

# Hand- und Fuss skelet

von

## Echidna hystrix.

Von

C. Emery,

Professor der Zoologie an der Universität Bologna.

---

Mit 16 Figuren im Text.

---

17\*

85\*



Das Material zu vorliegender Studie bestand bis zu Stadium 47 aus fertigen Schnittserien ganzer Embryonen; von darauf folgenden Stadien, bis zu 53 wurden mir abgeschnittene Extremitäten, sowie Gliedmaassen von Rohskeleten erwachsener Exemplare geliefert. An den fertigen Präparaten war die Schnittrichtung für die vordere Extremität sehr günstig, indem sie der Handfläche parallel verlief. Für die hintere Extremität war sie dagegen fast senkrecht zur Sohlenfläche und longitudinal, was für die genaue Abgrenzung von Anlagen der Tarsuselemente grosse Schwierigkeiten verursachte.

Eine vorläufiger Bericht über einige Resultate dieser Arbeit wurde in den Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte, 71. Versammlung zu München<sup>1)</sup>, abgedruckt.

### Carpus.

Eine gute Beschreibung nebst Abbildungen des Handskelets von *Echidna* hat OWEN<sup>2)</sup> geliefert. Der Carpus besteht aus Scapholunatum, Cuneiforme, Pisiforme und den gewöhnlichen 4 distalen Knochen, welche sehr kurz sind. Metacarpalia und Phalanges, besonders die 1. Phalanx, sind kurz; die letzte Phalanx ist länger und steckt grösstentheils in der gewaltigen Klaue. Sogenannte überzählige Knochen erwähnt OWEN folgende: ein zwischen Radius und Scaphoidabschnitt des Scapholunatum eingekeiltes palmares Sesambein; 2 in der Sehnenplatte des Flexor digitorum communis eingebettete Palmarknochen, welche manchmal mit einander verschmolzen sind; an jedem Finger ein Sesambein, welches der palmaren Fläche des Gelenkes zwischen 2. und 3. Phalanx anliegt.

Diese Beschreibung kann ich für den Erwachsenen in ihren wesentlichen Punkten bestätigen. Aber ich fand an den 4 Händen, welche ich darauf untersuchte, nur einen Knochen in der Sehnenplatte des Flexor digitorum. Auch LECHE<sup>3)</sup> erwähnt nur einen solchen Knochen. Da OWEN keine Art nennt und sich in seiner Schilderung allgemein auf *Echidna* bezieht, so ist es doch möglich, dass die Exemplare mit doppeltem Palmarknochen einer anderen Art gehörten. Auch in jungen Stadien fand ich den noch knorpeligen Palmarknochen immer einheitlich.

Das Sesambein an den Fingern ist eigentlich eine knöcherne Verdickung der Gelenkkapsel und berührt mit seinem dorsalen Winkel die Gelenkenden der beiden Phalangen; weiter proximal schiebt sich

---

1) EMERY, Ueber Carpus und Tarsus der Monotremen, in: Verh. Ges. deutscher Naturf. Aerzte, 71. Vers. in München, Leipzig 1900, p. 222.

2) R. OWEN, Comparative anatomy and physiology of Vertebrates, Vol. II, p. 325.

3) in: BRONN, Klassen und Ordnungen, Mammalia, p. 823.

ein dünner Lappen vom Bindegewebe zwischen Sesambein und 2. Phalanx in die Höhle der Gelenkkapsel klappenartig hinein.

In der Anlage des Handskelets sind in Stadium 43 die einzelnen Elemente des Carpus nicht erkennbar. In Stadium 44 sind alle Stücke der Handwurzel, mit Ausnahme des radialen Sesambeines, in gleicher Zahl wie im Erwachsenen vorhanden. Jene Anlagen sind noch stark abgerundet und liegen in einer Masse von indifferentem Bildungsgewebe eingebettet, welche die einzelnen Stücke von einander trennt; sie befinden sich also noch im Stadium der Differenzierung aus der gemeinsamen Skeletanlage.

Das Scapholunatum bildet bereits einen einheitlichen Knorpel. Vielleicht giebt es zwischen 43 und 44 ein Stadium, in welchem es aus mehreren getrennten Knorpelbildungscentren besteht. Ich möchte es vermuthen, weil in Stadium 44 und in den zunächst darauf folgenden deutliche Zeichen seiner Zusammensetzung aus drei Elementen sich erkennen lassen. Durchsieht man nämlich eine Schnittserie von der palmaren Fläche zur dorsalen, so erscheinen vom Scapholunatum zuerst 2 getrennte ovale Durchschnitte, welche sich erst an

weiter dorsal geführten Schnitten zu einem quer gelagerten, proximal gebogenen, in seiner Mitte verschmälerten einheitlichen Durchschnitt vereinigen. Noch weiter dorsal schwinden die beiden Enden des querliegenden Stückes, und an der Stelle seines schmäleren Mitteltheiles bleibt ein rundlicher Durchschnitt übrig, welcher sich noch einige Schnitte weiter, immer kleiner werdend, verfolgen lässt. Graphisch construirt und dargestellt, erscheint das Stück etwa wie auf Fig. 1. An diesem Bilde erscheint es wie aus drei eirunden Gebilden zusammengesetzt. Vergleichen wir jene drei Elemente mit den Bestandtheilen der Menschenhand, so scheinen die zwei vorn gelegenen Abschnitte dem Scaphoid und Lunatum, der dorsal vorspringende dem Centrale ROSENBERG's zu entsprechen.

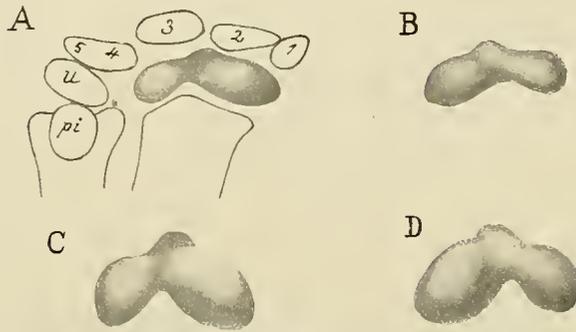


Fig. 1 A—D. Darstellung des Scapholunatum von *Echidna* als plastisches Object. A Stadium 44, rechte Hand von der volaren Fläche, das Scapholunatum schattirt, die anderen Stücke des Carpus als Umrisse. *u* Ulnare, *pi* Pisiforme, 1—5 distale Carpalia. B Dasselbe Stadium, dorsale Ansicht des Scapholunatum. C und D Stadium 45, rechtes Scapholunatum, volare und dorsale Ansicht. Vergr. 60 : 1.

