

Ueber die Hand der Pterosaurier.

Von F. Plieninger.

Mit 7 Textfiguren.

Die Frage, ob der so außerordentlich verlängerte ulnare Finger der Flugsaurier als vierter oder als fünfter Finger zu betrachten sei, wurde von den verschiedenen Autoren, welche sich mit dem Studium dieser Tiere befaßt haben, auch verschieden beantwortet. Im Zusammenhang mit der einen oder anderen Ansicht, steht dann auch die Deutung des, bis jetzt von der Mehrzahl der Forscher als Daumenrudiment bezeichneten, sogen. Spannknochens oder Pteroids.

In einigen in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten, so z. B. von SEELEY und WILLISTON, sind nun über die Ansichten älterer Autoren in dieser Hinsicht unrichtige Angaben gemacht worden, die wir hier zunächst gleichzeitig richtigstellen wollen, ehe sie ohne weitere Nachprüfung in der neueren Literatur Weiterverbreitung finden können.

H. G. SEELEY schreibt in „Dragons of the air“. London 1901. p. 121, bei Besprechung des Pteroids oder sogen. Spannknochens: „H. v. MEYER thought that it might possibly indicate a fifth digit in the hand“ und weiterhin „if the view suggested by v. MEYER is adopted, this bone would be a first digit extending outward and backward towards the humerus.“ In Wirklichkeit behauptet aber, wie wir später sehen werden, H. v. MEYER gerade das Gegenteil, daß nämlich der Spannknochen dem Daumen nicht angehören könne.

S. W. WILLISTON belehrt uns (On the osteology of *Nyctosaurus* etc. Field Columbian Museum. Publication 78. Geol. Ser. Vol. II. No. 3. 1903. p. 144): „O. FRAAS was the first, so far as I can learn, to recognize the real nature of this bone as belonging to the first digit, a view afterwards adopted by MARSH and ZITTEL.“ Dieselbe Behauptung wird von ihm noch bestimmter wiederholt in „The fingers of Pterodactyls“. Geol. Magaz. 1904. p. 59. Wie wir sofort erkennen werden, sind auch die Angaben WILLISTON's nicht richtig, denn bei der Beschreibung seines *Pterodactylus crassirostris* in „Beiträge zur Kenntnis verschiedener Reptilien der Vorwelt 1831“, Nova Acta phys. med. Acad. Caes. Leop. Carol. 15. p. 63 erwähnt GOLDFUSS des sogen. Spannknochens als eines zurückgeschlagenen Mittelhandknochens, welcher dem Daumen angehört. GOLDFUSS glaubte dabei allerdings vom Daumen der linken Hand noch die Spur eines Gliedes und den Abdruck einer Klaue zu erkennen und schrieb dem Daumen auch zwei Glieder zu. Da nach seiner Annahme der Daumen also vorhanden war, so hielt er den Flugfinger für den fünften Finger. Nicht unerwähnt will ich aber lassen, daß GOLDFUSS das Zurückgeschlagensein des Meta-

carpales des Daumens offenbar für rein zufällig hielt und daß nach seiner Ansicht dieser Knochen beim lebenden Tiere, wie aus der beigegebenen Rekonstruktion ersichtlich ist, sich neben die übrigen Mittelhandknochen gelegt hat. An dem von GOLDFUSS (auf Tafel 10 *ibid.*) zum Vergleiche abgebildeten CUVIER'schen Originale von *Pterodactylus longirostris* = *antiquus* SÖMMER. ist aber der zurückgeschlagene Spannknochen gleichfalls als erster Mittelhandknochen bezeichnet.

G. D. CUVIER (Recherches s. les ossements fossiles. 3me édit. 1825. 5. 2me Partie p. 358 ff.) erwähnt bei *Pterodactylus longirostris* eines Daunenrudimentes überhaupt nicht. Er glaubt, der Flugfinger sei wahrscheinlich der vierte Finger der Hand, denn auch bei den Lacerten sei der vierte Finger der längste und „pour completer la ressemblance, c'est la pénultième phalange qui est la plus longue“, und weiterhin sagt er von *Pterodactylus* „il a quatre articulations sans ongle. Le quatrième doigt des lézards auroit 5 articles et un ongle; mais dans les crocodiles, il n'a que quatre articles, et il est dépourvu d'ongle comme ici; seulement il n'y éprouve pas ce prolongement extraordinaire. Le crocodile et les lézards ont en outre un 5me doigt, qui dans les lézards a quatre articles, et dans le crocodile est réduit a trois sans ongle.“

A. WAGNER (Abhandl. der k. bayr. Akad. d. Wissensch. zu München. 1837. 2. p. 163 und ebenda 1858. 8. p. 449) ist der Ansicht, daß GOLDFUSS bei *Pterod. crassirostris* den Daunen zu viel gezählt habe; in der Abhandlung vom Jahre 1858 sagt er bei Besprechung des Spannknochens von *Pterod. curyichirus*, daß auf der dem Flugfinger abgewendeten Seite ein Griffelknochen abgeht, der in gerader Richtung gegen das obere Ende des Schulterblattes verläuft und allmählich in eine scharfe Spitze ausgeht. „Von einem Daumen ist keine Spur vorhanden.“ WAGNER vermutet weiterhin (1858. p. 525), daß der „Griffelknochen nur beim Flugapparate eine Stelle erlangen zu können scheine und zwar als eine Art Sporenknochen, der jedoch nicht wie bei den Fledermäusen der Fuß-, sondern der Handwurzel angeheftet ist und also einen Halsfittig, d. h. eine zwischen dem Halse und der Handwurzel ausgebreitete Verlängerung der Flughaut, voraussetzt, der er zur Ausspannung diene.“ WAGNER schreibt diesem Knochen also die Funktion eines Spannknochens zu.

