, indicis phalange prima brevius. Os metacarpi indicis seu digiti secundi longius et latius quam in *Manato australi* et *latirostre* invenio. Os metacarpi tertium et quartum longiora quam in *Manato latirostri* nostro, sed secundum Blainvillii figuras *Manati australis* aequalia. Os metacarpi quintum brevius quam in *Manato australi* et latirostri.«

Giebel ('74 ff.) berichtet von seinem Skelette (S. 543): »*Halicore* (LXXXII, 1) besitzt an unserem Skelet, wie es auch Cuvier, Blainville und d'Alton angeben, einen schlank kegelförmigen Metacarpus des Daumens ohne Phalangen, über die Mitte des zweiten Metacarpus hinausreichend, wogegen das von Brandt abgebildete Exemplar (l. c.) einen kümmerlich kleinen Daumenmetacarpus hat. Der viel längere zweite Metacarpus erscheint in der Carpalhälfte dreikantig, in der Digitalhälfte plattgedrückt. Metacarpus 3 noch länger, ist scharf dreikantig, erst im Digitalkopfe breitgedrückt. Metacarpus 4 wieder etwas länger und dünner, und an der Unterseite nur stumpf gekantet. Metacarpus 5, ziemlich von der Länge des dritten,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist der ganzen Länge nach platt gedrückt, zumal am Digitalende breiter als die übrigen.«

Bei dem Exemplar F (Anderson, l. c. S. 765) werden für die Metacarpen als Maße angegeben: I $2^1/_4$, II 3, III $3^1/_4$, IV $3^1/_2$, V 3, von der linken Hand, alles in Zoll. Die distalen Epiphysen waren noch getrennt. An der rechten Hand waren dieselben Längen, mit Ausnahme des dritten Metacarpus, welcher seine distale Epiphyse eingebüßt hatte und nur 3 Zoll maß. Das fünfte Metacarpale gelenkte natürlich mit dem Ulnare.

Die übrigen Autoren, wie Owen, Lepsius, Leboucq und Zittel geben keinerlei speziellere Befunde an.

Röntgenographischer Befund: In unserem jüngsten Stadium, bei Exemplar A (Taf. XIV, Fig. 1) sind die Diaphysen der Metacarpalien bereits wohl entwickelt. Sie haben dabei eine charakteristische Gestalt angenommen, indem die Mittelteile verschmälert sind, während die Enden beiderseits kegelförmig aufgetrieben und an den basalen und distalen Endflächen, ein Zeichen wachsenden Knochengewebes, unscharf konturiert erscheinen. Metacarpale I ist etwas mehr als halb so lang wie der folgende Metacarpale II, der überhaupt der längste und stärkste ist. Die übrigen sind alle etwas kürzer und schwächer als dieser. Die proximalen Epiphysen der Metacarpalien II—IV besitzen bereits deutliche Knochenkerne, die an Größe ulnarwärts abnehmen. Auch beim Daumen finden wir eine ganz schwache Spur eines proximalen Epiphysenknochenkernes. Knochenkerne in der proximalen Epiphyse des Metacarpale V, sowie in den distalen Epiphysen aller Metacarpen sind noch nicht angelegt. Auffallend ist die Stellung der Metacarpen I—IV zu V. Während die ersteren ziemlich parallel stehen, schließt letzterer einen Winkel von etwa 40° ein, wobei er noch weit von dem vorhergehenden Metacarpale entfernt zu liegen kommt. Exemplar B (Taf. XIV, Fig. 2 u. 3) ist in der Ossifikation schon stark fortgeschritten. Die Metacarpen sind sehr viel größer, die distalen Epiphysen zu umfassender Verknöcherung gelangt, die proximalen an einigen Fingern bereits verschmolzen. Im einzelnen sind die Verhältnisse folgende: Die Diaphysen sind unter Beibehaltung ihrer Form länger und breiter geworden, die des vierten und dritten Fingers wurden die längsten, die des zweiten und fünften die breitesten. Die proximalen Epiphysen haben sich den Metacarpalenden angepaßt, sind mit denselben vom ersten bis zum dritten Metacarpale bereits verschmolzen, doch sind die Trennungslinien noch wahrnehmbar. Die proximalen Epiphysen des vierten und fünften

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Metacarpale sind noch völlig getrennt. Der Daumen hat keine distale Metacarpalepiphyse. Die übrigen distalen Epiphysen sind wohl entwickelt, davon die des fünften am wenigsten. Das Metacarpale V der rechten Hand zeigt eine verheilte Fraktur.

In Exemplar C (Taf. XV, Fig. 4 u. 5) haben die Metacarpalien ihre definitive Gestalt erreicht. Metacarpale I ist das kürzeste, III das längste, V das breiteste. Metacarpale II der rechten Hand zeigt eine pathologische Verkürzung, Metacarpale IV links wiederum eine verheilte Fraktur mit Callusbildung. Metacarpale V hat wie auf dem vorigen Stadium seine ursprüngliche Abduktionsstellung beibehalten. Die Epiphysen sind überall verschmolzen, nur an den distalen Enden von Metacarpale III—V sind die Trennungslinien noch deutlich wahrzunehmen.

Bei dem Exemplar D (Taf. XV, Fig. 6) sind sämtliche distalen Epiphysen durch eine sehr schmale Naht getrennt, die proximalen vollständig verschmolzen. Merkwürdigerweise ist an beiden Händen die Phalange des Daumens in ihrer medialen Partie mit dem Metacarpale verschmolzen. Ein solcher Befund könnte eine distale Metacarpalepiphyse beim Daumen vortäuschen. Wiederum zeigen die vierten Metacarpen beider Seiten verheilte Frakturen.

Zusammenfassung: Die Metacarpalien werden im Embryo in einer dem knöchernen Stadium an Form und Lage ziemlich gleichen Weise knorpelig angelegt (Leboucqs Embryo, Textfig. 2). Zuerst ossifizieren die Diaphysen. Ihre Form ist von allem Anfang an eine charakteristische, in der Mitte eingeschnürt, an den Enden verbreitert, wie dies schon Brandt (l. c.) von der erwachsenen *Halicore* ausführlich beschrieben hat. Die ersten vier liegen immer parallel, das fünfte, das hauptsächlich mit dem Ulnare artikuliert, schließt mit diesen konstant einen Winkel von 40° ein. Dieses Verhältnis, welches während der ganzen Entwicklung gleich bleibt, scheint in den bisher veröffentlichten Abbildungen des Handskelettes von *Halicore* bei Cuvier, Brandt, Giebel usw. nicht berücksichtigt, trotzdem es im Hinblick auf die dadurch herbeigeführte Flossenverbreiterung von Wichtigkeit ist. Das Metacarpale I ist immer etwas länger als die Hälfte von Metacarpale II. Das von Brandt abgebildete und beschriebene ganz kurze Metacarpale I ist nicht normal, sondern verkümmert, was bei der überhaupt viel Unregelmäßigkeiten darbietenden Ossifikation hier nicht Wunder nehmen kann. Von den übrigen Metacarpalien ist ursprünglich das zweite das längste und stärkste, später überholt ihn das dritte und vierte, bis schließlich das dritte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das längste wird, während das fünfte die größte Breitenausdehnung gewinnt. Die knöchernen Epiphysen werden zuerst proximal angelegt, wobei die Ossifikation vom zweiten Finger ausgeht. Erst später legen sich die distalen Epiphysen knöchern an. Auch hier beginnt die Ossifikation medial, um ulnar vorwärts zu schreiten. Der Daumen hat keine distale Epiphyse. Was Anderson (l. c.) als solche ansieht, ist die erste und einzige Daumenphalanx. Näheres darüber ist bei den Phalangen zu bemerken. Ein Beweis der oben erwähnten unregelmäßigen Ossifikation ist der Umstand, daß selbst die Daumenphalanx mit dem Metacarpale teilweise verschmelzen kann. Die Verschmelzung der Epiphysen mit den Diaphysen erfolgt in derselben Reihenfolge wie die Anlage. Die proximalen verschmelzen früher als die distalen, die radialen früher als die ulnaren. Die distale Verschmelzung scheint erst einzutreten, wenn die proximale schon beinahe vollendet ist. Auffallend häufig sind Frakturen der Metacarpalien, — in sieben Händen vier Frakturen, — was aus der Lebensweise der Tiere, Scharren der Nahrung am Grunde des seichten Wassers, nicht ausreichend erklärt werden kann.

Phalangen.