Stadium 45 wiederholt in Bezug auf den Carpus ungefähr die Verhältnisse des vorhergehenden. Die einzelnen Skeletstücke sind noch abgerundet und von einander durch Bildungsgewebe getrennt. Die Zusammensetzung des Scapholunare aus drei Elementen erscheint noch deutlicher; sie verstreicht aber von diesem Stadium an allmählich, indem alle Stücke des Carpus sich immer dichter an einander fügen und mehr oder minder eckige Formen bekommen. Zugleich wird die Handwurzel und jedes dieselbe zusammensetzende Stück im Verhältniss zur Länge immer breiter, wodurch sie dem Zustand beim Erwachsenen näher kommen. Bemerkenswerth ist das Verhalten des Pisiforme, welches von Stadium 44 bis 46 nach und nach grösser wird, indem es besonders in distaler Richtung auswächst, um in späteren Stadien wieder zurückzutreten. Die Abbildungen a, b, c, d auf Fig. 2 veranschaulichen das oben Beschriebene. Daneben habe ich in der Abbildung e einen ziemlich jungen Zustand der Tarsus (Stadium 49) gezeichnet. Die Aehnlichkeit zwischen Pisiforme der Hand auf Stadium 46 und Tuberositas calcanei des Fusses ist besonders auffallend und spricht entschieden zu Gunsten der sonst wohlbegründeten Homologisirung dieser Theile.

Vom überzähligen Stück, welches in beiden Gattungen der Monotremen am radialen Ende des Carpus zwischen Radius und Scapholunare eingeklebt ist, lässt sich in den beschriebenen Stadien keine Spur erkennen. Dessen Anlage erscheint erst viel später. In Stadium 49 finde ich zwischen Radius und

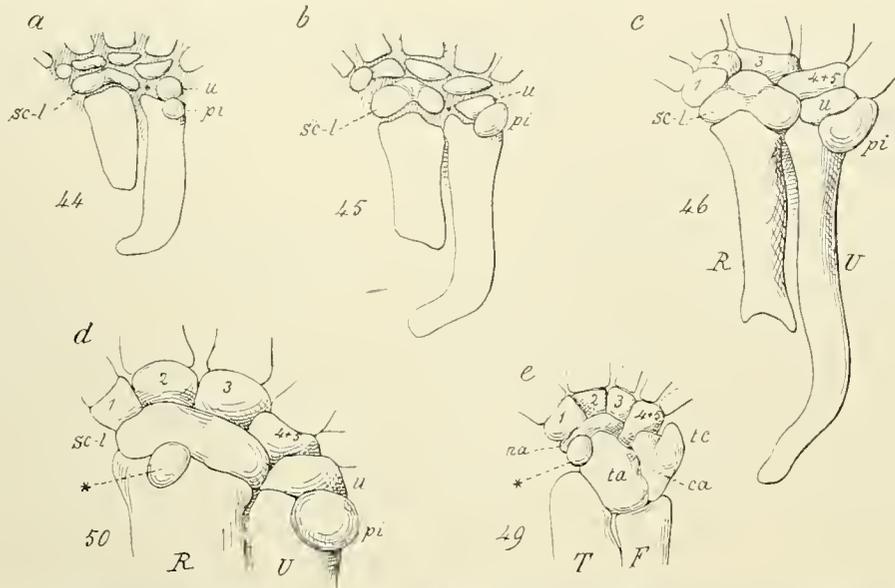


Fig. 2a—e. a Carpus und Vorderarmknochen von *Echidna* in Stadium 44, graphisch construiert, linke Hand von der volaren Fläche; b dasselbe, Stadium 45; c dasselbe, Stadium 46; d dasselbe, Stadium 50; e linker Fuss, plantare Ansicht in Stadium 49. *R* Radius, *U* Ulna, *sc-l* Scapholunatum, *u* Ulnare, *pi* Pisiforme, 1—5 distale Carpalia und Tarsalia; *T* Tibia, *F* Fibula, *ta* Talus, *na* Naviculare tarsi, *ca* Calcaneum, *tc* Tuberositas calcanei, \* accessorisches Stück des Carpus (Radiale) und des Tarsus (Tibiale). Vergr. a, b, c 27 : 1, d 12 : 1, e 19 : 1. Die Nummern neben den Zeichnungen sind die des betreffenden Entwicklungsstadiums.

Scaphoid an der volaren Fläche des Carpus eine vorknorpelige Anlage. In Stadium 50 ist dieselbe bereits knorpelig und ragt etwas weiter palmar als das Scaphoid. Der Knorpel ist mit keiner Sehne verbunden, sondern nur mit den Gelenkbändern. In Folge des fortschreitenden Wachstums, sowohl des Scaphoids wie des Radius, in die Breite entfernt sich das überzählige Stück allmählich vom Radialende des radio-carpalen Gelenkes.

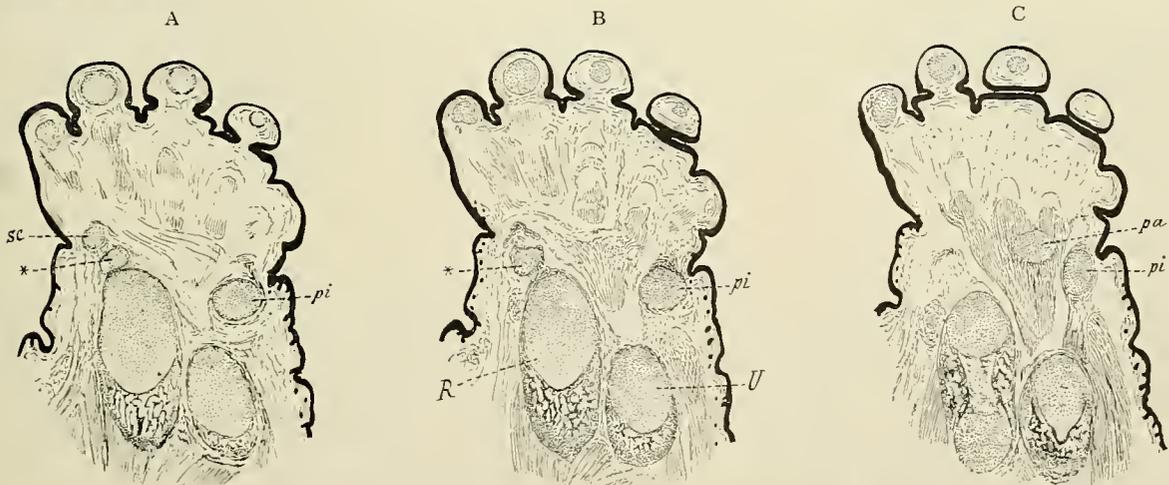


Fig. 3A—C. *Echidna*, Stadium 50. Drei Schnitte durch die Hand in dorso-volarer Folge. *sc* Scaphoidtheil des Scapholunare, *pa* Palmarknorpel. Sonstige Zeichen wie auf Fig. 2. Vergr. 9 : 1.