F. A. QUENSTEDT (Über *Pterodactylus suevicus* etc. Tübingen 1855) läßt die Frage offen, ob es sich bei dem Flugfinger um den vierten oder fünften Finger handle. Er erwähnt aber eines kräftigen Knochens, der unserem Spannknochen entspricht, der seiner Ansicht nach „vielleicht einem starken Daumen angehören könnte“.

H. v. MEYER (Reptilien des lithographischen Schiefers etc. Zur Fauna der Vorwelt. Frankfurt 1860. p. 18) meint, daß es

sich beim sogen. Spannknochen, den er ursprünglich nur für eine verknöcherte Sehne hielt, ohne Zweifel um einen wesentlichen Teil im Skelett der Pterodactylen handle, dessen Bestimmung darin gelegen haben müsse, für die Flughaut eine knöcherne Stütze während des Fliegens abzugeben. Er sagt, seine Einlenkung in die Handwurzel „könnte ihm sogar einigen Anspruch auf die Bedeutung eines Mittelhandknochens einräumen“; er wendet sich aber danu gegen diese von GOLDFUSS ausgesprochene Ansicht und erklärt schließlich, „dem Daumen kann er aber nicht angehören, da dessen Mittelhandknochen sonst vorhanden ist“. Weiterhin erklärt er den Flugfinger für den vierten Finger der Hand. Wir sehen also, daß H. v. MEYER gerade das Gegenteil von dem behauptet hat, was ihm, wie oben erwähnt, SEELEY zuschreibt.

R. OWEN hält (in *Palaeontographical Society* 1870. 23. Pterosauria, p. 51 und 52) den Flugfinger für den vierten Finger, während er, wie BUCKLAND, in älteren Publikationen (unter anderem in seiner „*Comparative anatomy and physiology of vertebrates*“ 1. p. 176 ff.) den Flugfinger noch als fünften Finger ansah.

O. FRAAS (*Palaeontogr.* 25. 1878. Über *Pterodactylus suevicus* QU. von Nusplingen, p. 169 ff.) sieht an dem von ihm beschriebenen Exemplare einen „im scaphoideo-trapezium gelenkenden Daumen, Metacarpus primus, der, wie es scheint, nur verkümmerte Phalangen trug.“ FRAAS schließt sich also der GOLDFUSS'schen Auslegung an und erblickt im Flugfinger den fünften Finger. Von den drei sichelförmigen Gräten der Mittelhand (nämlich Metacarpale 2, 3 und 4) hatte QUENSTEDT l. c. gesagt, daß sie ohne Zweifel den Mittelhandknochen der übrigen Finger entsprechen, aber eine ganz andere Bestimmung als gewöhnlich hatten, „es waren Stützknochen der Flügel“, „sie konnten, trotzdem daß sie keine Stütze in der Handwurzel, sondern in der Flügelhaut fanden, dennoch Zehen am Vorderrande haben, wie die kleinen Phalangenknochen, besonders der linken Hand beweisen. Der kräftige Knochen könnte vielleicht einem Daumen angehören.“ Diese Worte QUENSTEDT's über die grätenförmigen Mittelhandknochen bekämpft O. FRAAS, indem er sagt, es werde schwer halten, dieselben zu begründen. Im allgemeinen wiederholt O. FRAAS mir, was A. WAGNER (1858 l. c.) über diese Ansicht QUENSTEDT's geäußert hatte, er fügt aber noch bei: „Ein Metacarpus als Zehenträger, aber nicht am Carpus hängend, ist einfach eine Unmöglichkeit.“ Abgesehen von dem Vorkommen sich proximalwärts verjüngender Metacarpalia bei einzelnen Artiodactylen, wobei die betreffenden Mittelhandknochen proximal sich nicht direkt mit anderen Teilen des Handskelettes verbinden, ist neuerdings durch S. W. WILLISTON auch an Resten von *Pteranodon* und *Nyctosaurus* die Beobachtung gemacht worden, daß die Metacarpalia 2—4 proximal spitz zulaufen und mit ihren Oberenden den Carpus nicht mehr berühren.

O. C. MARSH (The American Journal of Science. 23. 1882. The wings of Pterodactyls, p. 254 ff.) betrachtet das sogen. Pteroid-bone, den Spannknochen nicht als verknöcherte Sehne, sondern als einen Teil des ersten Fingers oder Daumens. Das laterale Carpale ist er geneigt, als Metacarpale desselben Fingers anzusehen. (Bei amerikanischen Arten steht nach MARSH das laterale Carpale fast rechtwinklig zur Handwurzel und das Pteroid ist stark gekrümmt nahe seinem Gelenkende.) Der Flugfinger ist dann nach MARSH's Zählweise der fünfte Finger.

