

Der Carpus der Paarhufer.

Eine morphogenetische Studie.

Von

Dr. G. Baur.

(Vorläufige Mittheilung.)

W. KOWALEVSKY hat in seiner bedeutenden Abhandlung: »Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Hufthiere« unsere Kenntniss über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Formen zu einander in erheblicher Weise gefördert. KOWALEVSKY hat beinahe ausschließlich an fossilem Material gearbeitet; die Hauptfaktoren, welche ihn bei der Klassifikation leiteten, waren Gebiss und Extremitäten. Es soll nun hier der Versuch gemacht werden, jene Verwandtschaftsbeziehungen, welche KOWALEVSKY auf phylogenetischem Wege konstatierte, auch ontogenetisch mit Hilfe der Morphogenie des Skelettsystems, speciell der des Carpus, nachzuweisen. Die Morphogenie des Gebisses wurde vorerst außer Betracht gelassen, wird jedoch in einer späteren Arbeit zur Sprache kommen. Der Gedanke, welcher diese Abhandlung hervorgehen ließ, ist derselbe, welchem ich in meiner Arbeit, über den Tarsus der Vögel und Dinosaurier folgte, der Gedanke, dass alle Formen mit reducirtem Extremitätenskelet aus Formen mit nicht reducirtem (pentadactylen) hervorgegangen sind, dass also bei Embryonen jener Formen noch Anklänge, ja vielleicht deutliche Spuren ihrer Urformen vorhanden sein müssen.

Die Arbeit wird, wenn abgeschlossen, in zwei Theile zerfallen. Im ersten Theil werden die embryologischen Resultate besprochen werden, im zweiten Theil werde ich dieselben mit den paläontologi-

sehen, d. h. vergleichend-osteologischen Befunden überhaupt in Zusammenhang zu bringen suchen.

An diesem Orte werde ich nur kurz die embryologischen Befunde mittheilen.

1) Morphogenie des Carpus der Schweine.

Das Material bestand aus einer ziemlich vollständigen Serie von Embryonen vom Hauschwein. AL. ROSENBERG hat bereits die Entwicklung der Extremitäten des Schweines in seiner werthvollen Arbeit: »Über die Entwicklung des Extremitäten-Skelettes« Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII. 1873, gegeben, er giebt jedoch eigentlich nur Mittheilungen über die Zahl der Skeletstücke, welche angelegt werden, ohne auf die Lagebeziehungen derselben zu einander näher einzugehen. In der distalen Carpusreihe findet er als Normalzahl 4 Skeletstücke: $Carp_1$, $Carp_2$, $Carp_3$, $Carp_{4+5}$. Den Nachweis eines $Metac._1$ hält er nicht für unmöglich; und in der That lässt sich dieses Skeletstück nachweisen. Bei einem Embryo von 18 mm Länge, bei welchem die Extremitätenknorpel eben in Entwicklung begriffen sind, sind die einzelnen Carpalstücke schon mehr oder weniger differenzirt. Auf einem Schnitte sind $Metac._3$, $Metac._2$, $Carp._2$, $Carp._1$ und Radiale getroffen. Zwischen $Carp._1$ und Radiale findet man nun gegen die Oberfläche zu gelegen und dort eine deutliche Falte hervorrufend, die Anlage eines Skeletstückes, welches wohl nur als $Metac._1$ gedeutet werden kann. Dieses Stück ist aber auch nur gerade in diesem Stadium angedeutet, bei einem etwas größeren Embryo ist es und die von ihm verursachte Falte verschwunden. Man kann nicht einmal behaupten, dass dieses Stück knorpelig angelegt wäre. Wirklicher Knorpel ist nicht vorhanden, sondern nur ein dunkler tingirtes Gewebe, welches immer eine Vorstufe des eigentlichen Knorpels ist und als »Vorknorpel« bezeichnet wird. Nichtsdestoweniger müssen wir diese Gewebsmasse einem wahren Skeletstück homolog setzen. Es muss eben schon vor sehr geraumer Zeit geschwunden sein, so dass nur noch ganz verwischte Andeutungen seiner wirklichen Existenz vorhanden blieben.

Bei der Untersuchung älterer Stadien finden wir ein höchst wichtiges Verhalten. Bei einem Embryo von 20 mm Länge bemerken wir Folgendes:

$Carp._2$ giebt nur einen Stützpunkt für $Metac._2$ ab, $Carp._3$ giebt

außer dem Stützpunkt für Metac.₃ auch noch einen kleinen solchen für Metac.₂ ab.