Metacarpalia und 1. Phalanx sind in Stadium 44 knorpelig; die weiteren Fingerglieder sind noch nicht differenziert, sind es aber bereits in Stadium 45. Die Knochenkappe auf der Endphalanx erscheint erst im Stadium 46. In Stadium 45 sind die Phalangen noch wenig ungleich, Phalanx I um wenig

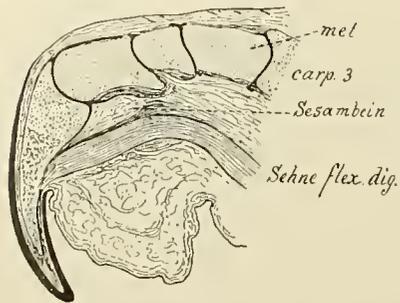


Fig. 4. Längsschnitt durch den 3. Finger von *Echidna*, Stadium 53. Vergr. 4:1.

kürzer als 2: die Ungleichheit steigert sich nach und nach zum definitiven Zustand. Wann die Verknöcherung der Metacarpalia und Phalangen eintritt, konnte ich an dem mir vorliegenden Material nicht erkennen. Abgesehen von dem in der Klaue steckenden Abschnitt der 3. Phalanx waren in Stadium 53 noch alle Stücke des Handskelets knorpelig.

Anlagen von metacarpo-phalangealen Sesamoiden konnte ich in keinem Stadium erkennen. Ebenso fehlen sie bekanntlich dem Erwachsenen, sowohl bei *Echidna* wie bei *Ornithorhynchus*.

Das Sesambein an der palmaren Fläche des Gelenkes zwischen 2. und 3. Phalanx erscheint sehr spät und wird nicht knorpelig vorgebildet. In Stadium 49 und 50 erscheint es an Flächenschnitten der Hand als kernreiche, bindegewebige Fortsetzung der Basis der Endphalanx, welche sich zwischen der Sehne des *M. flexor digitorum* und der 2. Phalanx proximal einschiebt. In einem weiteren Stadium (53) finde ich es am Längsschnitt des Fingers als keilförmiges Gebilde mit distal gerichteter, abgestumpfter Basis. Die dorsale Ecke der Keilbasis ragt gegen das interphalangeale Gelenk in den Winkel, den die beiden Phalangen mit einander bilden, hinein. Auf feinen Schnitten von diesem Stadium und bei starker Vergrößerung erscheint das künftige Sesambein aus straffem Bindegewebe mit verworrenem Faserverlauf gebildet.

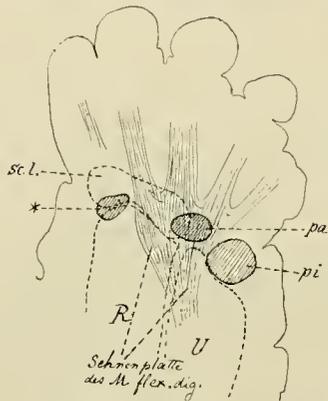


Fig. 5. Schematische Darstellung der Lage von Pisiforme, Palmar- und radialem accessorischem Knorpel in Stadium 50. Die 3 Knorpel schraffiert; sonstige Skeletteile in punktiertem Umriss. Vergr. 9:1.

Structur und Lagerung der eben beschriebenen Gebilde erinnern an die von mir beschriebenen<sup>1)</sup> Bindegewebsverdickungen am metacarpo-phalangealen Gelenk von *Alligator*.

Der Palmarknochen erscheint in Stadium 49 als knorpelige Einlagerung in der fächerartigen Sehnenplatte des *Flexor digitorum communis* und bleibt in allen von mir untersuchten Jugendstadien knorpelig. Er ist von Anfang an ein einheitliches Gebilde. Die Abbildungen Fig. 3A, B, C und das combinirte Bild Fig 5 werden die Verhältnisse des radialen Sesambeins sowie des Palmarknorpels veranschaulichen.

Der Palmarknochen erscheint in Stadium 49 als knorpelige Einlagerung in der fächerartigen Sehnenplatte des *Flexor digitorum communis* und bleibt in allen von mir untersuchten Jugendstadien knorpelig. Er ist von Anfang an ein einheitliches Gebilde. Die Abbildungen Fig. 3A, B, C und das combinirte Bild Fig 5 werden die Verhältnisse des radialen Sesambeins sowie des Palmarknorpels veranschaulichen.

## Tarsus.

Auch für das Fuss skelet kann die von OWEN a. a. O.<sup>2)</sup> gelieferte Darstellung als maassgebend gelten. Ausser den typischen Knochen des Menschenfusses findet sich ein tibialer Randknochen zwischen Naviculare und Talus gelagert. Der dem Talus aufsitzende, den Sporn schützende Knochen war, wie auch der Sporn selbst, an den mir vorliegenden hinteren Extremitäten von Erwachsenen nicht vorhanden; sie

1) EMERY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fuss skelets der Marsupialier. Dieses Reisewerk, Bd. II, p. 388.

2) Comparative anatomy and physiology of Vertebrates, Vol. II, p. 327.

scheinen deswegen Weibchen angehört zu haben. Ganz eigenthümlich für *Echidna* sind Form und Stellung der Tuberositas calcanei, welche plantar- und distalwärts gerichtet ist.