K. A. v. ZITTEL schloß sich (Palaeontogr. 29. 1882/83. „Über Flugsaurier.“) der schon von GOLDFUSS vertretenen Ansicht an, daß der Flugfinger der fünfte Finger sei und daß der sogen. Spannknochen ein rückwärts gebogenes Daumenmetacarpale darstelle, da er, abgesehen von der zurückgebogenen Stellung, genau denselben Platz einnehme, wie der entsprechende Knochen der Eidechsenhand.

Der vorstehenden Ansicht haben sich später dann auch L. v. AMMON, H. G. SEELEY und F. PLIENINGER angeschlossen, ebenso S. W. WILLISTON in seinen bis zum Jahre 1903 erschienenen zahlreichen Publikationen über Flugsaurier aus der amerikanischen Kreide. Der letztere Autor kehrt nun in einer neuen kleinen Mitteilung (The geological Magazine, New Series. 5. 1904. p. 59 und 60) wieder zu der von H. v. MEYER verteidigten Annahme zurück, daß der Flugfinger den vierten Finger repräsentiere und daß der sogen. Spannknochen der meisten Autoren nicht ein zurückgeschlagenes Metacarpale oder eine Phalange des ersten Fingers, des Daumens, sei, sondern eine Verknöcherung für sich, ein Sesambein oder ein Carpalknochen. Er motiviert diese Ansicht damit, daß der Flugfinger bei allen bekannten Formen vier Phalangen habe, wobei die ursprüngliche klauenförmige Endphalange, die fünfte Phalange rückgebildet und verloren gegangen sei. Er hält es für wahrscheinlicher, daß sich die klauenförmige Endphalange rückgebildet, als daß sie sich verlängert hätte als vierte Phalange; außerdem mache sich bei den höher spezialisierten Formen dieser Tiere eine Tendenz zur Verlängerung der proximalen und Verkürzung der distalen Phalangenglieder des Flugfingers bemerkbar.

Der Grund für diese letztere Erscheinung ist aber meines Erachtens darin zu suchen, daß bei der, sagen wir Papierdünnung der Knochen des Flugfingers, bei diesen höchstspezialisierten Formen der amerikanischen Kreide zwecks Erhöhung der Stabilität eben notgedrungen eine Verkürzung der Endphalangen eintreten mußte, denn durch eine Verstärkung der Knochen, die bei Verlängerung der distalen Glieder unbedingt hätte stattfinden müssen, wäre das Gewicht wieder zu sehr vermehrt worden und es ist doch ganz deutlich eine Tendenz zu möglicher Gewichtsverminderung im

Skelette dieser höchstspezialisierten amerikanischen Formen zu beobachten.

Die Zahl der Fingerphalangen an der Hand der Flugsaurier beträgt, wenn wir zunächst vom Spannknochen absehen, 2, 3, 4, 4. Zählt man mit WILLISTON die dem Flngfinger angeblich verloren gegangene klauenförmige Endphalange mit, so erhalten wir die Zahlen 2, 3, 4, 5. Diese letztere Phalangenformel von der Radial- zur Ulnarseite gezählt, paßt nun auf die vier ersten Finger der meisten bekannten Reptilien und WILLISTON ist deshalb der Überzeugung, daß wir es im Flugfinger der Pterosaurier mit dem vierten Finger zu tun haben und daß der fünfte, der ulnare Finger durch Rückbildung vollständig verloren gegangen sei. Für WILLISTON'S Annahme spricht ja wohl zunächst die GEGENBAUR'Sche Hypothese (Untersuchungen etc. Carpus und Tarsus. 1864. p. 41), daß die Reduktion der Fingerzahl ausschließlich von der ulnaren Seite aus begonnen habe.

Durch neuere Untersuchungen scheint aber doch diese GEGENBAUR'Sche Hypothese nicht gerade bestätigt worden zu sein.

Bei seinen Untersuchungen über *Seps chalcides* kam A. N. SEWERTZOFF (Entwicklung der pentadactylen Extremität der Wirbeltiere. Anat. Anzeiger. 25. 1904) zu dem Resultate, daß die Phalangenformel für die Vorderextremität bei *Seps*, 2, 3, 3 sich nicht, wie GEGENBAUR und FÜRBRINGER angeben, auf den ersten, zweiten und dritten Finger beziehen, sondern auf den zweiten, dritten und vierten. Das von den genannten Forschern als Rudiment des vierten Mittelhandknochens betrachtete Knochenstück ist nach SEWERTZOFF'S Untersuchungen in Wirklichkeit Rudiment des fünften Metacarpale. Reduktion hat also von den Rändern zur Mitte stattgefunden, statt Normalformel 2, 3, 4, 5, 3 oder besser 2, 3, 4, 4, 3 haben wir die Zahl 0, 2, 3, 3, 0, Finger 1 und 5 sind rückgebildet, die Reduktion hat aber auf der Radialseite größere Fortschritte gemacht, als auf der ulnaren, denn der erste Mittelhandknochen ist ganz verschwunden, vom fünften Metacarpale ist aber noch ein Rudiment vorhanden.