Brandt ('69, p. 89) schreibt über die Phalangen in ausführlicher Weise und widmet namentlich ihrer Variabilität eine Reihe bemerkenswerter Angaben. Er sagt:

»Digitus primus omnium brevissimus. Phalanx, ut apud Blainvillium, tuberculo minimo, subconico indicata. Digitus secundus binis (nostrum specimen et Blainvillii sceletus) vel ternis phalangibus (Cuvier, D'Alton et Blainville Pl. VI) munitus, tertio et quarto multo brevior, quinto in nostro sceleto longitudine subaequalis, ut etiam in Blainvillii sceleto Pl. II, sed ut videtur plerumque (testibus figuris Cuvierii, D'Altonii et Blainvillii, Pl. VI) quinto longior, imo interdum multo longior. Phalanx basalis tetragona, apicalis plus minusve conica. — Digitus tertius, secundo longior, semper phalanges tres praebet, quarum ultima longior, apice rotundata (in nostro specimine et D'Altoniano) vel brevis vel brevissima (Cuvier, Blainville). — Digitus quartus, omnium longissimus, phalangum numero et figura tertio similis; phalanx ultima ejus tamen etiam in nostro specimine margine terminali truncata. — Digitus quintus phalangibus binis (Blainville, Pl. VI et in latere sinistro speciminis nostri Tab. VII) vel ternis (Cuvier, D'Alton, in latere dextro speciminis nostri) munitus, quarum basalis plerumque latissima, valde complanata, latior

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(ut etiam in *Manato australi* et *latirostre*) quam phalanx homologa digiti secundi. Phalanx ejus terminalis semper truncata; aut primae dimidiam longitudinem sua longitudine aequans, in latere sinistro speciminis nostri, sed angustior, aut, ut videtur, plerumque parva vel minima, rotundata (in speciminis nostri dextro latere).

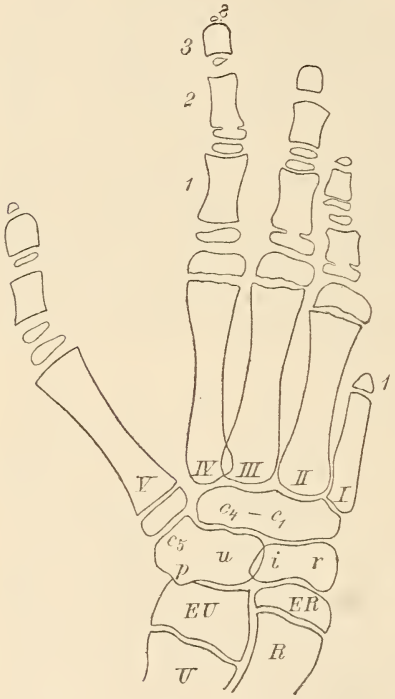
In universum quidem, ut in *Manatis*, phalanges non solum in singulis speciminibus, sed etiam in singulis digitis utriusque lateris sibi correspondentibus, nominatim phalangum terminalium respectu, et quoad numerum, et quoad magnitudinem atque figuram, admodum variare e partium ossium, digitos componentium, descriptionibus supra datis satis patet. Digitorum phalangum perfectio ceterum ex parte quidem ab animalium aetate dependere videtur, ita ut in animalibus aetate provectioribus non solum majores sint, sed forsan etiam numerosiores. Cui quidem opinioni potissimum faveret, quod articuli terminales, nominatim illorum digitorum, qui phalangum numerum minorem offerunt, saepe in tendinosam massam granula ossea, vel lamellas parvas, imo etiam phalanges lamellosas vel conicas, imperfectas continentem desinant, quae quidem particulae osseae, pro phalangum rudimentis imperfectis ulteriore incremento, ex parte saltem, haud carentibus haberi possunt. Huc accedit, quod etiam ipsarum phalangum epiphyses aliorum ossium extremitatum exemplo per satis longum temporis intervallum disjunctae non solum sint, sed saepius etiam a corpore plus minusve remotae conspiciantur, evolutionis statum igitur haud perfectum, sed progredientem demonstrent. Quare statuendum esse videtur in Sireniis non solum ossium extremitatum singulorum epiphysium coalitionem, sed etiam singulorum ossium evolutionem longis et, ut videtur, variis temporum intervallis perfici, ita quidem, ut nominatim phalangum evolutio quoque sensim sensimque, sed non gradatim et ad amussim, in singulis speciminibus peragatur, imo etiam interdum ex parte vel prorsus opprimatur.«

Lepsius ('82, p. 153) findet, daß »die Anzahl der Fingerphalangen die gleiche ist wie bei *Manatus*; nur sind die Phalangen bei *Halicore* überhaupt kleiner, und besonders bleiben die äußersten Phalangen sehr kleine Knöchelchen«. Weiter oben gibt er für *Manatus* die Phalangenzahl: beim Daumen eine, bei den Fingern 2—4 je drei, beim fünften zwei.

Giebel ('74 ff., S. 558) beschreibt die auf seiner Taf. 82 abgebildete Flosse: »*H.* zunächst besitzt nach Blainville und Brandt eine sehr kleine kegelförmige Daumenphalanx, welche unserm Skelett

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fehlt, aber dessen Metacarpus doch mit einem vollkommen ausgebildeten Gelenkkopf endet, also auch eine Phalanx vorhanden gewesen sein muß. Der zweite Finger ist wie die folgenden dreigliedrig, nach jenen Autoren aber nur zweigliedrig; seine Phalangen kürzer und dicker als an den folgenden Fingern, wo sie platter, an dem fünften sogar ganz flach sind und länger; ihre Gelenkflächen mit den Metacarpen sind platt, ihre Gelenkköpfe für die zweite Phalanx konvex, diese ebenso nur etwas kürzer, die dritte Phalanx am zweiten Finger sehr kurz und kegelförmig, am fünften ebenso kurz und ganz platt, am dritten doppelt so lang und ebenfalls abgeplattet, am vierten ein wenig kürzer als die zweite Phalanx, platt und in der Mitte verbreitert. Die Abbildungen bei Blainville und Brandt stellen die dritten Phalangen ganz abweichend dar, die Cuvierische stimmt mehr mit der unsrigen überein und scheinen die individuellen Eigentümlichkeiten darin begründet zu sein, daß die Seekühe an den seichten Gestaden mit ihren Flossenfüßen schon auftreten. Der vierte längste Finger hat die Länge seines Metacarpus, der dritte ist erheblich und der zweite und fünfte sehr viel kürzer.«



Textfig. 4. 1/3 ×.
Schema des Handskeletts einer nicht ausgewachsenen *Halicore dugong*. Nach Angaben Andersons u. Taf. XV, Fig 3, Taf. XVI, Fig. 4. *U*, Ulna; *R*, Radius; *EU*, Distalepiphyse der Ulna; *ER*, Distalepiphyse des Radius; *r*, Radiale; *u*, Ulnare; *i*, Intermedium; *p*, Pisiforme; *c1—5*, Carpalia; *I—V*, Metacarpalia; *1—3*, Phalangen; ? zweifelhafte Epiphyse.

Bei Kükenthal ('90, S. 386) findet sich die Notiz, daß bei einem Embryo von 20 cm Länge die Endphalangen noch knorpelig waren, während in den übrigen kleine runde Diaphysenkerne aufgetreten sind. Auch bei einem *Manatus*-Fötus (S. 388) derselben Länge waren die dritten Phalangen noch vollständig knorpelig, in den ersten und zweiten Phalangen hatten sich kleine runde Knochenkerne gebildet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sehr interessant sind die Bemerkungen von Howes und Harrison ('92, S. 790): »In dealing with the limb-skeleton, they described a longitudinal cleavage of the phalanges, akin to that recorded by Kükenthal for the *Cetacea*. The only structures observed which were at all comparable to supernumerary phalanges were derivatives of the terminal (ungual) ones, arising proximally; and the observations lend no support to Kükenthal's view that supernumerary phalanges are epiphysial in origin.«

Anderson ('98, S. 765) schildert zum erstenmal die Epiphysenverhältnisse genau. Ich versuchte nach seinen Angaben nebenstehendes Schema (Textfig. 4) zu entwerfen. Leider sind ihm viele Skelettstücke verloren gegangen. Im einzelnen gibt er an: Die Grundphalangen 2 bis 4 haben beiderseits Epiphysen. Die von 4 sind getrennt, die proximalen von 2 und 3 teilweise ankylosiert. Die Mittelphalangen haben keine distalen Epiphysen. Von den proximalen ist 4 teilweise ankylosiert, bei 2 nicht gut festzustellen. Unter den Endphalangen besitzt 4 eine proximale Epiphyse und vielleicht eine distale links.