Wie gewöhnlich bei den Säugethieren entsteht das Skelet in den hinteren Extremitäten etwas später als in den vorderen. Die Anlagen einzelner Skeletstücke sind erst in Stadium 45 sichtbar; wegen der sehr ungünstigen Schnittrichtung der mir fertig gelieferten Serie konnte ich mir von der Zahl und Anordnung

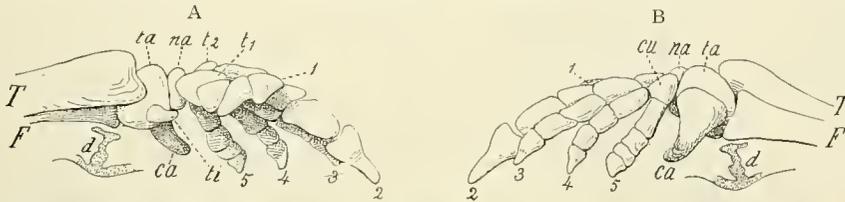


Fig. 6 A, B. Fuss skelet von *Echidna* in Stadium 47 aus einer Schnittserie graphisch konstruirt, links tibiale, rechts fibulare Ansicht. T Tibia, F Fibula, ta Talus, ca Calcaneum, na Naviculare, ti Tibiale, cu Cuboid, t<sub>1</sub>, t<sub>2</sub> Tarsale 1 und 2, 1—5 Finger, d Anlage der Spornrinne. Vergr. 27 : 1.

der in diesem Stadium angelegten Stücke keine klare Vorstellung bilden. Da nach OWEN<sup>1)</sup> bei *Ornithorhynchus* das Cuboid durch 2 getrennte Tarsalia vertreten sein soll, was allerdings LECHE<sup>2)</sup> bestreitet, hegte ich die Hoffnung, bei *Echidna* für die beiden Elemente getrennte Anlagen zu finden, wie ich sie bei manchen Marsupialiern auch wirklich gefunden hatte. Wie dem wirklich sei, muss unentschieden bleiben. In Stadium 46 sind alle Tarsusstücke (mit Ausnahme des Spornknochens) in definitiver Zahl knorpelig angelegt, dabei also auch der tibiale Randknochen. Die Tuberositas calcanei erscheint zuerst mehr plantar gerichtet und wendet sich später mehr distal. Dass der so merkwürdig gerichtete Fortsatz wirklich dem Fersenhöcker entspricht, beweist seine bereits in Stadium 47 (wohl auch früher) nachweisbare Beziehung zur Achillessehne.

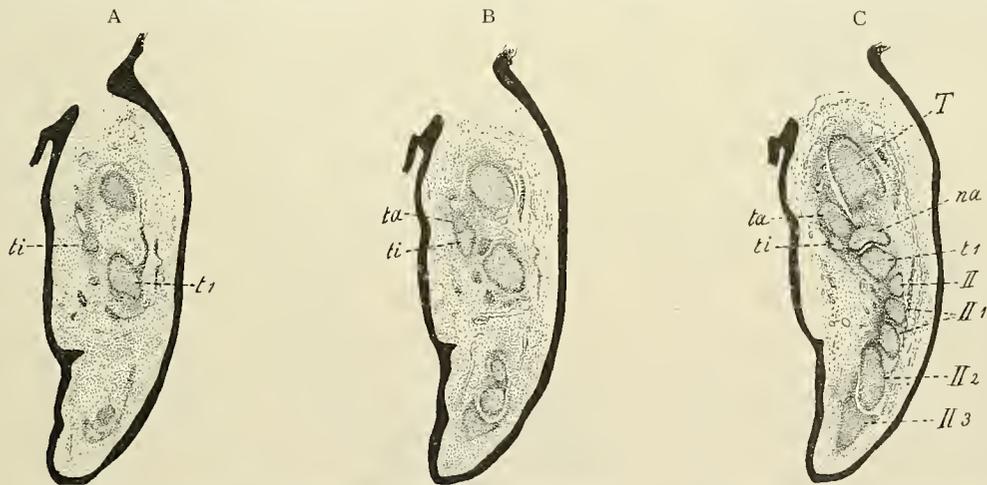


Fig. 7 A—C. Drei Schnitte durch den Fuss von *Echidna* in Stadium 47, in tibio-fibularer Folge. II Metatarsale 2, II<sub>1</sub>, II<sub>2</sub>, II<sub>3</sub> Phalangen der 2. Zehe. Vergr. 27 : 1.

Vom Spornknochen fand ich in keinem der mir zugänglichen Stadien eine erkennbare Anlage, obgleich der hornige Sporn in den ausgebildeteren Jungen bereits in Bildung begriffen war. Wie das Handskelet, blieb auch das Fuss skelet in allen mir zugänglichen Jugendstadien, die Spitze der letzten Phalanx ausgenommen, knorpelig.

1) Comparative anatomy and physiology of Vertebrates, Vol. II, p. 327.

2) l. c.

### Sporn und Sporn drüse.

Die Untersuchungen über Entwicklung des Fuss skelets von *Echidna* boten mir Gelegenheit, Beobachtungen über die Anlage und Ausbildung des Spornes und der in ihm ausmündenden Drüse anzustellen.

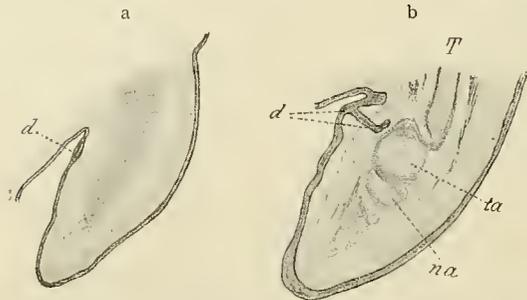


Fig. 8a, b. Längsschnitt durch die hintere Extremität von *Echidna*. a Stadium 45. b Stadium 46. d Anlage der Sporn drüse. Sonstige Zeichen wie oben. Vergr. 27 : 1.

Die erste Anlage der Sporn drüse erscheint in Stadium 45 auf dem Querschnitt des ganzen Embryos als Epithelverdickung, nicht weit vom Grund der Falte, welche die hintere Gliedmaasse vom Rumpf trennt (Fig. 8a). In jenem Stadium entspricht die freie Gliedmaasse dem Fuss und einem Stück des Unterschenkels. Die proximaleren Abschnitte liegen noch im Rumpfe.

Die Epidermis lässt in jenem Stadium an indifferenten Stellen zwei Lagen von Kernen sehen; jene Kerne sind kurz-oval. An der verdickten Stelle, welche die Drüsenanlage bildet, und in deren Nähe sind die Kerne viel länger, besonders die der tiefen Schicht, welche gegen die Basalgrenze der Epidermis eine steile oder sogar senkrechte Lage einnehmen; die Kerne der oberflächlichen Schicht sind an derselben Anlage unregelmässig und zum Theil über einander gelagert (Fig. 9).



Fig. 9. Schnitt durch die Drüsenanlage in Stadium 45, stärker vergrössert. Vergr. 300 : 1.