Auch die auf vergleichend anatomischen Untersuchungen (mit Rücksicht auf die Vorderextremität der Reptilien) basierende Annahme der Mehrzahl der Autoren, daß es sich bei der Vogelhand um ersten bis dritten Finger handle, steht nun, wie es infolge neuerer Untersuchungen den Anschein hat, im Widerspruche mit den durch ontogenetische Untersuchungen erhaltenen Resultaten. Durch die Zahl der Phalangen an der dreifingerigen Hand des, so manche Reptilienmerkmale aufweisenden, Vogels *Archäopteryx* kam W. DAMES zu dem Schlusse, daß die Phalangenformel bei *Archäopteryx* in vollkommener Übereinstimmung stehe mit der Phalangenformel der drei ersten Finger der Eidechsen- und Krokodilierhand, analog der Deutung der Vogelhand, wie sie die meisten Autoren,

wie MECKEL, K. E. v. BÄR, CUVIER, GEGENBAUR, MILNE-EDWARDS, HUXLEY, ROSENBERG, FÜRBRINGER u. a. gaben, nach deren Ansicht sich erster bis dritter Finger an der Bildung der Vogelhand beteiligten, während R. OWEN und HUMPHRY zweiten bis vierten Finger annahmen, weil OWEN von den Verhältnissen am Vogelfuß ausging. Gerade durch die Phalangenzahl bei Archäopteryx sieht DAMES jeden Zweifel behoben, wie auch beim lebenden Vogel die Finger zu zählen seien. Aus der Phalangenzahl bei Archäopteryx gegenüber derjenigen der rezenten Vögel ersieht DAMES eine Bestätigung der GEGENBAUR'schen Hypothese, daß die Reduktion der Fingerzahl ausschließlich von der ulnaren Seite her stattfand. Einen weiteren Beweis dafür, daß die drei Strahlen der Vogelhand den drei ersten Fingern der Reptilienhand homolog sind, erblickt GEGENBAUR bekanntlich darin, daß bei Vögeln das gekrümmte dritte Metacarpale, welches etwas schlanker ist als das zweite, als das längste anzusehen sei und daß auch bei Eidechsen und Krokodilen das Längenverhältnis der Strahlen 1—3 ein ähnliches sei, indem die Länge gegen den dritten Strahl zunehme; bei der Eidechsenhand sei der dritte Strahl ebenso stark wie der zweite, während beim Krokodil der dritte ebenso wie bei den Vögeln etwas schlanker sei. Ferner komme bei manchen Vögeln am ersten und zweiten Finger die für die zwei ersten Finger der Reptilienhand charakteristische Phalangenzahl 2, 3 vor.

Neuere Untersuchungen an Vogelembryonen, ausgeführt von E. NORSA (Recherches sur la morphologie des membres antérieurs des oiseaux. Archives italiennes de biologie. 22. II. 1894), von V. L. LEIGHTON (The development of the wing of *Sterna Wilsonii*. Americ. Naturalist. 28. 1894) und E. MEHNERT (Kainogenesis als Ausdruck differenter, phylogenetischer Energien. 1897), haben die drei genannten Forscher zu der Überzeugung gebracht, daß es sich bei der Vogelhand in der Tat nicht um den ersten bis dritten, sondern um den zweiten bis vierten Strahl handle.

NORSA und MEHNERT gelang es, an den von ihnen untersuchten Vogelembryonen fünf scharf ausgeprägte Fingeranlagen, namentlich aber fünf knorplig präformierte Metacarpalia nachzuweisen. Im Verlauf der weiteren Entwicklung werden Strahl 1 und 5 rückgebildet, so daß also nur Finger 2, 3 und 4 bleiben, wobei der zweite und dritte Finger beim Strauße deutliche Krallen tragen. Von den verbleibenden drei Strahlen ist der erste (also Finger 2) am meisten reduziert. Bei *Sterna Wilsonii* ist nach LEIGHTON (l. c.) von Finger 5 noch ein Rudiment des Metacarpale vorhanden, von Finger 1 aber gar nichts mehr; so werden wir wohl schließen dürfen, daß zuerst der erste Strahl und dann der fünfte reduziert wurden und daß in der Reihenfolge nun der zweite kommt. Wir sehen dann dieselbe Reihenfolge des Schwindens der einzelnen Strahlen, wie sie auch bei den Säugern angegeben wird, bei welchen

bei Reduktion der Finger im allgemeinen zuerst Schwund des ersten, dann des fünften und weiter eventuell des zweiten und vierten Fingers stattfindet. Die Phalangenzahl bei Straußenembryonen ist 2, 3, 1, desgleichen bei Embryonen der Seeschwalbe (*Sterna Wilsonii*), während die Hand des Hühnerembryos nach GEGENBAUR (l. c.) nur die Phalangenformel 1, 2, 1 hat. Wenn sich die Untersuchungen der genannten Autoren bestätigen und es liegt kein Grund vor, an den von drei Seiten erhaltenen übereinstimmenden Beobachtungen zu zweifeln, so haben wir Reduktion nicht allein auf der ulnaren Seite, sondern auch auf der radialen und zwar hier zuerst beginnend; genau wie dies SEWERTZOFF auch bei *Seps* (s. oben) konstatiert hat. Beziehen wir aber, entsprechend den aus den neuesten Forschungen erhaltenen Resultaten, die drei Strahlen der Archäopteryxhand auf den zweiten bis vierten Finger, so erhalten wir für diese drei Finger die Phalangenformel 2, 3, 4, welche mit derjenigen der Reptilienhand für diese drei Finger, nämlich 3, 4, 5 resp. 3, 4, 4 nicht mehr übereinstimmt, dagegen mit der Phalangenformel des zweiten bis vierten Fingers der Pterosaurierhand identisch ist, wenn wir den Flugfinger, wie seither die meisten Autoren, für den fünften Finger auch weiterhin gelten lassen. Für die Vogelhand jedenfalls stimmt der aus der Ontogenese gezogene Schluß nicht mit dem auf vergleichend anatomischem Wege erhaltenen überein.