Betrachten wir diese Lagebeziehungen am Carpus des erwachsenen Schweines. Hier sind die Verhältnisse umgekehrt, Metac.₃ hat sich proximal verbreitert, stützt sich auf Carp.₃ und den größeren Theil von Carp.₂, Metac.₂ ist ohne jede Berührung mit Carp.₂ und ist von Metac.₃ so zur Seite gedrängt, dass es nur noch eine kleine Stütze an Carp.₂ findet.

Bekanntlich hat KOWALEVSKY diesen Befund phylogenetisch aus seinem paläontologischen Material konstatiren können, hier können wir denselben Befund Schritt für Schritt ontogenetisch mit Hilfe der Morphogenie nachweisen. Bei den jüngsten Embryonen vom Schwein finden wir Formen des Carpus wie bei Choerotherium, bei älteren Formen, wie bei Palaeochoerus, zuletzt wird ganz schrittweise die Form des Carpus des erwachsenen Schweines erreicht.

2) Morphogenie des Carpus der Cervidae.

Hier war das Material spärlich. Es lag ein Embryo von Cervus vor, welcher entweder von Cervus elaphus oder Cervus dama stammen musste, was sich übrigens gleich bleibt, da der Carpus der beiden Arten ziemlich identisch ist. Der Embryo maß circa 90 mm. Die Untersuchung ergab: Carp.₁ ist gut und isolirt entwickelt, Carp.₂ und Carp.₃ sind schon verschmolzen. Metac.₂ und Metac.₅ sind in ihrer vollkommenen Länge, wenn auch, namentlich in der Mitte, im Schwund begriffen, vorhanden. Metac.₃ und ₄ beginnen zu verschmelzen. Carp.₁ ist schon von ROSENBERG nachgewiesen worden, er fand es bei Alces und Cervus dama regelmäßig vor.

Vom Reh standen mir drei Embryonen verschiedener Größe zur Verfügung. Der erste Embryo ergab sich für die Untersuchung als zu jung, da in den Extremitätenstummeln noch kein Knorpel deutlich differenzirt war. Der zweite Embryo von etwa 30 mm Länge ergab Verhältnisse, welche sehr auffallen mussten.

Carp.₂, Carp.₃, Carp.₁₊₅ sind vollkommen isolirt entwickelt, von einem Carp.₁ war keine Spur vorhanden. Metac.₃ und Metac.₄ waren vollkommen getrennt und verhältnismäßig kurz und stark entwickelt; Met.₂ und Met.₅, welche ziemlich mächtig entwickelt sind, sind proximal unvollständig. Der dritte Embryo, der schon ziemlich weit vorgeschritten war, circa 150 mm Länge, zeigte im Allgemeinen die Verhältnisse des erwachsenen Thieres.

ROSENBERG lässt es unentschieden, ob dem Reh ein Carp.₁ zukomme. BROOKE bildet vom erwachsenen Reh ein kleines rundes Carp.₁ ab (Proc. Zool. Soc. 1878 Pl. LV). Ich konnte bei den von mir untersuchten Skeletten ein Carp.₁ nicht entdecken, es ist mir auch undenkbar, wie ein solches plötzlich wieder auftreten sollte, da bei dem Embryo von circa 30 mm Länge keine Spur desselben vorhanden ist. Vielleicht ist es aber bei noch jüngeren Embryonen nachweisbar.

Um die Frage zu entscheiden, wie sich das Carp.₁ bei anderen Hirscharten verhält, habe ich die mir zugängliche Litteratur nach Daten hierüber durchsucht. Außer den Angaben von ROSENBERG, den von jenem citirten Stellen und den Angaben von BROOKE finde ich noch eine Abbildung von MILNE EDWARDS (Note sur l'Elaphurus Davidianus espèce nouvelle de la famille des cerfs. Nouv. Arch. du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Tome II. 1866. Bulletin pag. 27—39.) Auf T. 2 Bulletin Pl. V bildet MILNE EDWARDS einen Knochen ab, welchen er mit Metatarsien bezeichnet, welcher aber jedenfalls Metac._{2, 3, 4, 5} vorstellt. Metac.₃ und ₄ sind verwachsen, Metac.₅ legt sich an Metac.₄ an und artikulirt mit demselben, Met.₂ verhält sich wie Metac.₂ beim Edelhirsch. Sehr wahrscheinlich ist hier ein Carp.₁ vorhanden. Sonstige Angaben konnte ich nicht entdecken. Beim Durchsuchen der Münchner vergleichend-anatomischen Sammlung konnte ich das Carp.₁ bei folgenden Hirscharten nachweisen.