In Stadium 46 (Fig. 8b) bildet die epitheliale Drüsenanlage einen Zapfen, der in das Mesoderm bis in die Nähe des Talus eindringt, um dort in proximaler Richtung umzubiegen. In den folgenden Stadien wächst der aufsteigende Fortsatz immer weiter, um die Drüse zu bilden. An der Biegungsstelle erscheint die Anlage unregelmässig verdickt und bildet höckerige Vorsprünge als Anlage der blasenartigen Erweiterung des Drüsenganges.



Fig. 10. Drei Schnitte durch die Anlage des Spornes und den Drüsengang in Stadium 50. Vergr. 27 : 1.

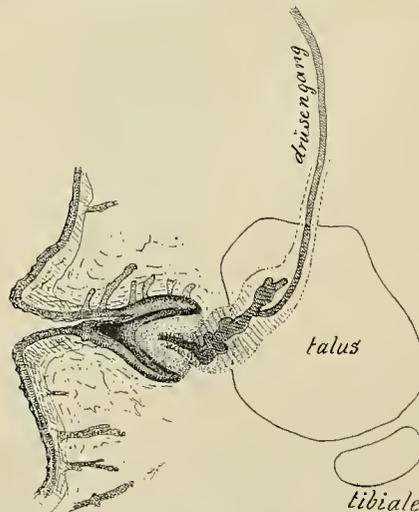


Fig. 11. Anlage des Spornes und Drüsenganges in Stadium 52. Der Sporn und die Epidermis sind nach einem dicken Schnitt gezeichnet. Der Drüsengang und die Skeletstücke aus der Schnittserie konstruiert. Vergr. 15 : 1.

Die Anlage des Spornes finde ich in Stadium 49 und 50 als schiefe in die Haut hineinwuchernden Epithelfalte um eine grosse Papille, welche das Mündungsstück des Drüsenganges umfasst (Fig. 10). Aus dem Epidermisfalz, welcher indessen tiefer eingedrungen ist und sich einigermaassen follikelartig abgeschlossen hat, entsteht um die Papille später der Sporn, etwa wie ein Haar auf der Haar papille im Grunde

des Haarfollikels. Wie das Haar, muss der entstehende Sporn durch solide und verhornende Epidermis-masse seinen Weg brechen. Von der Wand der Sporneinstülpung gehen auch gewöhnliche Haaranlagen aus, wie auf Fig. 11, welche dem Stadium 52 entspricht, zu sehen ist. Mit diesem Stadium bricht mein Material ab, und ich kann die Geschichte des Spornes, sowie seiner Drüse nicht weiter verfolgen.

Der Gedanke liegt nah, der Sporn sei nichts anderes als ein aussergewöhnlich ausgebildetes Stachelhaar. Ich will aber diesen Gedanken nur als Möglichkeit aussprechen und mag nicht behaupten, dass er richtig sei.

---

## Allgemeines und Vergleichendes.

In den vorangehenden Seiten habe ich mich hauptsächlich mit der Darstellung der thatsächlichen Befunde an *Echidna* befasst. Es mögen hier einige allgemeine Betrachtungen ihren Platz finden.

---

Die ganze gedrungene Gestalt der Hand und ihres Skelets, die gewaltige Ausbildung der Endphalanx im Gegensatz zu den kurzen Basalgliedern der Finger stehen offenbar in Beziehung zum Grabgeschäft, welches für das Thier zum Nahrungserwerb von höchstem Belang ist. Dazu dienen auch die enorm ausgebildeten und merkwürdiger Weise des Nagelwalles entbehrenden Krallen<sup>1)</sup>.

---

Bereits oben habe ich die drei Elemente, aus welchen das Scapholunatum zusammengesetzt ist, mit dem Lunatum (Intermedium) und den zwei Stücken, welche das Scaphoid des Menschen bilden, verglichen. Letztere Stücke werden nach der geläufigen Anschauung, welcher auch ich mich bis jetzt angeschlossen habe, als Radiale und Centrale betrachtet. Ob dieses richtig sei, muss weiter geprüft werden.

Dafür muss zunächst das radiale Sesambein von *Echidna* in Betracht kommen. Jener Knochen entspricht in Bezug auf Lage, sowie auf Verhältnisse zur Gelenkkapsel und zum Radius vollkommen dem bei *Didelphys* vorkommenden proximalen Sesambein am radio-carpalen Gelenk. Gerade wie bei diesem Thier wird jenes Stück sehr spät angelegt und tritt nicht mit Muskelsehnen, sondern nur mit Gelenkbändern in Verbindung.

In meiner Arbeit über Marsupialier<sup>2)</sup> hatte ich, da ich die Gleichwerthigkeit des ähnlich gelagerten Gebildes der Monotremen aus den Beschreibungen nicht erkannte, jenen Knochen als eine Eigenschaft von *Didelphys* betrachtet und deswegen für ein für die Gattung eigentümliches und morphologisch unbedeutendes Gebilde gehalten.

Da *Didelphys*, wie ich in jener Arbeit gezeigt habe, in Bezug auf das Extremitätenskelet unter den Marsupialiern besonders primitive Verhältnisse darbietet, gewinnt das Vorkommen des gleichen Skeletstückes bei *Echidna* (sowie bei *Ornithorhynchus*) ein hohes Interesse. Es lässt sich fragen, ob jenes radiale Sesambein nicht doch ein primäres Element des Chiridiiums sei, welches in der Hand der meisten Säugethiere

---

1) BOAS, Zur Morphologie der Wirbelthierkrallen, in: Morph. Jahrbuch, Bd. XXI, 1894, p. 299, erwähnt das Fehlen des Nagelwalles, welcher sonst bei allen anderen Säugethieren vorhanden ist, hält aber diesen Zustand nicht für einen primitiven.

2) EMERY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Hand und Fuss skelets der Marsupialier. Dieses Reisewerk, Bd. II, p. 371 f.

gar nicht mehr erscheine oder vielleicht in Continuität mit dem Scaphoid oder mit dem Radius verknorpelt. Es lässt sich dann weiter fragen, ob nicht in anderen Klassen ein homologes Stück vorkomme.

THILENIUS<sup>1)</sup> hat diesen Knochen von *Echidna* nur aus OWEN's Beschreibung gekannt und betrachtet ihn als ein Radiale externum. Seine Stellung entspricht aber durchaus nicht dem Radiale externum (Praepollex), welchen PFITZNER seiner centralen Reihe zuschreibt. Der überzählige Knochen von *Echidna* (und von *Didelphys*) würde, wenn man PFITZNER's Schema folgen will, zur antebrachialen Reihe gehören; er dürfte demnach eher dem beim Menschen als anomal getrennt vorkommenden radialen Abschnitt des Scaphoids (Naviculare radiale PFITZNER) ähnlich erscheinen. Einen weiteren Beweis, dass der überzählige Knochen von *Echidna* kein Praepollex sein kann, ergibt die Vergleichung mit *Didelphys*, welches Thier nebst dem gleichen Knochen, noch einen echten Praepollex besitzt.