Ziehen wir jetzt aus all dem Gesagten unsere Schlüsse auf die Pterosaurierhand, so würde nach der Hypothese GEGENBAUR's, daß eine Reduktion zuerst von der ulnaren Seite aus stattfindet, der fünfte Finger zuerst haben verschwinden müssen, während der erste, zweite und dritte vollständig erhalten geblieben sind, der vierte dagegen enorm in die Länge gezogen und außerordentlich verstärkt wurde, unter eventueller Reduktion einer fünften (klauenförmigen) Endphalange, falls wir nämlich als Normalphalangenformel für die Reptilienhand die Formel 2, 3, 4, 5, 3 und nicht 2, 3, 4, 4, 3 annehmen, eine Zahl, welche ich eigentlich für richtiger halten möchte. Lassen wir den sogen. Spannknochen zunächst ganz außer Betracht und beginnen mit dem an diesen anschließenden Finger, so zählen wir von der Radial- zur Ulnarseite 2, 3, 4, 4 Phalangen; von diesen vier Strahlen sind die drei ersten mit klauenförmigen Endphalangen versehen. Nehmen wir mit WILLISTON an, daß beim vierten Strahl, also beim Flugfinger, das klauenförmige Endglied reduziert worden sei, so hätten wir als ursprüngliche Phalangenformel die Zahlen 2, 3, 4, 5, welche nach WILLISTON der Normalphalangenformel der Reptilienhand für den ersten bis vierten Finger entsprechen würden. Für den Spannknochen wäre dann die seitherige Deutung als Daumenrudiment fallen zu lassen und man käme zu der von WILLISTON vorgeschlagenen Erklärung, daß dieser Knochen als Carpale oder

als Sesambein, als Verknöcherung für sich betrachtet werden müsse.

Eine bestimmte Normalzahl für die Phalangen der Reptilienhand scheint offenbar nicht aufgestellt werden zu können als allgemein gültig, wie z. B. bei Säugetieren, bei welchen die Phalangenzahl doch im ganzen recht konstant ist. Bei *Sphenodon* haben wir z. B. die Zahl 2, 3, 4, 5, 3; bei den Lacertiliern (fünfingrigen) 2, 3, 4, 5, 3 resp. 4 im allgemeinen; (bei *Chamaeleon* 2, 3, 4, 4, 3); bei den Krokodiliern 2, 3, 4, 4, 3; bei den Testudinata 2, 3, 3, 3, 3; die Landschildkröte hat nur die Zahl 2, 2, 2, 2, 2; *Testudo tabulata* nach OWEN'S Angaben 2, 2, 2, 2, 1; die primitivsten Synapsida haben nach OSBORN die Zahl 2, 3, 3, 3, 3, die Synapsida überhaupt 2, 3, 3, 3 oder weniger als 2, 3, 4, 5, 3. Die Phalangenzahl 2, 3, 3, 3, 3 ist dieselbe Zahl, welche als Normalzahl für die Säugetierhand gilt.

Krokodilembryonen besitzen nach den Angaben von W. KÜCKENTHAL (Morphol. Jahrb. 19. 1892. Zur Entwicklung des Handskeletts des Krokodils.) am vierten Finger eine fünfte Phalange (welche aus drei separaten Anlagen verschmolzen ist); im definitiven Zustande geht dieselbe wieder verloren. Nach demselben Autor sind auch am fünften Finger der Krokodilembryonen mindestens zwei Phalangen überzählig, während erster bis dritter Finger von vornherein die definitive Phalangenzahl erhalten. Diese embryonale Mehraanlage ist vielleicht noch ein Überbleibsel, das an eine ehemalige andere Funktion dieser Extremitäten erinnert, an eine frühere Anpassung an das Wasserleben, an Flossenform. Die Funktion des betreffenden Gliedes ist ja von entscheidendem Einflusse auf die Ausbildung der einzelnen Strahlen und auf die Zahl ihrer Phalangen. Bei den fossilen, wasserbewohnenden Plesiosauriern sehen wir starke Vermehrung der Phalangen und besonders kräftige Ausbildung des ulnaren Strahles, während der radiale dagegen der beginnenden Reduktion unterworfen scheint. Ebenso zeigen Cetaceen infolge Anpassung an Schwimmbewegung eine Vermehrung der Phalangen. Auch bei Chiropteren kommt, wenigstens am dritten Finger, eine Vermehrung gegenüber der Normalphalangenzahl vor, indem eine vierte, allerdings nur knorpelige Phalange bei einzelnen Formen vorkommt; bei Embryonen von *Vespertilio murinus* hat H. LÉBOUCQ (Le développement du squelette de l'aile du murin. Livre jubilaire dédié à CHARLES VAN BAMBEKE. 1899) als angelegte Phalangen 2, 1, 3, 4, 3 nachgewiesen, im definitiven Zustand bleiben 2, 1, 3, 2, 2. Dieser auf einstige größere Phalangenzahl hinweisende embryonale Befund läßt sich leicht erklären, wenn man bedenkt, daß die jetzigen Fledermäuse von Formen abstammen müssen, welche ursprünglich Klettertiere waren.