In ausführlicher Weise äußert sich Leboucq ('89) über die Phalangen (S. 625): »Le foetus de *Dugong*, que j'ai examiné, a une phalange rudimentaire au pouce et 3 à tous les autres doigts (fig. 46 = Textfig. 2). Cette règle parait cependant ne pas être absolue, et ici plus que chez les autres mammifères se rencontrent des anomalies, quant au nombre des phalanges. Ce nombre oscille toujours dans des limites restreintes: une phalange de plus ou de moins.

La diminution du nombre des phalanges s'explique facilement par soudure. Ceci n'a rien d'étonnant, ces parties étant nécessairement peu mobiles entre elles. J'ai vu moi-même sur un squelette de *Dugong* au Musée de l'Institut de Senckenberg, à Francfort s/Mein, le 2e doigt de chaque côté n'ayant que 2 phalanges. Il ne s'agit pas de perte de la phalange distale, la trace de la soudure est encore visible à droite.

La soudure des phalanges est moins évidente sur la figure de l'extrémité antérieure de *Dugong* (femelle jeune) décrit par Ev. Home ('21). Le pouce a une petite phalange, les 4 autres doigts ont respectivement 1, 2, 2 et 1 phalange. Si le dessin est minutieusement fait d'après nature, il ne semble pas que des phalanges distales se soient perdues.«

Die nun folgenden Angaben über Hyperphalangie sollen an andrer Stelle besprochen werden.

Kükenthal vermochte ('90, S. 395) die Verschmelzung von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Endphalangen bei *Manatus senegalensis* als Varietät zu konstatieren, sie betraf den dritten und vierten Finger.

Röntgenographischer Befund: In unserm Exemplar A (Taf. XIV, Fig. 1) ist die Daumenphalanx noch nicht knöchern angelegt, die Grund- und Mittelphalangen der Finger 2—5 schon ziemlich verknöchert. Ihre Knochenschatten haben eine rechteckige in der Mitte eingeschnürte Form. Die Endphalangen der drei letzten Finger sind durch kleine, runde Ossifikationsherde vertreten. Bei dem Exemplar B (Taf. XIV, Fig. 2 u. 3) ist die Daumenphalanx bereits schön ossifiziert, die der übrigen Finger sind, an Zahl gleich, bedeutend gewachsen. Die Endphalangen der fünften Finger müssen verloren gegangen sein, da sie ja im vorigen Stadium bereits angelegt waren. Epiphysen, überall noch getrennt, haben schon eine besondere Mächtigkeit gewonnen. Im einzelnen ist folgendes zu bemerken: Die Grundphalangen von 2—4[1] haben beiderseits Epiphysen, die von 5 nur proximale, minder entwickelte. Die Mittelphalangen von 2—4 besitzen nur proximale Epiphysen, die distalen von 2 könnten vielleicht als die Knochenkerne überzähliger Phalangen angesprochen werden. Es sind auch an den distalen Enden der letzten Phalangen vom dritten Finger Knochenspuren zu bemerken. Die fünften Mittelphalangen haben keinerlei Epiphysen. Die Endphalangen von 3 und 4 sind wohl entwickelt, namentlich die von 4, bei denen proximale Epiphysen angedeutet sind. Bei dem Exemplar C (Taf. XV, Fig. 4, 5) haben die Phalangen ihre Ausbildung schon beendet. Die Zahl ist die normale, nur an den fünften Fingern beider Hände findet sich eine überzählige Phalanx. Die Form der Grund- und Mittelphalangen ist rechteckig, schlank, von 2—4 in der Mitte eingeschnürt. Eigenartig ist die Grundphalanx von 5 gestaltet. Da die Phalangen des fünften abduzierten Fingers wieder eine den übrigen Fingern parallele Richtung einschlagen, so ist die proximale Gelenkfläche schräg zur Längsachse gestellt und schließt mit der lateralen Fläche einen spitzen Winkel ein. Die Endphalangen sind rundlich, gegen die Spitze konisch. Beim Exemplar D (Taf. XV, Fig. 6) ist zwischen der distalen Epiphyse und der Diaphyse der Grundphalanx von 4 die Trennungslinie noch sichtbar, sonst ist überall bereits Verschmelzung eingetreten. Die Mittel- und Endphalangen von 2 und 3 sind mißgebildet[2].

[1] Es ist immer »Finger« gemeint.

[2] Merkwürdig ist die Gleichheit der Mißbildung auf beiden Seiten: rechts und links. Die Gleichheit bezieht sich sowohl auf die Form als auch auf die Stellung der homologen, mißgestalteten Phalangen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zusammenfassung: Schon bei einem Embryo von 21 cm Länge sind in den Diaphysen der Grund- und Mittelphalangen kleine runde Knochenkerne aufgetreten, während die Endphalangen noch knorpelig bleiben. Auch im Embryo von 30 cm sind dieselben Verhältnisse. Doch zeigt die beigegebene Abbildung noch etwas andres. Die Zahl der im Embryo knorpelig vorgebildeten Phalangen ist die normale Dreizahl für die letzten vier Finger. Der Daumen hat eine Phalanx, welcher Befund es unmöglich erscheinen läßt, das entsprechende später auftretende knöcherne Gebilde als distale Metacarpalepiphyse anzusprechen, selbst wenn es wie im Stadium D zu einer ausnahmsweisen Verschmelzung mit dem Metacarpale kommen sollte. Auch die Gelenkverbindung mit dem Metacarpale, sowie die Form der ausgebildeten Phalange machen eine andre Deutung unmöglich. Später wachsen die Grund- und Mittelphalangen zu kurzen dorsoventral abgeplatteten Zylindern aus, während die Endphalangen kleine runde Knochenkerne gewinnen. Am spätesten erlangt die Endphalange des zweiten Fingers einen Knochenkern (— bei unserem Stadium A noch nicht vorhanden —), welcher Umstand vielleicht die Angabe einer geringeren Phalangenzahl seitens mancher Autoren erklärt. Späterhin treten auch Epiphysen auf. Aus den einzelnen Beobachtungen von Anderson und mir läßt sich im allgemeinen diesbezüglich folgendes sagen: Die Epiphysen der Phalangen treten später auf als die der Metacarpen. Sie bilden sich früher radial, um in ihrer Ausbildung ulnar vorwärts zu schreiten. Die proximalen gehen den distalen voran. Bei der Daumenphalanx vermissen wir jedwede Epiphyse. Die Grundphalanx der übrigen Finger hat beiderseits Epiphysen, an den Mittelphalangen wurden bisher nur proximal solche, ebenso wie an den Endphalangen, beobachtet. Doch sind auch Spuren von distalen Epiphysenknochenkernen in beiden Fällen gefunden worden. Die Verschmelzung der Epiphysen mit den Diaphysen geht wohl in derselben Reihenfolge vor sich, wie die Anlage. Ist endlich die vollständige Ossifikation der Phalangen vollzogen, so zeigt sich auch hier, daß der vierte Finger der längste und mächtigste geworden ist. Die Form der Phalangen ist eine normale, mit Ausnahme der Grundphalanx 5, welche die schon näher besprochene Schrägstellung der proximalen Gelenkfläche zeigt. Auch die Endphalangen erlangen eine ganz charakteristische Form.

Erwähnt muß noch werden, daß auch bei den Phalangen Unregelmäßigkeiten in der Ossifikation eine große Rolle spielen. Es

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

finden sich Abweichungen in der Zahl der Phalangen, überzählige Phalangen und Verschmelzungen derselben. Anlage und Verschmelzung von Epiphysen zeigt mancherlei Schwankungen. Auch die Form derselben kann durch Mißbildung und dgl. verändert werden. Ja sogar Längsspaltung der Phalangen, wie dies Kükenthal bei Waltieren beschrieben hat, wird angegeben. Und wenn ich schließlich erwähne, daß bei der durch die verlangsamte Ossifikation bedingten großen Anzahl von knöchernen Einzelelementen sehr häufig eines oder das andre bei der Maceration verloren gegangen sein dürfte, glaube ich alle Momente angeführt zu haben, welche die zahlreichen einander widersprechenden Angaben der Autoren über die Phalangen der Sirenen uns einigermaßen erklären können.