Es lässt sich indessen bezweifeln, ob das Naviculare bipartitum beim Menschen durch getrennte Knorpelanlagen der zwei Stücke entstehe, oder ob es nicht eher der Verknöcherung aus zwei getrennten Centren in einem einheitlichen Knorpel seine Bildung verdanke. Derart muss ich die von THILENIUS<sup>2)</sup> erwähnte Beobachtung von RAMBAUD und RENAULT auffassen. Eine doppelte Anlage des knorpeligen Naviculare wurde bis jetzt in keinem Säugethier beobachtet. In PFITZNER's Abbildung des menschlichen Carpus<sup>3)</sup> scheinen Naviculare radiale und Naviculare ulnare durch Naht und nicht durch Gelenkspalte von einander geschieden zu sein. Demnach ist es schon fraglich, ob das Naviculare bipartitum nicht eine echte individuelle Verknöcherungsanomalie sei, welche dann mit normalen Befunden bei anderen Thieren nicht verglichen werden könnte und deswegen keinen morphologischen Werth besässe. Ich halte es für wahrscheinlicher, dass der Hand des Menschen und der meisten Säugethiere kein Homologon des radialen Sesambeins von *Echidna* zukomme.

Bei Schildkröten ist sowohl im embryonalen Zustand, wie im erwachsenen Thier von ROSENBERG<sup>4)</sup> und BAUR<sup>5)</sup> in der proximalen Reihe des Carpus ein radiales Randstück gefunden worden; ein gleich gelagertes Element fand ich in Eidechsen-Embryonen. Von letzterem vermuthete ich damals<sup>6)</sup>, es sei ein in Folge von Verkürzung des Carpus verlagertes Praepollex. Will man aber annehmen, dass dieser rudimentäre Bestandtheil der Reptilienhand dem proximal-radialen Sesambein von *Echidna* und *Didelphys* homolog sei, so ist jene Vermutung nicht haltbar.

Uebrigens hatte ich jene Anschauung bereits aufgegeben und in Folge der Vergleichung mit *Archegosaurus* und *Eryops*<sup>7)</sup> das Randstück der Schildkröten dem Radiale der genannten Stegocephalen und der Urodelen gleichgestellt, indem ich mit BAUR annahm, dass das gewöhnlich als Radiale bezeichnete Stück der Chelonier einem proximalen Element der Centraliengruppe entspreche, welches ich als Paracentrale bezeichnete. Ich verglich ferner die Hand von *Eryops* mit dem Fuss eines sehr jungen *Didelphys*; aber den Carpus der Säugethiere liess ich unerwähnt.

Ich glaube jetzt weiter gehen und die Hand von *Echidna* und *Didelphys* mit deren Fuss genauer vergleichen zu können.

1) THILENIUS, Untersuchungen über die morphologische Bedeutung accessorischer Elemente am menschlichen Carpus (und Tarsus), in: Morph. Arbeiten SCHWALBE, Bd. V, p. 504.

2) l. c. p. 475.

3) Bemerkungen zum Aufbau des menschlichen Carpus, in: Verh. Anat. Ges. 7 Vers., p. 188, 1893.

4) ROSENBERG, Ueber einige Entwicklungsstadien der *Emys lutaria*, in: Morph. Jahrb., Bd. XVIII, 1891, p. 1—34.

5) BAUR, Neue Beiträge zur Morphologie des Carpus der Säugethiere, in: Anat. Anzeiger, Bd. IV, 1889, p. 49—52. Der Carpus der Schildkröten, ibid. Bd. VII, 1892, p. 206—211.

6) EMERY, Studi sulla morfologia dei membri degli Anuri etc., in: Ricerche Lab. Anat. norm. Roma etc., Vol. IV, 1894, p. 14.

7) EMERY, Die fossilen Reste von *Archegosaurus* und *Eryops* und ihre Bedeutung für die Morphologie des Gliedmassenskelets, in: Anat. Anzeiger, Bd. XIV, 1897, p. 207.

Dafür muss zunächst die Bedeutung der Randknochen am Fuss von *Echidna* festgestellt werden. Mir scheint der am tibialen Rand zwischen Talus und Naviculare gelagerte Knochen zweifellos dem Randknochen der Ratte und anderer Nager, sowie der gesonderten Anlage der Tuberositas navicularis von *Phascolarctus* und anderen Thieren zu entsprechen. Es ist also laut der von mir wiederholt ausgesprochenen Meinung das Tibiale.

Merkwürdiger Weise betrachtet aber LECHE den Spornknochen als Tibiale<sup>1)</sup>. Ich vermag mir nicht vorzustellen, worauf diese Anschauung begründet sei. Jedenfalls spricht dagegen die sehr späte Entstehung des Knochens; ich fand nicht die geringste Spur einer entsprechenden knorpeligen Anlage, obschon ich an Schnitten das recht weit vorgeschrittene Stadium 52 untersuchte, in welchem der Sporn bereits eine Hornspitze gebildet hat. Ich vermute darum, dass der Spornknochen ein Hautknochen ist und aus Bindegewebe verknöchert.

Vergleicht man auf Fig. 2 d, e Händ- und Fuss skelet von *Echidna* mit einander, so ist die Aehnlichkeit der Randknochen an beiden Extremitäten sehr auffallend. Sie scheint mir zu genügen, um deren Gleichwerthigkeit sehr wahrscheinlich zu machen, wenn man sie auch doch nicht für bewiesen halten will.