Wie die drei mit kräftigen Klauen bewehrten, vor dem Flugfinger liegenden Finger der Pterosaurierhand beweisen, dürfen wir,

was schon L. DÖDERLEIN (Zoolog. Jahrb. Abt. f. Syst. 14. p. 49 ff. „Über die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren“) betont hat, annehmen, daß solchen Tieren Kletterfähigkeit zukommt und daß ihren Vorfahren, neben geringer Ausbildung des Flugorgans, jedenfalls eine erhöhte Kletterfähigkeit zugeschrieben werden darf, ja man wird sich nicht scheuen dürfen anzunehmen, daß sie von ursprünglich nur kletternden Reptilien abstammen, bei welchen sich allmählich ein Flugsaum und später ein Fallschirm und zum Schlusse unter gleichzeitiger Umbildung der Hand, namentlich des fünften Strahles ein eigentlicher Flügel gebildet hat, auf andere Weise allerdings als bei den Vögeln. War nun damals, als diese Tiere sich noch kletternd fortbewegten, eine Reduktion des fünften Fingers noch nicht eingetreten, was man bei Klettertieren als ziemlich sicher wird voraussetzen dürfen, so wird sich bei der Entwicklung der Flughaut auf dem Umweg über Flugsaum und Fallschirm die erstere doch sicherlich an den ulnaren Finger angeheftet haben. Bei den kletternden Galeopithecidae, welche Fallschirm besitzen, ist die Haut des Fallschirms über die ganzen fünf-fingerigen Vorderextremitäten ausgedehnt, bis zu den Klauen, und von den 5 Strahlen der Hand ist der ulnare Randstrahl, der fünfte, der längste und kräftigste. (Bei Fledermausenbryonen hat LEBOUCCQ [l. c. 1899] nachgewiesen, daß die Hautfalte, welche später die Flughaut bildet, am ulnaren Rande der Vorderextremität befestigt ist; wir sehen also eine ähnliche Entwicklung bei der zum Flugorgan umgewandelten Säugetierhand, wie ich sie für diejenige der Pterosaurier vermute.) Muskelgruppen, welche diesem Skeletteile ursprünglich ferne standen, wurden nun einbezogen und durch die, infolge der sich mehr und mehr ausbildenden und erhöhenden Flugfähigkeit, vermehrte Funktionsleistung zu kräftigerer Entwicklung gebracht, wie dies ja wohl auch von den Vögeln angenommen werden muß. Da eine Vermehrung des Körpergewichts bei fliegenden Tieren möglichst hintangehalten werden mußte, so fand bei den nicht mit Federn versehenen Pterosaurierextremitäten die Bildung des Flügelskelettes hauptsächlich unter Verlängerung der einzelnen Phalangen des ulnaren Fingers statt, resp. bei kurzschwänzigen Formen auch unter Verlängerung des zugehörigen Mittelhandknochens unter möglichster Vermeidung einer Vermehrung des Gewichtes, erreicht durch außerordentliche Dünnwandigkeit der Röhrenknochen, die besonders bei den höchstspezialisierten Typen aus der nordamerikanischen Kreide bis zur Papierdünnigkeit geht.

Wäre (was ich aber bei einem Klettertiere entschieden von der Hand weisen möchte) der fünfte Finger, als die Umbildung von einem kletternden in ein flatterndes Tier begann, schon in Reduktion begriffen gewesen, so dürfte man sicherlich erwarten, daß, selbst bei Umwandlung des vierten Fingers in einen Flugfinger, das Rudiment des fünften Fingers auf irgendwelche Weise

Verwendung gefunden hätte zur Stütze der Flughaut; auch ist mir kein Fall bekannt bei Tetrapoden, daß neben einem so abnorm entwickelten Strahle, wie dies der Flugfinger ist, vollständiger Schwund eines Randstrahles eingetreten wäre, und das müßten wir ja annehmen, wenn wir den Flugfinger als vierten Finger zählen. War der fünfte Finger aber, wie ich annehme, bei den kletternden Vorfahren noch vorhanden, so ist aus den schon oben aufgeführten Gründen ein völliges Schwinden noch weniger zu erwarten und wir würden ihn sicherlich als Stützknochen in der Flughaut verwertet wieder finden, wenn er nicht zur Anheftung der Flughaut Verwendung gefunden hätte. Bei der durchaus anders gebauten Hand der Chiropteren sind zweiter bis fünfter Finger in die Flughaut einbezogen, wobei der dritte Finger der längste ist, während überhaupt alle Finger, außer dem ersten, außerordentlich verlängert sind. Finger 2—5 sind bei den Chiropteren wohl deshalb in die Flughaut einbezogen, weil ihre Flugorgane bei der geringeren Pneumatizität der Knochen, infolge des dadurch bedingten höheren Körpergewichtes, gegenüber den Flugsauriern eine Verstärkung notwendig hatten, wegen höherer Ansprüche an ihre Leistung. Die Flugsaurier hatten wegen des durch Pneumatizität aller Knochen erreichten geringen Körpergewichtes eine Ausdehnung der Flughaut über mehr als den fünften Finger nicht nötig, da hierfür der verhältnismäßig schmale Flügel vollkommen ausreichte.

Wollen wir uns also mit der Deutung befreunden, daß der Flugfinger in der Tat der fünfte Finger ist, so müssen wir auch für die Phalangenformel der Hand, sowie für den sogen. Spannknochen eine Deutung suchen.