B. Allgemeiner Teil.

In diesem Teile will ich einige allgemeine Fragen erörtern, welche mit dem Handskelette der Sirenen im Zusammenhange stehen. Sie betreffen namentlich die »Anpassung an das Leben im Wasser«, die Kükenthal ('90) bezüglich andrer Wassersäuger in ausführlicher Weise behandelt hat[1]. Doch möchte ich mich mit der Feststellung der Erscheinung und des Ausdruckes Anpassung nicht begnügen, vielmehr versuchen, den in diesen Prozessen wirksamen Ursachen, sowie den durch sie hervorgebrachten Wirkungen nachzugehen. Von diesem Gesichtspunkte aus wird es vielleicht vorteilhafter sein, von Abänderungen zu sprechen, die durch die veränderten Lebensbedingungen in dem Baue des Handskelettes hervorgerufen worden sind, als von Anpassungen. Wir wollen erörtern, welche Abänderungen, Variationen, hier zustande kommen und welche Ursachen ihr Auftreten bedingen.

Kükenthal rechnet zu diesen Anpassungserscheinungen als Abweichungen von der typischen Säugerhand: die Verlangsamung der Ossifikation, das Auftreten doppelseitiger Epiphysen und die Hyperphalangie, Erscheinungen, die derart in einem ursächlichen Zusammenhange stehen, daß das Auftreten jeder folgenden durch die vorhergehende erst ermöglicht wird. Ich würde für die Sirenenextremität noch die auf die Verbreiterung der Hand, sowie die zu einer Reduktion

[1] In jüngster Zeit hat R. C. Osburn einen Aufsatz im »Amer. Nat.«, Oktober 1903, vol. XXXVII, betreffend die »Adaption to Aquatic, Arboreal, Fossorial and Cursorial Habits in Mammals; I. Aquatic Adaptions,« publiziert, der aber wenigstens, was das Skelett anlangt, nicht über die Ergebnisse Kükenthals hinausgeht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Verschmelzung gewisser Knochenelemente führenden Vorgänge anfügen.

Ossifikationsverlangsamung.

Was die Verlangsamung der Ossifikation anlangt, so zeigt ein Blick auf die im speziellen Teile niedergelegten Tatsachen, daß eine solche beim Extremitätenskelett und zwar nur beim Extremitätenskelett in der auffallendsten Weise in Erscheinung tritt, während der übrige Körper keine Spur einer Ossifikationsverlangsamung zeigt. Exemplare von 3—4 m Länge besitzen neben einem schweren, vollständig ossifizierten Rumpf ganz juvenile Extremitäten.

Es wird schwer sein, die Ursache dieser Ossifikationsverlangsamung mit voller Bestimmtheit festzustellen. Bezüglich des Ossifikationsprozesses sind wir heute bekanntlich der Anschauung, daß derselbe durch die seitens der Muskeln auf die Knochengrundsubstanz ausgeübten Zug- und Druckkräfte ausgelöst oder zum mindesten ungemein gefördert wird. Wir sehen Knochenmasse in den sogenannten Hauptzug- und Drucktrajektorien in der Knochenspongiosa sich anlegen, an entlasteten Stellen dagegen der Resorption anheimfallen. Wir würden fehl gehen, wenn wir das Vorhandensein und die gleiche Wirkungsweise der Zug- und Druckkräfte auf die Knochen bei den Sirenen leugnen wollten. Meine Röntgenogramme, insbesondere Fig. 2 und 3, zeigen die hier in Betracht kommenden Verhältnisse in ausgezeichneter Weise[1]. Überall sind in der noch wohl ausgeprägten Architektur Lamellenzüge in regelmäßiger Anordnung als Drucktrajektorien zu sehen, welche Regelmäßigkeit einen dirigierenden Faktor voraussetzt. Die dabei wirksamen Kräfte werden anderwärts vornehmlich von der Handmuskulatur ausgeübt. Nun ist aber bei den Sirenen die Handmuskulatur reduziert, wie dies wenigstens für *Manatus* von Murie ('80) gefunden wurde und nach einer Bemerkung Lebouqcs ('89) auch für *Halicore* gilt, daher sind die von der (reduzierten) Muskulatur ausgeübten Spannungen geringer, die Ossifikationsgeschwindigkeit ist kleiner. Diese Überlegung gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß von Kükenthal ('90, S. 390) die gleichen Erscheinungen, Muskelreduktion und Ossifikationsverlangsamung, auch bei Waltieren beobachtet worden sind. Die Muskelreduktion ist wieder eine Folge der geänderten Extremitätenfunktion, der Umwandlung der Vordergliedmaßen in Ruderorgane. Mit dem

[1] In der Reproduktion nicht zur Darstellung gekommen!

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Momente, da die Flossenhaut alle Finger überzog, schwand die Bewegungsmöglichkeit und -notwendigkeit der einzelnen Finger, wie wir sie bei kletternden, gehenden usw. Säugern im verschiedensten Maße der Ausbildung finden. Aber auch die Ruderfunktion blieb der Extremität nicht, sie wurde zu einem Balancierorgan, während die Lokomotionstätigkeit auf den mächtig entwickelten Schwanz überging. Diesem mußten ja auch die Hinterextremitäten ihre Funktion überlassen, was zur Folge hatte, daß sie selbst fast gänzlich verschwunden sind. Es ist natürlich anzunehmen, daß phylogenetisch die umgekehrte Reihenfolge in der Causalkette eingehalten wurde, also: hervorragende Verwendung und Ausbildung des Schwanzes als Lokomotionsorgan, Reduktion der rückwärtigen Extremitäten, beginnende Reduktion der vorderen Extremitäten, beinahe gänzliches Verschwinden der hinteren Extremitäten, Rückbildung der vorderen Extremitäten zu einem Steuerorgan, mit vorangehender Rückbildung der Handmuskulatur und nachfolgender Verlangsamung der Ossifikation in der vorderen Extremität.

Verdoppelung der Epiphysen.

Die Verlangsamung der Ossifikation hat für den osteologischen Aufbau der Flosse eine besondere Bedeutung. Kükenthal hat auf den Zusammenhang derselben mit der Entstehung doppelter Epiphysen hingewiesen, nur drückt er sich etwas teleologisch aus, wenn er sagt, »daß bei den Wassersäugern eine unvollständige Verknöcherung, eine Verlangsamung dieses Prozesses eintrete, um biegsamere Elemente herzustellen« . . ., »daß Ursachen es vorteilhafter erscheinen lassen, die langen Fingerknochen etwas biegsamer zu gestalten«. Es verkleinert sich die Diaphyse, es vergrößert sich die Epiphyse, welch letztere sich gar nicht oder nur unvollständig mit der Diaphyse verbindet. Auch am andern Ende des Knochens ist die Ossifikation zu einem gewissen Abschluß gekommen, während das Ende noch knorpelig bleibt. Endlich wird in ihm ein eigner Knochenkern auftreten, es kommt zur Bildung von doppelten Epiphysen. Kükenthal erwähnt diese Erscheinung bei zahlreichen andern Wassersäugern und schreibt ihr auch bei diesen eine solche Ursache zu. Sehr interessant ist es, daß Lambertz (:00) bezüglich des Auftretens abnormer doppelter Epiphysen beim Menschen, das er einigemal beobachten konnte, auf die gleiche Weise erklärt. Er sagt (S. 51): »Die Vorbedingung für das Auftreten solcher regelwidriger Ossifikationszentren ist, daß die knöchernen Diaphysen bis zur Zeit, in welcher die entsprechenden Kerne entstehen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

können, noch ein genügend großes Knorpelendstück haben bestehen lassen, doch mag der Vorgang noch eine tiefere phylogenetische Begründung haben, da das verschiedenartige Wachstum der Röhrenknochen wie aus den Darlegungen über die langen Röhrenknochen hervorgeht, als erworben anzusehen ist und bei andern Säugetieren noch zwei Epiphysenkerne die Regel bilden.«

Wenn auch gegen den Zusammenhang von Ossifikationsverlangsamung und Epiphysenausbildung ein Einwand nicht zu erheben ist, so muß doch darauf hingewiesen werden, daß die Verhältnisse bezüglich der Epiphysen durchaus nicht so einfache sind, und daß obige Erklärung wohl kaum genügen dürfte. Lambertz betont mit Recht, daß der hier in Betracht kommende Prozeß eine tiefere phylogenetische Bedeutung habe, was übrigens schon ein Überblick über das bisherige freilich nicht sehr reichhaltige Tatsachenmaterial und die ebenso beschaffene Epiphysenliteratur zur Evidenz beweist. Bardeleben hat bereits 1886 die Vermutung ausgesprochen, »daß die Epiphysen phylogenetisch als getrennte Skelettelemente aufzufassen seien«. Kükenthal ('90) nimmt zur Erklärung der Hyperphalangie bei Cetaceen und Sirenen eine morphologische Äquivalenz der Epi- und Diaphysen an, die es möglich macht, daß aus Epiphysen neue, vollkommene Phalangen entstehen. Leboucq ('96) schließt sich dieser Auffassung an. Pfitzner (:00) war der erste, der die Epiphysen einer eingehenden Besprechung würdigte. Bei der Erörterung der morphologischen Elemente der menschlichen Hand, insbesondere der sogenannten Pseudoepiphysen, kommt er auf Epiphysen im allgemeinen zu sprechen. Freilich hat er vor allem die Epiphysen des Menschen und der höheren Säugetiere im Auge, wenn er sagt (S. 612):