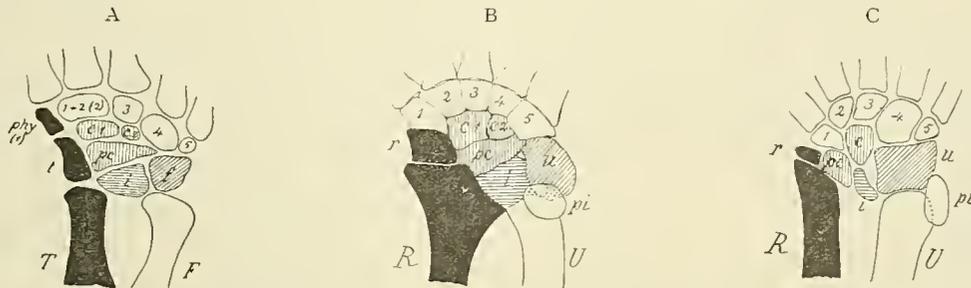


Fig. 12. Schemata zur Vergleichung des Extremitätenskelets von Amphibien und Reptilien: A hintere Extremität von *Cryptobranchus* mit 3 Centralia nach BAUR; B vordere Extremität von *Eryops*, restaurirt; C vordere Extremität eines Embryos von *Lacerta muralis*. Die Bestandtheile des Propodiums schwarz, die des Metapodiums und die Mesohypactinalia nicht schattirt, Mesopodium (die Hypactinalia ausgenommen) gestrichelt, und zwar das Mesobasale (Ulnare, Fibulare) schräg, das Mesobasipodium (Intermedium) wagerecht, die Centralia senkrecht. R Radius, U Ulna, T Tibia, F Fibula, r Radiale, t Tibiale, i Intermedium, pc Paracentrale, c, c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub> Centralia, u Ulnare, f Fibulare, pi Pisiforme, phy Proshypactinale (Praehallux, resp. Praepollex).

Dieselbe Vergleichung kann nun weiter zwischen Hand und Fuss von *Didelphys* angestellt werden, sowie zwischen Hand und Fuss des Menschen und anderer Säugethiere. Bei *Didelphys* sind Praepollex und Praehallux vorhanden, welche *Echidna* fehlen, dagegen ist der Randknochen am Fuss nicht mehr frei, sondern mit dem Naviculare verschmolzen; beim Menschen ist an der Hand keine sichere Spur des Randknochens nachgewiesen, und ein Praepollex ist sehr selten gefunden worden, während am Fuss die Tuberositas navicularis manchmal im Embryo als getrennte Anlage auftritt.

Die hier folgenden Abbildungen, in welchen die nach der eben dargelegten Anschauung homologen Gebilde in gleicher Weise schattirt sind, werden die Vergleichung erleichtern und die ausgesprochenen Begriffe veranschaulichen. Von diesen Bildern sind einige meiner Abhandlung von 1897 entnommen, und die Schattirung ist in allen wie in jener Arbeit gehalten. Figg. 12 A, B, C geben die Verhältnisse der Urodelen-, *Eryops*- und Reptilien-Extremität kund. Die darauf folgenden

1) LECHE in BRONN, Klassen und Ordnungen, Mammalia, p. 610.

Figg. 13, 14, 15, beziehen sich auf die Säugethiere: von den drei gewählten Formen, *Echidna*, *Didelphys* und Mensch sind in etwas schematischer Form Hand- und Fuss skelet neben einander gestellt.

Aus der Vergleichung ergibt sich, wenn man die hier vorgeschlagenen Homologien annimmt, dass die Hand der meisten Säugethiere kein eigentliches Radiale enthält, und dass das Stück, welches geläufig

als solches angesehen wird, einem Glied der centralen Gruppe oder vielleicht mehreren zusammengeschmolzenen Gliedern dieser Gruppe entspricht. Eine ähnliche Anschauung äusserte bereits BAUR<sup>1)</sup>, mit dem Unterschied, dass er den Praepollexknochen als Radiale deutete, was ich nicht für richtig halte. Aber damals herrschte in Bezug auf Praepollex, Praehallux und sonstige radial-tibiale Randstücke grosse Verwirrung. Ich muss gestehen, dass ich mich nicht ohne Zögern dazu entschliesse, diese theoretische Auffassung des Handskelets niederzuschreiben und zu behaupten; sie scheint mir aber eine nothwendige Folge der wohl begründeten Auffassung des Fuss skelets zu sein, zu welcher ich schon früher gekommen war<sup>2)</sup>.

Der neuen Auffassung entsprechend, muss das Schema des Handskelets der Säugethiere, welches ich auf p. 391 meiner Marsupialierarbeit gab, verändert werden, indem ein Theil des als Probasale bezeichneten Stückes oder das ganze Stück, als der Centrale-Gruppe gehörig, anders schattirt werden soll.

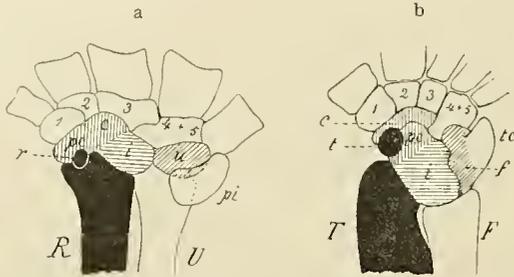


Fig. 13. a Hand-, b Fuss skelet der jungen *Echidna*, schematisch. Die Hand ist nach Stadium 46 entworfen, das Radiale darin nach Stadium 50 hineingezeichnet. Der Fuss nach Stadium 49. Schattirung wie auf Fig. 12. Bezeichnungen ebenso, *te* Tuberositas calcanei.

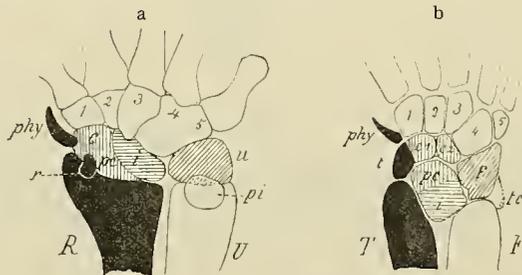


Fig. 14. *Didelphys*, a Hand eines grösseren Beuteljungen, b Fuss eines kleinen mit 5 distalen Tarsalia und 2 Centralia. Schattirung und Bezeichnungen wie oben.

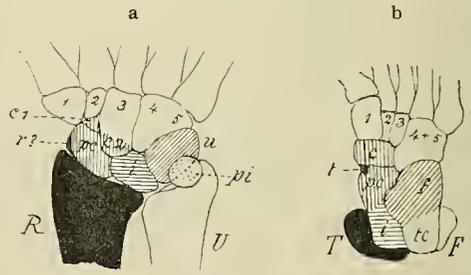


Fig. 15. *Homo*, etwa 3-monatlicher Embryo. a Hand, b Fuss mit getrennter Knorpelanlage der Tuberositas navicularis. Schattirung und Bezeichnungen wie oben.