Ob Vermehrung der Phalangen über die sogen. Normalzahl hinaus eintritt oder Reduktion derselben, dafür kommt einzig und allein die Frage der Zweckmäßigkeit für die von der Extremität zu leistende Funktion in Betracht. Abweichungen von der für die Diapsiden charakteristischen Normalzahl 2, 3, 4, 5, 3 finden wir z. B. bei Dinosauriern, wie *Iguanodon* (1, 3, 3, 3, 4) und *Claosaurus* (2, 3, 3, 3, 3). Bei den Synapsiden (z. B. namentlich bei den Schildkröten ziemlich regelmäßig) vorkommende Abweichungen habe ich schon früher erwähnt. Bei den Säugetieren will ich nur an die eine abweichende Phalangenformel an der zum Flugorgan ausgebildeten Chiropterenhand erinnern. Der primitivste Vogel, welchen wir kennen, hat an seinen, dieselbe Funktion wie diejenigen der Pterosaurierhand leistenden Fingern (Finger 2—4, wenn wir nach der NORSÄ-MEHNERT-LEIGHTON'schen Deutung der Finger in der Vogelhand zählen) auffallenderweise dieselbe Phalangenanzahl, und auch bei denjenigen rezenten Vögeln, deren zweite und dritte Finger noch Klauen tragen, haben wir die gleiche Phalangenanzahl für diese Finger, ferner unter den Reptilien z. B. am zweiten und dritten Finger bei *Seps chalcides*.

Nehmen wir bei den Vorfahren der Pterosaurier eine mit der Normalphalangenzahl 2, 3, 4, 5, 3 versehene Hand an, so müssen wir an Finger (1?) 2—4 Reduktion um eine Phalange, hervor-

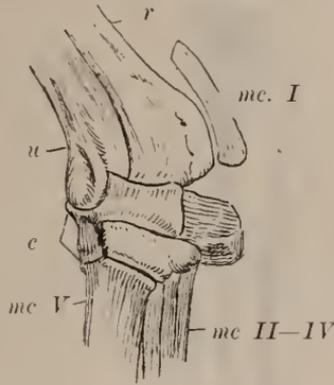


Fig. 1. Carpus von *Campylognathus Zitteli* PLIEN. (nach PLIENINGER. Palaeontogr. Bd. 41).

u Ulna; *r* Radius; *c* Carpus; *mc. I* Metacarpale des Daumens = sog. Spannknochen; *mc II—IV* Metacarpalia der mit Klauen versehenen Finger 2—4; *mc V* Metacarpale des Flugfingers.

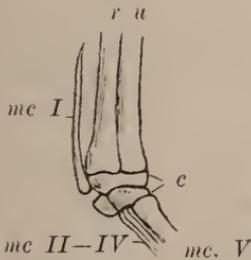


Fig. 2. Carpus von *Pterodactylus Kochi* WAGL. (Original zu H. v. MEYER. Rept. d. lithogr. Schiefers Taf. III Fig. 1).

u Ulna; *r* Radius; *c* Carpus; *mc. I* Metacarpale I = sog. Spannknochen; *mc II—IV* Metacarpalia des 2.—4. Fingers; *mc V* Metacarpale des Flugfingers.

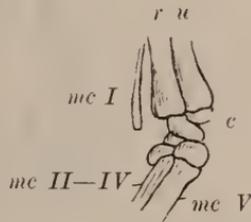


Fig. 3. Carpus von *Pterodactylus antiquus* SÖMMERING (CUVIER'sches Original).

Die Buchstabenbezeichnung ist dieselbe, wie bei Fig. 2.

gerufen durch verminderte Funktion und am fünften Finger Vermehrung um eine Phalange, hervorgerufen durch dessen so enorm gesteigerte Funktionsleistung annehmen. Legen wir aber die mir im allgemeinen richtiger erscheinende Normalzahl 2, 3, 4, 4, 3 als ursprünglich zugrunde, so wäre beim vierten Finger eine Reduktion

um eine Phalange noch nicht eingetreten; in der Tat scheint mir auch die eine außerordentlich verkürzte Mittelphalange dieses Fingers zu beweisen, daß sie noch in Reduktion begriffen ist.



Fig. 4. Carpus von *Pterodactylus suevicus* Qu. nach dem Original in der Tübinger Universitätssammlung. Nat. Größe.
u Ulna; *r* Radius; *c* Carpus; *k* Metacarpale I oder laterales Carpale; *s* Sehnenverknöcherung oder Metacarpale I; *mc II-IV* Metacarpalia der Finger 2-4; *mc V* Metacarpale des Flugfingers.

Es bleibt nun noch die Deutung des sogen. Spannknochens, welcher teils als Daumenrudiment (nach GOLDFUSS, MARSH und ZITTEL, sowie den meisten übrigen Autoren), teils als Carpale oder Sesambein betrachtet wird.

Bei den langschwänzigen Formen des Lias ist (s. Fig. 1) ein laterales Carpale, wie es scheint, in seitlicher Verbindung mit den beiden Carpalreihen; am Oberrande der Außenseite artikuliert mit ihm ein kurzer gedrungener, schwach gekrümmter, nach aufwärts gerichteter, an beiden Enden abgerundeter Knochen, der Spannknochen (*mc I* in Fig. 1).