»Ist man doch heute außerordentlich rasch damit bei der Hand, Epiphysen sich abgliedern und zu selbständigen Skelettstücken sich auswachsen zu lassen, aber ich habe es schon so oft betont und betone es jetzt wieder: eine echte Epiphyse gliedert sich niemals ab! Man beherzige doch endlich einmal: die Ossifikation ist ja ein ganz sekundärer Vorgang, der sich der ursprünglichen Gliederung des (Knorpel) Skelettes nur so weit anschmiegt als er es nicht vermeiden kann, im übrigen aber durchaus seine eignen Wege wandelt; und vollends die Epiphysenbildung ist ein ganz rezenter Prozeß, ein bei den Sauropsiden mit tastenden Versuchen einsetzender und erst bei den Säugetieren zur vollen Entfaltung kommender verbesserter Modus des enchondralen Knochenwachstums.« Kükenthal ('90, S. 392) hat an dem Abdruck eines Skelettes von *Mesosaurus* aus der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Karrooformation (Nat. Hist. Mus. London) doppelte Epiphysen tragende Phalangen bemerkt. — Pfitzner sagt weiter: »Die endständigen Epiphysen eines Röhrenknochens sind sozusagen eine neu erfundene Vervollkommnung in der Technik des Knochenaufbaues (Begünstigung und Erleichterung des Längenwachstums) und keineswegs ein Hinweis auf einen verschwundenen älteren oder gar einen geplanten zukünftigen Zustand.«

Hier muß ein Einwand erhoben werden. Ersterem wird schon in den folgenden Zeilen von Pfitzner selbst widersprochen, letzteres gilt nicht für die Wassersäuger, wie aus der Erklärung der Hyperphalangie von Kükenthal und Lebocq hervorgeht. Pfitzner bestreitet weiterhin die Möglichkeit der Abgliederung der Epiphysen (S. 613):

»Voluminös sich stärker entfaltende Partien eines Knorpelskelettstückes, endständige wie seitenständige, erfordern oder machen wünschenswert das Auftreten eines mehr oder minder selbständigen Zentrums der Knochenossifikation. So sehen wir in solchen Partien gewissermaßen je nach der Intensität des Bedürfnisses die unvollkommenere Pseudoepiphyse oder die leistungsfähigere echte Epiphyse auftreten. Sie markieren also progrediente Partien, keineswegs zukünftige Skelettstücke. Denn die Periode der Zahlvermehrung der Skelettstücke ist längst vorüber. Lange bevor die Epiphysenbildung, ja lange bevor die enchondrale Knochenbildung als Modus des Skelettaufbaues in der Wirbeltierwelt aufzutreten begann, vollzog sich schon jede Weiterbildung des Skelettes nie anders als unter beständiger Zahlverminderung der einzelnen Skelettkomponenten. Aber wie man auch über die theoretische Möglichkeit einer Abgliederung denken möge: ist denn jemals eine endständige Epiphyse eines der sechs großen Röhrenknochen selbständig gefunden worden? oder nur auch eine der Metakarpen, Metatarsen oder Phalangen?«

Diese Frage ist von Kükenthal ('90, S. 389) schon vor zehn Jahren bejahend beantwortet worden. Der Genannte hat darauf aufmerksam gemacht, daß durch verzögertes Knochenwachstum der Epiphysen von Radius und Ulna bei einem älteren Embryo von *Phocaena communis* neue Skelettelemente entstehen können. An der vorderen Extremität eines erwachsenen *Hyperoodon rostratus* sah er sogar die doppelten Epiphysen von Radius und Ulna als selbständige mit einem eignen Knochenkern ausgestattete Skelettteile, wobei an den Unterarmknochen bereits von neuem die Tendenz zur Epiphysenbildung auftrat, indem eine schmale Schicht zunächst der alten Epiphyse unvollkommen verknöcherte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aus den folgenden Ausführungen Pfitzners geht unzweifelhaft hervor, daß er die Epiphysen für ehemalige selbständige Skelettstücke hält, »die rudimentär geworden von einem progredienten Skelettstück aus ossifiziert werden, während ihr besonderer Ossifikationspunkt noch auftritt, aber mit abnehmender Selbständigkeit und abnehmendem Wirkungskreis. Ehe die Assimilation zu einer vollständigen Aufsaugung geführt hat, pflegt schon der besondere Ossifikationspunkt auszufallen. Anderseits kann der atavistische Zustand auftreten: das Knorpelstück bleibt selbständig und ossifiziert dann selbstverständlich von seinem eignen Zentrum aus. Man kann also an ein und derselben Stelle finden: 1) knorpelige Apophyse ohne besondere Ossifikation, 2) selbständige Epiphysen, 3) selbständige Skelettstücke. Stets aber ist die phylogenetische Entwicklungsfolge die umgekehrte wie die Reihenfolge der Aufzählung. Denn man sieht den Grad und die prozentische Häufigkeit der Selbständigkeit in der ontogenetischen Entwicklung unweigerlich abnehmen, nie zunehmen«. Fassen wir nun vorstehende Angaben über die Natur der Epiphysen zusammen, so ergibt sich daraus mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit folgendes: 1) Die Epiphysen sind Reste einstens selbständiger Skelettstücke, die sich an beiden Enden von Röhrenknochen finden. 2) Dieselben sind im Laufe der phylogenetischen Entwicklung regressiv abgeändert worden (Verschmelzung des früher getrennten Epiphysenknorpels mit dem der Diaphyse), wobei die Epiphysen derart ungleichwertig wurden, daß die der einen Seite ihren besondern Ossifikationspunkt noch behielten, die der andern Seite ihn verloren und von der Diaphyse aus ossificierten. 3) Die Epiphysen können aber wieder eine progressive Entwicklung antreten, wobei sie gleichwertig werden (Auftreten doppelter Epiphysen bei Sirenen usw., bei *Mesosaurus*), ja sogar äquivalent mit den Diaphysen vollwertige Skelettstücke (Radius von *Hyperoodon*), Phalangen usw. (Waltiere, *Ichthyosaurus*) nach vorangegangener Diskontinuität des Knorpels zu bilden vermögen.

Die Verlangsamung der Ossifikation ist es also keineswegs, die die Epiphysen gewissermaßen erst schafft, sie ist vielmehr ein Faktor, welcher die knöcherne Ausbildung von Epiphysen ermöglicht. So ist es wenigstens bei den Wassersäugern. Bei den höheren Säugetieren mit ihren einseitigen Epiphysen sind die Ursachen der knöchernen Epiphysenausbildung, die für das größere oder geringere Selbständigbleiben derselben bzw. für die Verschmelzung mit den Diaphysen von Wichtigkeit sind, etwas unklarer. Lambertz (:00, S. 46) berichtet von den Epiphysen beim Menschen: »An demjenigen Ende, an

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

welchem das Längenwachstum der Skelettteile stärker ist, entwickelt sich das Ossifikationszentrum der Epiphyse früher, als an der entgegengesetzten Seite.«