Megaceros hibernicus (euryceros),

Alces Machlis,

Cervus elaphus,

Cervus dama,

Pudua humilis,

Cariacus virginianus.

Bei allen diesen Formen ist es wohl entwickelt und immer isolirt, während Carp.₂ und ₃ stets verwachsen sind. Bei Cervus Taranus konnte ich ein Carp.₁ eben so wenig wie beim Reh nachweisen.

Wenn wir nun nochmals die embryologischen Befunde ins Auge fassen, so bekommen wir zwei verschiedene Stammformen für die Hirsche, welche sich wahrscheinlich schon sehr lange isolirt haben müssen.

1) Eine Form mit Carp.₁, vier vollständig entwickelten getrennten Metacarpalien; die seitlichen viel schlanker wie die mittleren.

2) Eine Form ohne Carp.₁. mit zwei mittleren isolirten Metacarpalien und zwei seitlichen, proximal unvollständigen.

Betrachten wir zuerst die eine Form. Wir haben Carp. ₁, Carp. ₂, Carp. ₃, Carp. ₄₊₅ isolirt; ferner 4 isolirte wohlentwickelte Metacarpalien. Vielleicht lässt sich bei sehr jungen Embryonen ein Metac. ₁ noch nachweisen. Fassen wir diese Form als eine Stammform der jetzigen Hirsche auf, und sie ist sicher vorhanden, wofür die Angaben MARSH's in: »Introduction and Succession of Vertebrate Life in America« sprechen!

Durch Reduktion kann sich nun diese ursprüngliche Form verschieden gestalten:

1) Die seitlichen Metacarpalien können in der Mitte schlanker werden. *Cosoryx*, MARSH? Ob *Cosoryx* hierher zu stellen ist, oder seinen Platz unter den Ahnen der zweiten Form, der des Rehes zu suchen hat, ist nicht sicher, da mir unbekannt ist, ob *Cosoryx* ein Carp. ₁ besitzt. *Dremotherium*?

2) Die Mitte kann ganz atrophiren. *Cervus dama*. *Geleucus*?

3) Nur der proximale Theil der seitlichen Metatarsalien bleibt erhalten, der distale atrophirt, die Phalangen bleiben. *Cervus elaphus*, *Xiphodon*?

4) Die proximalen Theile bleiben, die distalen atrophiren mit den Phalangen. *Cervulus* (BROOKE); wenn sicher nachgewiesen ist, dass ein Carp. ₁ vorhanden.

5) Die proximalen Theile der seitlichen Metacarpalien verschwinden. *Alees Maehlis*. *Pudua humilis*. *Cariacus virginianus*.

6) Die seitlichen Metacarpalien schwinden vollkommen. Formen unbekannt.

Gehen wir nun zu den Stammeltern des Rehes über, so finden wir hier Carp. ₂, Carp. ₃, Carp. ₄₊₅ isolirt, kein Carp. ₁. Die seitlichen Metacarpalien proximal unvollkommen; alle Metacarpalien deutlich isolirt. Es fragt sich nun darum, hat sich diese Form von der ersten mit erhaltenem Carp. ₁ abgespalten oder lief sie schon ohne Carp. ₁ neben jener Form her. Die Paläontologie und Morphogenie des Skelettes müssen hierüber noch Aufschluss geben. Ich bin geneigt mich der letzteren Ansicht mehr anzuschließen und halte es nicht für unmöglich, dass wir in moschusartigen Thieren, *Dremotherium*, oder tragulusartigen Thieren die Stammformen zu finden hätten. Leider fehlen genaue paläontologische Angaben über Vorhandensein von Carp. ₁, über proximales oder distales oder vollständiges Vorhandensein der seitlichen Metacarpalien beinahe vollkommen. Ferner müssen morphogenetische Untersuchungen an Embryonen von verschiedenen Hirscharten, namentlich den Telemetacarpen, BROOKE,

an Embryonen von Cervulus, Moschus und den Traguliden volle Klarheit über diesen Punkt bringen. Leider gehören derartige Embryonen zu den Seltenheiten.

3) Morphogenie des Carpus des Schafes.

Das Material war ein vollständiges. ROSENBERG hat schon ausführlich über die Entwicklung der Extremitäten des Schafes berichtet und ich kann seine sämtlichen Befunde bestätigen. Nur möchte ich noch Einiges über die gegenseitigen Lagebeziehungen der Skeletteile mittheilen. Ein Carp._1 ist, wie schon ROSENBERG behauptet, auch bei den jüngsten Embryonen nicht nachweisbar. Dagegen sind Carp._2 und $_3$ stets getrennt und verwachsen erst ziemlich spät mit einander. Metac._2 und $_5$ sind vollkommen entwickelt.