Ueber den Palmarknochen würde ich keine Worte verschwenden, wenn nicht THILENIUS denselben als Element des Carpus aufgeführt und auf Grund der Abbildung und Beschreibung OWEN's, welcher zwei solche Knochen erwähnt, seiner carpo-metacarpalen Reihe zugeschrieben hätte. Deswegen vergleicht er jene Knochen mit den beim Menschen als überzählige Stücke beobachteten Carpo-metacarpale 6 und 7. Von einer solchen Homologie kann nicht die Rede sein, und ich bin überzeugt, dass THILENIUS dieselbe nicht eronnen hätte, wenn ihm damals die *Echidna*-Hand aus eigener Anschauung bekannt gewesen wäre.

1) l. c.

2) Ich habe das Handskelet der anuren Amphibien hier absichtlich nicht in Betracht genommen. Die in dieser Gruppe waltenden Verhältnisse sind sehr eigenthümliche und bilden ein sehr abweichendes Derivat primitiver Zustände.

Der oder die Palmarknochen von *Echidna* sind überhaupt keine Elemente des Carpus, denn sie entstehen ganz getrennt vom übrigen Handskelet, mitten im faserigen Bindegewebe, aus welchem die Sehnenplatte des *M. flexor digitorum communis* besteht, eingebettet.

Die Sesambeine am Gelenk zwischen 2. und 3. Phalanx der *Echidna*-Hand sind viel interessanter. In den von mir untersuchten Stadien von jungen Thieren fand ich dieselben aus derbem faserigen Bindegewebe gebildet, ohne die geringste Einlagerung an Knorpelzellen. In Erwachsenen sind sie verknöchert und enthalten kleine, unregelmässige Markhöhlen. Zwischenstadien sind mir unbekannt.

In Bezug auf ihre Entstehung und Lage sind diese Gebilde Verdickungen der Gelenkkapsel und dürfen mit den von mir beobachteten ähnlichen Verdickungen der Gelenkkapsel an den Fingern des jungen *Alligator* verglichen werden. Ob dieselben bei letzterem Thier später verknöchern, ist mir unbekannt.

Auf das Vorkommen einer ähnlichen Bildung bei *Didelphys* wurde ich durch eine Abbildung von BOAS<sup>1)</sup> aufmerksam, welche einen Längsschnitt durch die Endglieder eines Fingers von einem 70 mm langen Beuteljungen darstellt. Ob das Gebilde sonst irgendwo beschrieben sei, weiss ich nicht. An einer Schnittserie durch die Hand eines 75 mm langen Beuteljungen von *D. aurita* finde ich an der volaren Fläche des Gelenkes zwischen vorletzter und letzter Phalanx aller Finger eine fibröse Verdickung der Gelenkkapsel, welche auf dem Längsschnitt ganz dieselbe Gestalt und dasselbe Verhältniss zu den Knochengliedern darbietet wie die fibröse Anlage des Sesambeines bei der jungen *Echidna*. An jedem Finger finde ich aber bei *Didelphys*, in die fibröse Masse eingebettet, ein Paar rundlicher Knorpelinseln. Ich will gleich bemerken, dass an den 4 ulnaren Fingern das Gelenk zwischen 1. und 2. Phalanx weder fibröse noch knorpelige Verdickungen der Kapsel darbietet. Ganz dieselben Verhältnisse wie die Hand lässt der Fuss von demselben *Didelphys* erkennen.

Ich habe an meinen Schnittserien von anderen Marsupialiern, namentlich *Phascolarctus* und *Phalangista*, nach entsprechenden Gebilden gesucht, aber nur schwache Verdickung der Gelenkkapsel gefunden und keine Knorpelbildung.

Ich glaube, annehmen zu dürfen, dass die Sesambeine an den Fingern von *Echidna* (welche auch bei *Ornithorhynchus* und zwar an allen Gelenken der Finger vorkommen sollen), die eben beschriebenen Gebilde von *Didelphys* und die metacarpo-phalangealen Sesambeine der Marsupialier und Placentaler einander gleichwerthig sind und phyletisch zusammenhängen. Nur befinden sie sich auf verschiedenen Stadien ihrer Stammesgeschichte. *Echidna* bewahrt den primitiven Zustand der rein bindegewebigen Structur, welcher wahrscheinlich von ähnlichen Zuständen der Reptilien- oder Stegocephalen-Ahnen entstammt. Am distalen Finger- und Zehengelenk von *Didelphys* erscheinen in der fibrösen Masse die gepaarten Knorpelinseln. Am metacarpo-phalangealen Gelenk desselben Thieres, sowie der übrigen Marsupialier und der Placentaler tritt die Knorpelbildung in den Vordergrund und beginnt schon sehr frühe, schon bevor die Gelenkhöhlen ausgebildet sind.

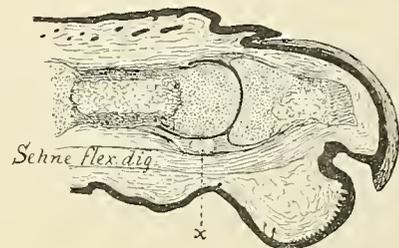


Fig. 16. *Didelphys aurita*, Beuteljunge von 70 mm; Längsschnitt durch den Daumen. x Knorpelkern in der Kapsel des interphalangealen Gelenkes. Vergr. 27 : 1.

1) l. c. Taf. 10, Fig. 3.

Da bei *Echidna* keine Spur von knorpeligen metacarpo-(tarso-)phalangealen Sesambeinen erkannt werden kann, und in den Sesambeinen des distalen interphalangealen Gelenkes kein Knorpelgewebe gebildet wird, glaube ich daraus den Schluss ziehen zu dürfen, dass derartige Knorpelgebilde dem typischen Hand- und Fuss skelet der Monotremen fremd sind. Sie kommen dagegen typisch im Skelet der Marsupialier und Placentulier vor. Dadurch wird das Alter dieser Sesambeine als knorpelig vorgebildeter Skeletstücke bestimmbar. Sie sind im gemeinsamen Stamm der Marsupialier und Placentulier entstanden und auf diese beiden Aeste vererbt worden. Bei den gemeinsamen Ahnen der Monotremen und der übrigen Säugethiere waren sie noch nicht vorhanden, sondern durch fibröse Gebilde vertreten und in solchem primitiven Zustand von den Monotremen bewahrt.

Ob ich das Richtige getroffen, mag die Untersuchung der *Ornithorhynchus*-Entwicklung lehren.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1897-1901

Band/Volume: [6\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Emery Carlo

Artikel/Article: [Hand- und Fuss skelet von Echidna hystrix. 663-676](#)