Von den Franzosen Bérard, Sappey und Picqué wurden Ossifikationsgesetze der Epiphysen aufgestellt. Diese wurden von Julien ('92, S. 926) bekämpft. Dieser sagt: »Le premier point épiphysaire d'un os long apparaît toujours sur son extrèmité la plus importante au point de vue fonctionnel, c'est-à-dire répondant a l'articulation où se produisent les mouvements les plus importants.« Ich selbst (:02) habe, um das von den übrigen Metacarpalien abweichende Verhalten des Metacarpale I beim Menschen und den höheren Säugetieren in bezug auf seine proximale Epiphyse zu erklären, die Vermutung ausgesprochen, daß die Epiphysenausbildung abhängig sei von den auf die Phalangen und Metacarpalien wirkenden Muskelzug- und Muskeldruckkräften. Diese wirken in der Längsrichtung und zwar derart, daß das eine Ende, an dem sich dann auch die knöcherne Epiphyse findet, sehr viel stärker beansprucht wird als das andre, so daß trotz der verhältnismäßig schnell fortschreitenden Ossifikation in dieser frühzeitig großen Druckkräften ausgesetzten Knorpelpartie Knochensubstanz abgelagert wird. In dem andern Ende sind die Druckkräfte nicht groß genug, um einen eignen Knochenkern zur Ausbildung zu bringen, bevor die ziemlich rasch fortschreitende Ossifikation von demselben Besitz ergreift. Erstere Momente bedingen somit eine Art Konservierung der von allem Anfange an vorhandenen Epiphysen, letztere lassen eine gesonderte knöcherne Epiphyse nicht mehr zur Ausbildung kommen, die Ossifikation erfolgt vielmehr von der Diaphyse aus. Tritt aber infolge Mangels der hochdifferenzierten Handmuskulatur, und der durch diese hervorgerufenen einseitig viel stärker wirkenden Druckkräfte Ossifikationsverlangsamung ein, dann ist auch die Möglichkeit für die Ausbildung doppelter Epiphysen gegeben, indem die zweifellos vorhandenen, wenn auch nicht vornehmlich in der Längsrichtung wirksamen Druckkräfte hinreichen, um in beiden Enden eigne Knochenkerne auszubilden. Doch ist noch eine Verschiedenheit zwischen proximalem und distalem Ende, was Anlage und Verschmelzung der Zeit nach anlangt, zu bemerken. Vorstehender Erklärungsversuch ist nichts andres als die Anwendung der allgemein gültigen Ossifikationsgesetze auf den speziellen Fall der Epiphysen, wogegen die Franzosen vielfach Beobachtungstatsachen als ursächliches Moment zur Erklärung des Auftretens der Epiphysen verwenden wollen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hyperphalangie.

Die doppelten Epiphysen können nun, wie schon erwähnt, Selbständigkeit gewinnen, sie können den Diaphysen morphologisch äquivalent werden und überzählige Phalangen bilden. Auf diese Weise wird die Erscheinung der Hyperphalangie von Kükenthal ('90) erklärt, welcher Meinung sich später auch Lebouçq ('96) unter Zurückziehung seiner eignen Hypothese vollinhaltlich angeschlossen hat. Im Gegensatz dazu stehen die Erklärungshypothesen von Weber-Ryder-Baur, nach denen überzählige Phalangen durch Teilung eines an die letzte Phalange sich anschließenden Knorpelstrahles entstehen, wie dies bei Robben vorkommen soll, und von Howes, nach dem überzählige Phalangen aus intercalaren Syndesmosen, wie bei Amphibien, hervorgehen sollen.

Auch bei höheren Säugetieren, wie beim Menschen, kommt Hyperphalangie vor. Diese beruht im allgemeinen »auf Zerfall einheitlicher Skelettstücke in selbständige Einzelgebilde, ist der Beginn einer zur Ausmerzung führenden Rückbildung« (Pfitzner, :00, S. 614). Pfitzner gebraucht für diese Erscheinung den Namen »regressive Hyperphalangie«. Hierher gehören die Afterklauenbildungen, hierher die teratologischen Fälle von Hyperphalangie beim Menschen, wie sie von Lebouçq u. a. mitgeteilt wurden.

Die Hyperphalangie der Landsäuger unterscheidet sich aber wesentlich von der Hyperphalangie der Wassersäuger, die als progressive Hyperphalangie zu bezeichnen wäre. Dieser prinzipielle Unterschied ist bisher nicht bemerkt worden, wie dies z. B. aus den Darlegungen Lebouçqs ('96) hervorgeht.

Was nun die Fälle von Hyperphalangie bei den Sirenen anlangt, so liefert unser Material auch dazu einen Beitrag (Taf. XV, Fig. 4, 5), indem die fünften Finger beiderseits eine überzählige vierte Phalanx aufweisen. Dadurch wird die Zahl der von Sirenen bekannten Fälle auf acht vermehrt. Bereits Brandt ('49) erwähnt eine überzählige Phalanx bei *Manatus* und *Halicore*, auch Lebouçq ('89) findet eine solche beim dritten Finger der rechten Hand von *Manatus*. Endlich gibt Baur ('87, '87a) eine vierte Phalanx beim dritten Finger eines *Manatus americanus*, sowie eine knöcherne beim vierten Finger, eine knorpelige beim dritten Finger von *Halicore dugong* an. Baurs Angaben wurden von Kükenthal ('90) ergänzt derart, daß er im ersten und dritten Falle Baurs kein Gelenk, wohl aber ein solches beim zweiten Falle nachweisen konnte. Es handelt sich da also um eine enchondral

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verknöchernde distale Epiphyse, die einmal durch Knorpelgewebe noch mit der vorhergehenden Diaphyse zusammenhängt, das andre Mal durch einen Gelenkspalt getrennt zur selbständigen Phalange werden kann. In unsern Fällen sind die überzähligen Phalangen kleine runde Knochenkerne, die nicht gelenkig von der dritten Phalanx getrennt zu sein scheinen.

Die Ausbildungsmöglichkeit distaler Epiphysen an den Endphalangen bei den Wassersäugern hängt, worauf Leboucq aufmerksam gemacht hat, interessanterweise zusammen mit dem Fehlen jener Osteoidkappe, die bei den höheren Säugern als erstes Ossifikationsstadium der Phalangen an der Spitze der Endphalange breit schaufelförmig auftritt und jede progressive Vermehrung der Elemente verhindert.

Flossenverbreiterung.

Bereits bei Beschreibung des Metacarpus wurde auf die Erscheinung hingewiesen, daß das Metacarpale V konstant einen Winkel von etwa 40° mit den übrigen untereinander annähernd parallelen Metacarpalien einschließt. Schon Turner ('95) konnte dies bei seinem Embryo von 14 cm beobachten (S. 317): »The 2nd, 3d and 4th digits were relatively long and were parallel and close together, but the 5th was inclined to the ulnar (posterior) border of the manus.« Auch war der Flossenrand zwischen viertem und fünftem Finger etwas eingezogen, welche Erscheinung Kükenthal ('97) ebenfalls gefunden hat und die noch bei unserer Flosse A erhalten ist.

Diese Abduktionsstellung des Metacarpale V, die bisher nur Turner besonders erwähnt, sowie die bedeutende Größe desselben, scheint mir in dem Umwandlungsprozesse der Säugerhand zur Flosse eine wichtige Rolle zu spielen. Obwohl die Phalangen derart eingelenkt sind, daß sie mit dem Metacarpale einen Winkel von etwa 140° einschließen und mit den Phalangen der andern Finger nahezu parallel liegen, bewirken die Größe und Lage des Metacarpale V doch eine sehr beträchtliche Verbreiterung der Flosse auf der Ulnarseite.

Mit dieser Abduktionsstellung steht unzweifelhaft der Umstand, daß, wie Murie berichtet, die vereinigten Mm. palmaris longus und flexor carpi ulnaris an der lateralen Seite von Metacarpale V inserieren und nicht wie sonst an Pisiforme und proximalem Ende von Metacarpale V, in innigem physiologischem Zusammenhang. Freilich fand dies Murie bei *Manatus*. Obwohl dieser Nachweis für

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Halicore mangelt[1], wird doch wohl anzunehmen sein, daß das Herabrücken der genannten Muskelinsertion bei *Halicore* ebenfalls und in noch weit stärkerem Maße ausgeprägt sein wird.

Hand in Hand mit dieser Verbreiterung der Extremität an der ulnaren Seite geht eine Verkümmerung an der radialen einher. Der Daumen besitzt nur mehr eine und zwar ganz kleine Phalanx und diese verschmilzt manchmal sogar mit dem Metacarpale I. Es ist also ein Rudimentärwerden der Fingerstrahlen am radialen Rande, eine Weiterentwicklung derselben am ulnaren Rande sehr deutlich zu erkennen, womit auch die Fälle von Hyper- und Hypophalangie im Einklange stehen.

Bemerkenswert ist das ontogenetisch frühzeitige Auftreten der Abduktionsstellung des fünften Fingers sowie das Gleichbleiben des Winkels selbst bei den erwachsenen Tieren, wie dies an meinen Radiogrammen zu sehen ist. Wir können daraus auf das ebenfalls frühzeitige Auftreten dieser Erscheinung in der Phylogenese schließen. Sekundär dürfte infolge der Abduktionsstellung das Metacarpale V die auffallende Gelenkverbindung mit dem Procarpus gewonnen haben, indem Carpale V und Ulnare miteinander verschmolzen. Ich möchte erwähnen, daß wir die gleiche Erscheinung bei gewissen Walen, (*Beluga*-Typus Kükenthal) und Reptilien (z. B. dem Mosasauriden *Platecarpus simus*, Zittel, '93, S. 622) antreffen.