Bei einem Embryo von 18 mm Länge sind Metac._3 und $_4$ vollständig von einander getrennt, sehr stark und kräftig entwickelt. Carp._2 ist ohne jede Artikulation mit Metac._3 , Carp._2 artikuliert mit Metac._2 . Metac._2 und Metac._5 sind verhältnismäßig stark entwickelt.

Bei einem Embryo von 20 mm Länge haben sich Metac._3 und $_4$ etwas gestreckt. Eben so sind Metac._2 und $_5$ etwas schlanker geworden, alle vier sind jedoch noch getrennt von einander. Carp._2 hat sich mehr entwickelt, ist näher an Carp._3 herangetreten. Metac._3 hat sich proximal verbreitert, so dass Carp._2 schon zum Theil über dasselbe zu liegen kommt.

Bei einem Embryo von 24 mm ist dieser Process noch weiter vorwärts geschritten. Die Metacarpalien sind noch schlanker geworden, Carp._2 ist noch näher an Carp._3 herangerückt, und liegt nun schon zur Hälfte über dem proximalen Theil von Metac._3 .

Bei Embryonen von 26 mm Länge beginnt schon die Verschmelzung von Carp._2 und Carp._3 und zu gleicher Zeit kommt Carp._2 immer mehr über Metac._3 zu liegen. Die Metacarpalien strecken sich nun immer mehr und die mittleren zeigen schon das Bestreben zu verschmelzen. Die seitlichen Metacarpalien sind zu griffelförmigen Knorpelstäben geworden, Carp._2 und Carp._3 sind verschmolzen. Carp._2 liegt beinahe vollkommen über Metac._3 und liefert nur noch eine sehr kleine Artikulationsfläche für Metac._2 .

Bei einem Embryo von 75 mm sind Carp._2 und Carp._3 vollkommen verschmolzen und artikuliren nun allein mit Metac._3 .

Bei noch älteren Stadien beginnen dann die seitlichen Metacarpalien distal zu atrophiren. Bei vielen Skeletten erwachsener Schafe finden sich noch minimale Rudimente derselben.

4) Morphogenie des Carpus vom Rinde.

Das Material war ein ziemlich unvollständiges. Der jüngste Embryo von etwa 16 mm war für Skeletentwicklung zu jung. Der nächst folgende maß 31 mm. Jedenfalls wäre es von Werth. Embryonen, welche in der Größe zwischen beiden stehen, noch zu untersuchen. ROSENBERG giebt an, dass sich das Rind in der Entwicklung der Extremitäten gerade so verhalte, wie das Schaf. Diesem kann ich nicht vollkommen beistimmen. Beim Rinde werden allerdings nicht mehr Skeletstücke angelegt, wie beim Schafe, aber in der gegenseitigen Stellung der einzelnen Theile sind einige, wenn auch scheinbar nur geringe Unterschiede vorhanden. Dies bezieht sich namentlich auf die Stellung des Carp.₂ zu Carp.₃ und Metac.₃. Bei Embryonen von 31 mm Länge sieht man, dass das Carp.₂ eine viel selbständigere Stellung sich bewahrt, wie dies beim Schaf der Fall ist. Es kommt eigentlich nie zu einer direkten Artikulation zwischen Carp.₂ und Metac.₃ wie beim Schafe, da Carp.₃ immer einen Fortsatz zwischen Carp.₂ und Metac.₃ sendet, und so eine direkte Artikulation des Carp.₂ mit Metac.₃ verhindert. Carp.₂ verschmilzt auch mit Carp.₃, ohne dass es einen eigentlichen Antheil für die Artikulation mit Metac.₃ abgiebt.

In welchen genetischen Beziehungen Schafe und Rinder zu einander und beide zusammen wieder zu den Stammformen der Hirsche stehen, ist aus diesen Untersuchungen nicht zu ermitteln. Erstens müsste die Morphogenie des Skeletsystems der übrigen Pecoriden aufgeschlossen und dann müssten die reichen amerikanischen paläontologischen Funde, auf die Extremitäten hin, einer tief eingehenden Untersuchung unterworfen werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Baur Georg

Artikel/Article: [Der Carpus der Paarhufer. Eine morphogenetische Studie. 597-603](#)