Bei den Rhamphorhynchen des oberen Jura scheint der Bau fast genau derselbe zu sein und wo der Erhaltungszustand ein günstiger ist, glaubt man auch deutlich den aufwärts gerichteten Spannknochen in den Carpus einzelenken zu sehen.

Bei den meisten kurzschwänzigen Formen des oberen Jura (Pterodactylen) läßt sich dieses langgestreckte laterale Carpale nicht beobachten, dagegen scheint der viel längere und dünnere, peitschenförmige und spitzzulaufende Spannknochen, der proximal ein gerundetes Köpfchen trägt, bei ihnen an einem kleinen lateralwärts liegenden Carpale der zweiten Reihe (distalen) einzulenken (s. Fig. 2 und 3 *mc. I*).



Fig. 5. Laterales Carpale von *Pteranodon ingens* aus der nordamerikanischen Kreide (nach COPE aus WILLISTON).



Fig. 6. Rechtes laterales Carpale oder erstes Metacarpale von *Nyctosaurus* aus der nordamerikanischen Kreide (nach WILLISTON).

Bei dem Original von QUENSTEDT's *Pterodactylus suevicus* jedoch sehen wir (Fig. 4) ein (von QUENSTEDT mit *k* bezeichnetes) in seiner Form dem Spannknochen der Langschwänze (s. Fig. 1 *mc I*) ähnliches Knochenstückchen (Fig. 4 *k*) seitlich des Radius und Carpus liegen, das offenbar ebenfalls am Carpus eingelenkt hat; aber über demselben liegt noch ein langer, dünner, fast gerader, peitschenförmiger Knochen (Fig. 4 *s*), von Form und Ausbildung des Spannknochens der übrigen Pterodactylen; es liegen also auf der Radialseite der Hand zwei, nicht bloß ein Knochen. Die amerikanischen Kreidepterosaurier *Pteranodon* und *Nyctosaurus* haben nach COPE, MARSH und WILLISTON gleichfalls ein laterales Carpale (s. Fig. 5 und 6), welches eine deutliche Gelenkgrube zur Aufnahme für den Spannknochen hat, der lang und von gerader Form scheint, spitz zuläuft und dessen proximales Ende (carpalwärts) verbreitert und mit einer rechtwinklig zur Längsachse des Knochens stehenden Gelenkfläche versehen ist (s. Fig. 7). Es ist nun schwer zu entscheiden, ob der bei *Pterodactylus suevicus* von QUENSTEDT mit *k* bezeichnete Knochen (s. Fig. 4 *k*) dem lateralen Carpale der

übrigen Pterosaurier entspricht oder nicht, ob wir es hier mit dem Metacarpus primus zu tun haben und auch vielleicht den lateralwärts am Carpus einzelner Pterosaurier liegenden, als Carpale laterale gedeuteten Knochen als Mittelhandknochen des ersten Fingers betrachten dürfen, an welchem der sogen. Spannknochen artikuliert, den man dann als Phalangenrudiment ansprechen oder als überhaupt nicht zu den kanonischen Elementen der Vorderextremität gehörig betrachten muß. Im letzteren Falle wäre er als Sesambein zu deuten und in der Tat erinnert dieser Knochen bei den Langschwänzen (s. Fig. 1) in seiner Form und auch in seiner Lage am ehesten an das Epicarpium mancher Vögel, jenes in der Endsehne des Musculus propatagialis longus befindlichen Sesambeines, das manche Autoren noch zum Carpus glaubten zählen zu müssen. Die Endigung dieser Propatagialsehne erfolgt, wie FRÜBRINGER (Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. 1888. p. 584) angibt, immer am Mittelhandknochen des radialen

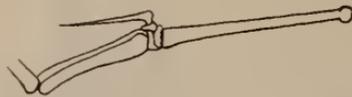


Fig. 7. Unterarm, Handwurzel mit abstehendem Spannknochen, und Mittelhandknochen des Flugfingers von *Nyctosaurus*. $\frac{1}{10}$. (Nach WILLISTON.)

Strahles, oft auch noch am Handgelenk und dem distalen Ende des Radius; jedenfalls also auf der radialen Seite ist die Lage dieses Epicarpiums. Als besondere Sehnenverknöcherung wäre dann aber bei solcher Deutung auch der peitschenförmige Knochen (*mc I* in Fig. 2 und 3) bei den Pterodactylen anzufassen. Jedenfalls glaube ich den von QUENSTEDT mit *k* bezeichneten Knochen (Fig. 4 *k*) an der Hand von *Pterodactylus suevicus* für das Rudiment eines ersten Strahles nehmen zu dürfen oder für ein laterales Carpale, an welches sich das Danmenrudiment (Fig. 4 *s*) als peitschenförmiges Metacarpale I anlegt. Betrachtet man aber den Knochen *k* (in Fig. 4) als Rest des ersten Strahles, als Metacarpale I, so können wir den Knochen *s*, falls wir ihn nicht als Phalangenrudiment deuten wollen, nur als besondere Sehnenverknöcherung ansehen.

Hoffentlich bringen uns bessere Funde von Handwurzel und Mittelhand oberjurassischer Pterodactylen, bei welchen sich diese Knochen in ungestörter Lage befinden, bald Aufschluß über diese wichtige Frage der Deutung des sogenannten Spannknochens.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [1906](#)

Autor(en)/Author(s): Plieninger Felix

Artikel/Article: [Ueber die Hand der Pterosaurier. 399-412](#)