Halicore hat demnach einen besonderen Weg in der Umbildung von der Säugerhand zur Flosse eingeschlagen, indem sie die Verbreiterung derart erlangte, daß der fünfte Finger im Metacarpus abduziert wurde, der Metacarpus selbst an Breite zunahm, die Phalangen eine Tendenz zur Vermehrung bekamen, so daß die ulnare Seite der Flosse eine wünschenswerte Versteifung erhielt. Am geraden, ganz schwach gebogenen radialen Rand kommt es zu einer Verkümmerung des Daumens. Beide Prozesse aber scheinen progressiver Natur zu sein. Das Ziel des ulnaren Wachstums wäre zunächst eine Längsspaltung des fünften Fingers, wie aus der Breitenzunahme des Metacarpus und einer Bemerkung von Howes und Harrison ('96) geschlossen werden kann. Radial wäre das nächste Ziel das Verschwinden der Daumenphalanx, weiterhin Verkleinerung seines Metacarpale und Hypophalangie der anstoßenden Finger.

Bei *Manatus* sind diese Erscheinungen, wie schon aus der

[1] Nur Lebouco ('89, S. 607) erwähnt, daß bei dem von ihm untersuchten Embryo von 30 cm Länge die »faisceaux tendineux du muscle cubitale interne« am Pisiforme inserieren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Flossenform hervorgeht, nicht ausgeprägt. Die Flosse ist hier mehr rundlich, schaufelförmig, bei *Halicore* dagegen mit schwach gebogenem, radialem und weit ausladendem stark gekrümmten ulnaren Rande versehen. Es ist ja auch die Umbildung zur Flosse bei *Manatus* lange nicht so weit vorgeschritten wie bei *Halicore*.

Interessant ist es, daß Kükenthal ('90, '93) ähnliche Erscheinungen bei Waltieren feststellen konnte. Die langgestreckte, mit geradem radialen Rand versehene Flosse der Finwale, bei denen der Daumen rudimentär geworden, steht in einem gewissen Gegensatze zu der mehr rundlichen Flosse der Glattwale, welcher äußerlicher Unterschied auf Verschiedenheiten im Skelettbau beruht.

Kükenthal hat den auf Verlängerung und Erhöhung der Schmiegsamkeit der Flossen hinzielenden Prozeß der Vermehrung der Phalangenzahl bei den für das Leben im Wasser passend abgeänderten Tiergruppen mit Recht als konvergente Züchtung gedeutet. Das gleiche ist von der Flossenverbreiterung zu sagen. Auch diese läßt sich bei Waltieren und Sirenen ebenso wie bei Reptilien beobachten und ist nichts andres als eine Konvergenzerscheinung. Während aber die Flossenverlängerung sich mit einiger Wahrscheinlichkeit auf mehrere Ursachen zurückführen ließ, sind wir bezüglich der Flossenverbreiterung noch nicht so weit. Für die Abduktionsstellung kann nur die Verlagerung der Insertion der Mm. palmaris longus und flexor carpi ulnaris als Ursache angesprochen werden. Warum aber die Verlagerung derselben erfolgt, ist unklar, ebenso wie die Ursache der übrigen anatomischen Besonderheiten.

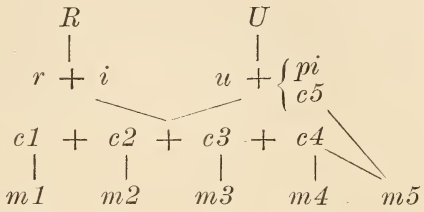
Reduktion der Carpalelemente.

Die gleiche Unmöglichkeit, bestimmte Ursachen anzugeben, gilt für die letzte Erscheinung, die als eine durch die Anpassung an das Leben im Wasser hervorgerufene angesehen wird, nämlich für die Verschmelzung gewisser Knochenelemente der Handwurzel und die Reduktion der zwischen denselben befindlichen Gelenkverbindungen. Bereits im speziellen Teile wurde erwähnt, daß die Zahl der Carpalelemente bei *Halicore* bis auf drei reduziert ist, welche Zahl sogar nach einer Angabe von Lepsius bis auf zwei sinken kann. Doch konnte auf unserem Röntgenogramm (Taf. XIV, Fig. 1) nachgewiesen werden, daß in der Jugend die Zahl der knöchernen Anlagen eine viel größere ist und erst im Laufe der ontogenetischen Entwicklung die erwähnten Verschmelzungen eintreten. Freilich zeigt der Befund Leboucqs an einem *Halicore*-Fötus von 30 cm Länge, der auch die Dreizahl für

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die noch knorpeligen Carpalelemente ergab, daß phylogenetisch diese Verschmelzung sehr frühzeitig eingetreten sein muß. Leider sind die bisher gemachten Untersuchungen in dieser Richtung noch so dürftig, daß uns erst nach dem Studium von zahlreicherem und namentlich embryonalem Materiale genauere und ausführlichere Aufschlüsse zuteil werden können. Immerhin wird es vielleicht schon heute von Interesse sein, die Befunde an *Manatus*, dem einzigen Verwandten der *Halicore*, von dem noch einige diesbezügliche Angaben vorliegen, zum Vergleiche heranzuziehen.

Ungemein lehrreich erscheint mir für diesen Zweck die Aufstellung von Schemata, wie sie Kükenthal für seine Untersuchungen an dem Carpus von Waltieren angefertigt hat. Danach stellen sich die Verhältnisse am Carpus von *Halicore dugong*, so wie es folgendes Schema zeigt, dar. Zu diesem »Normalschema« wäre nach den Angaben in der Literatur und unsern Befunden folgendes zu bemerken: Nach Lepsius kann das vereinigte Radio-Intermedium ausnahmsweise im hohen Alter mit dem Ulnare verschmelzen, so daß ein großer proximaler Carpalknochen entsteht. Dann wäre

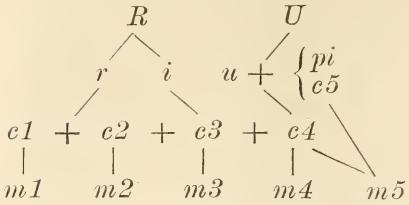


$r + i + u + pi + c5$ zu schreiben. Die Artikulation des Metacarpale *V* mit dem Ulnare macht die Verschmelzung des Carpale 5 mit letzterem höchstwahrscheinlich, welche Annahme durch die Befunde an Cetaceencarpen noch gestützt wird. Die Existenz des ebenfalls mit dem Ulnare verschmolzenen Pisiforme erscheint wohl außer allem Zweifel. Dadurch erscheint die Angabe $u + pi + c5$ gerechtfertigt. Der von uns erwähnte Fall der Verschmelzung des Carpale 1 mit dem Radiale würde die Schreibung $c2 + c3$ . . . und $i + r + c1$ bedingen. Dieser höchst auffallende Befund wird übrigens durch eine Bemerkung von Brandt ('69, S. 85, Z. 26 v. o.) gestützt und durch das lange Getrenntbleiben des ersten Carpalkernes möglich gemacht. Nach Cuvier können bloß $c1 + c2$ sowie $c3 + c4$ gelten, statt eines also zwei Mesocarpalknochen bestehen.

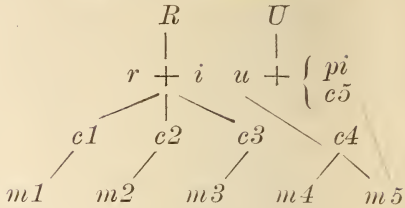
Der Carpus von *Manatus* zeigt bei weitem nicht jenen Grad von Reduktion wie jener von *Halicore*. Die vielfach auseinandergehenden Angaben in der Literatur bedingen die Aufstellung zweier Schemata, eines für *Manatus australis* und eines für *Manatus latirostris*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Manatus australis:



Manatus latirostris.



Dazu ist im allgemeinen folgendes zu bemerken: Die Existenz des mit dem Ulnare verschmolzenen Pisiforme erscheint mir nach Analogie mit *Halicore* unanfechtbar, was auch Blainville, Owen und Lepsius für *Manatus australis* bestätigen, während dies Cuvier für *Manatus australis*, Brandt für *Manatus latirostris* leugnet. Die Koaleszenz des *c5* mit dem *u* ist ebenfalls in Analogie mit *Halicore* höchstwahrscheinlich. Für *Manatus latirostris* werden mehrere Abänderungen berichtet. Vrolick sah *r* und *i* bei einem jungen Tiere getrennt, ebenso Brandt an der rechten Hand seines Exemplars, dagegen verschmelzen sie bei einem alten Tiere (Vrolick, Krauss). Im ersteren Falle würde *c1* bloß mit *r* artikulieren. *c1* und *c2* werden als getrennt angegeben, dagegen berichtet Brandt von der Verschmelzung von *c3* und *c4*, womit die oben erwähnte Verschmelzung von *r* und *i* vergesellschaftet ist.

Von *Rhytina* nnd *Halitherium*, deren Carpus unbekannt ist, kann nur so viel vermutet werden, daß zwei proximale Carpalia, *r* + *i* und *u*, letzteres wahrscheinlich verschmolzen mit *pi* und *c5* vorhanden waren, da Peters ('66, S. 313) diese schon bei einem älteren *Metaxytherium* fand und die genannten Carpalia (67, Fig. 7*a*, *b*)[1] abbildet.

Ein Überblick über alle diese Befunde macht es unmöglich, den Weg genau anzugeben, den die Reduktion eingeschlagen hat. Es lassen sich nur ganz wenige Tatsachen feststellen. Wir sehen, daß die Verschmelzung die parallel mit der Extremitätenlängsachse liegenden Gelenkspalten verschwinden macht. Die Verschmelzung der Carpalelemente dürfte am frühesten an der ulnaren Seite aufgetreten sein, worauf die konstante und frühzeitige Verschmelzung des Ulnare mit dem Pisiforme und Carpale 5 hinweist. Dann erfolgt die Verschmelzung von Radiale und Intermedium, vorher oder gleichzeitig die Verschmelzung der beiden radialen, selten der ulnaren distalen

[1] Die am lateralen Rande von Fig. 7*b* gezeichnete halbkugelige Vorwölbung halte ich für das Pisiforme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Carpalien. Schließlich erfolgt die Verschmelzung der distalen Carpalien zu zwei oder einem queren Knochen. Das wäre in groben Zügen der phylogenetische Weg der Verschmelzung der Carpalelemente bei den *Sirenen*, wie er sich auf Grund des geringen Materials darstellen läßt.

Die Ursache der Verschmelzung mit Sicherheit anzugeben, ist, wie schon oben bemerkt, derzeit nicht möglich. Es kann wiederum nur ganz allgemein die Muskelreduktion dafür verantwortlich gemacht werden, wodurch gewisse Gelenke nicht in Funktion gesetzt und dadurch zum Verschwinden gebracht werden. Die bereits citierte Bemerkung von Lepsius, daß es für die Ruderbewegung von Vorteil ist, wenn eine Drehung der Hand um eine Längsachse vermieden wird, eine solche um die Querachsen bestehen bleibt, bringt die Frage der Lösung nicht näher.

Die Knochenverschmelzung aber in das Kapitel der aquatilen Abänderungen aufzunehmen, erscheint mir dadurch begründet, daß Kükenthal ganz gleiche Erscheinungen an den Carpen von Waltieren zu konstatieren in der Lage war.

Prag, im Januar 1904.

Literaturverzeichnis.

1898. Rich. J. Anderson, Some notes on the manus of the Dugong. Journ. of Anat. and Phys. London. Vol. XXXII. (N. S. 12.) p. 765—767.

1887. G. Baur, On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. Amer. Nat. Vol. XXI. p. 837—840.

1887a. —— Über die Abstammung der amnioten Wirbeltiere. Biol. Centralbl. Vol. VII. S. 481—493.

1839—52. H. M. Ducrotay de Blainville, Ostéographie ou déscription iconographique comparée du squelette et du système dentaire etc. Fasc. 1—27. Paris.

1849—69. J. F. Brandt, Symbolae sirenologicae. Fasc. I—III. Mém. de l'Acad. imp. St. Pétersbourg. I: 6. sér. T. V. 1849. II et III: 7. sér. T. XII. 1869.

1835—37. G. Cuvier, Recherches sur les ossements fossiles. Ed. IV. 10 Vol. 8⁰. 2 Vol. 4⁰. Paris.

1902. L. Freund, Bemerkungen über den Bau der Mittelhand. Verh. Ges. D. Naturf. u. Ärzte. 74. Vers. 2. Teil. 1. Heft. S. 162.

1874—1900. C. G. Giebel u. W. Leche, Mammalia. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. Vol. VI. Abt. 5.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1892. B. G. Howes and J. Harrison, On the skeleton and Teeth of the Australian dugong. Rep. Brit. Assoc. Advanc. of Sc. 62. Meet. p. 790.

1892. A. Julien, Loi de l'apparition du premier point épiphysaire des os longs. Compt. rend. hebd. l'Acad. Sc. T. CXIV. p. 926—929.

1889. W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Denkschr. Med.-Nat. Ges. Jena. Vol. III. Abt. 1.

1890. —— Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrb. Syst. Abt. Vol. V. S. 373—399.

1897. —— Über die Entwicklung der Sirenen. Verh. D. Zool. Ges. 7. Vers. S. 140—147.

1897a. —— Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen R. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien u. dem malay. Arch. Vol. IV. 1. Lfg. Denkschr. Med.-Nat. Ges. Jena. Vol. VII.

1900. Lambertz, Die Entwicklung des menschlichen Knochengerüstes während des fötalen Lebens. Atlas d. norm. u. path. Anat. in typ. Röntgenbild. Fortschr. Geb. Röntgenstr. Erg.-Heft 1.

1889. H. Leboucq, Recherches sur la morphologie de la main chez les mammifères marins: Pinnipèdes, Siréniens, Cétacés. Arch. de biol. T. IX. p. 571—648.

1896. —— Über Hyperphalangie bei den Säugetieren. Verh. Anat. Ges. 10. Vers. S. 174—176.

1882. G. R. Lepsius, Halitherium Schinzi, die fossile Sirene des Mainzer Beckens. Abh. Mittelrhein. Geol. Ver. Vol. I. Lfg. 1, 2.

1880. J. Murie, Further observations on the Manatee. Transact. Zool. Soc. London. Vol. XI. p. 19—48.

1866. R. Owen, On the anatomy of Vertebrates. Vol. II. Birds and Mammals. p. 429—437.

1826. Chr. H. Pander u. E. d'Alton, Die vergleichende Osteologie. 1. Abt. Heft 9. Die Skelette der Robben und Lamantine. Bonn.

1867. K. Peters, Das Halitheriumskelett von Hainburg. Jahrb. d. K. K. geolog. Reichsanstalt. Vol. XVII. S. 309.

1898. W. Pfitzner, Über Brachyphalangie und Verwandtes. Verh. Anat. Ges. 12. Vers. 12. Vers. S. 18—23.

1900. —— Beiträge zur Kenntnis des Extremitätenskeletts. VIII. Die morphologischen Elemente des menschlichen Handskeletts. Zeitschr. f. Morph. Anthr. Vol. II. S. 77—157, 365—678.

1894. W. Turner, The foetus of Halicore dugong and of Manatus senegalensis. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVIII. p. 328—331.

1893. K. A. Zittel, Handbuch der Paläontologie. 1. Abt.: Paläozoologie. Vol. IV. p. 26—30, 187—202.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Röntgenogramme von *Halicore dugong*-Flossen. Durchleuchtung von der Dorsalseite, nur Fig. 6 ist von der Ventralseite. $^3/_5$ natürl. Größe. Distanz = Entfernung der Röntgenröhre von der photographischen Platte.

Tafel XIV.

Fig. 1. Rechte Flosse des Exemplars A. Expositionsdauer: 6 Minuten. Distanz: 46 cm. Bezeichnungen wie in der Textfig. 3.

Fig. 2. Rechte Flosse des Exemplars B. Exposition und Distanz wie bei Fig. 1. Bezeichnungen wie in der Textfig. 4.

Fig. 3. Linke Flosse des Exemplars B. Exposition und Distanz wie bei Fig. 1. (Im Metacarpale des fünften Fingers ist eine künstliche Fraktur.)

Tafel XV.

Fig. 4. Rechte Flosse des Exemplars C. Exposition: 6 Minuten. Distanz: 50 cm. (Endphalange des vierten Fingers fehlt.)

Fig. 5. Linke Flosse des Exemplars C. Exposition: 9 Minuten. Distanz: 64 cm.

Fig. 6. Rechte Flosse des Exemplars D. Exposition: 6 Minuten. Distanz: 52 cm. (Metacarpale und Phalangen des fünften Fingers fehlen.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1.

Verlag von Wil

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2. 3

mann in Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1.

2.

3

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4.

Verlag von W

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

6.

ann in Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4.

6.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 77

Autor(en)/Author(s): Freund Ludwig

Artikel/Article: Die Osteologie der Halicoreflosse 363-397