RECEIVED
NOV 28 1898

Die Gliedmaſsen der Robben.

Von

Dr. Ludwig Reh.

Hierzu Tafel I.

Seitdem uns Darwin das Verständnis für die mannigfaltigen Formen, die uns in der organischen Welt entgegentreten, ermöglicht hat, bildet die Untersuchung der Anpassungserscheinungen wohl den interessantesten Teil der bionomischen [1]) Morphologie. Bei den Pflanzen, wo die betreffenden Verhältnisse mehr ins Auge fallen und leichter zu beobachten sind, waren und sind sie noch Gegenstand eifriger Forschung. Infolgedessen hat auch dieser Teil der Botanik große Fortschritte zu verzeichnen. Anders bei den Tieren. Hier entziehen sich gerade die bionomischen Beziehungen mehr der direkten Beobachtung und sind um so schwieriger festzustellen, je höher wir in der Tierreihe emporsteigen, d. h. je verschiedenartiger und verwickelter sich die Lebensbedingungen gestalten. So sind von der großen Masse der speziell angepaßten Säugetierformen, von den laufenden, springenden, schleichenden, kletternden, grabenden, fliegenden, schwimmenden eigentlich nur die letzteren auf ihre Anpassungserscheinungen hin genauer untersucht worden und von ihnen eingehender nur die Wale, die daher auch durch die Arbeiten von Lebocq, Ryder, Weber und Kükenthal unserem Verständnisse näher gerückt

1) Um Mißverständnissen vorzubeugen, wähle ich statt des verschieden verstandenen Wortes „Biologie“ bezw. „biologisch“ das von Häckel vorgeschlagene „Bionomie“ bezw. „bionomisch“, das dann also etwa bedeuten würde die Lehre von den Lebensverhältnissen der Tiere in Bezug auf die sie umgebende organische und anorganische Außenwelt.

sind. Wenn auch die genannten Autoren in betreff der Phylogenie der Wale noch nicht in allen Punkten übereinstimmen, so scheint es doch kaum noch einem Zweifel zu unterliegen, daß wir sie zu betrachten haben als die Nachkommen von Landsäugetieren und nicht, wie Leboucq will, als direkt abzuleiten von den ältesten, im Wasser lebenden Vorfahren der Säugetiere.

Das Verständnis für so einseitig angepaßte Formen wird natürlich in hohem Grade gefördert durch die Kenntnis der Übergangsformen, der amphibisch lebenden Säuger. Unter diesen bieten wieder gerade die Robben eine Menge eigentümlicher Verhältnisse dar; und so sind bei den Untersuchungen über die Herkunft der Wale vorwiegend sie in den Kreis der Betrachtungen gezogen worden. Durch die vielen Arbeiten, die in den letzten Jahrzehnten über sie veröffentlicht wurden, ist ihre Organisation uns ziemlich bekannt. Dennoch bieten sich der näheren Forschung noch manche zweifelhafte Punkte. Einer der in den letzten Jahren am meisten besprochenen ist die Auffassung ihrer Gliedmaßen, bezw. der lappenartigen Fortsätze, die sich an sie ansetzen. Einen Beitrag zu liefern zur Kenntnis und zum Verständnisse dieser Organe, soll der Zweck vorliegender Arbeit sein.

II. Umwandlung der Gliedmafsen der amphibisch lebenden Säuger.

Die Umwandlungen, welche die Gliedmaßen von Tieren, die vom Leben auf dem Lande zu dem im Wasser übergehen, erfahren, sind in ihren Grundzügen schon öfters untersucht und festgestellt worden. Dennoch dürfte es sich empfehlen, kurz auf sie einzugehen und sie zu vergleichen mit den Verhältnissen, die uns bei den eigentlichen Landtieren entgegentreten [1]).

Bei letzteren wirken die Gliedmaßen pendelartig, durch ihre Schwingungen den Körper vorwärts schiebend. Je länger daher ihre Radien, d. h. ihre frei beweglichen Teile, um so leichter und fördernder wird die Bewegung sein. Wir finden infolgedessen das Streben, einerseits die freien Gliedmaßen, soweit es die übrigen

---

1) Nach Fertigstellung des Manuskripts kam mir ein Aufsatz von Werner: „Zoologische Miscellen" (Biol. Centralbl. Nr. 9 u. 10, 1892) in die Hände, in dem ich zu meiner Freude mit den meinigen sehr übereinstimmende Ausführungen über denselben Gegenstand fand.

Körperverhältnisse erlauben, zu verlängern, andererseits den in den Körper eingeschlossenen Teil soweit zu verkürzen, als es die hier ansetzenden oder entspringenden Muskeln gestatten.

Von Vorteil ist natürlich auch eine möglichst gleichmäßige Verteilung des Körpergewichtes auf beide Gliedmaßen oder, was dasselbe ist, ihre möglichst gleichmäßige Ausbildung. Dann erfordert es diese Art der Bewegung, daß die Gelenke möglichst vereinfacht und zugleich möglichst fest werden, Spielraum für die hier zusammenstoßenden Knochen nur in einer, meist der longitudinalen Richtung gestattend. Die Folge ist Verminderung der Carpal- und Tarsalgelenke, die ihren höchsten Grad bei den Huftieren erreicht, und Ausbildung der übrigen zu Winkel- oder Charniergelenken mit transversaler Achse. Hand in Hand mit der Vergrößerung der Laufgeschwindigkeit geht weiterhin die Verkleinerung der den Erdboden berührenden Fläche. Erreicht wird sie durch Verminderung der Zahl und Erheben auf die äußerste Spitze der Zehen. Die schlechtesten Läufer sind die Sohlengänger mit der normalen Zahl von Zehen, schon bessere die Zehengänger mit meist verminderter Anzahl, die besten schließlich die Huftiere, besonders die Ein- und Zweihufer.

Bei den schwimmenden Säugern muß die Umbildung der Gliedmaßen im allgemeinen gerade den umgekehrten Weg einschlagen. Hier müssen sie wirken als einarmige Hebel: den festen Punkt bildet das distale Ende, die bewegende Kraft: der Muskelzug und den zu bewegenden Gegenstand, die Last: der Körper, der in dem, starken Widerstand leistenden Wasser vorwärts geschoben werden soll. Es ist klar, daß infolgedessen die Gliedmaßen verkürzt werden müssen. Je länger sie sind, um so weiter vom Körper entfernt muß entweder die Ansatzstelle der Muskeln sein oder um so stärker und massiger müssen letztere werden. Ersteres würde die Schwimmfähigkeit außerordentlich beeinträchtigen, letzteres das spezifische Gewicht des Körpers bedeutend vermehren. Natürlich muß und darf die Verkürzung der Gliedmaßen nur deren Achse treffen. In der That zeigt sie sich am auffallendsten an Femur und Humerus, die meist vollständig im Leibe stecken, wodurch noch ihre Muskelmassen an eine für die Fortbewegung minder hinderliche Stelle übergeführt werden. Die Verkürzung von Vorderarm und -bein darf nicht so sehr bedeutend sein, da hier ja alle die Muskeln entspringen, die Hand und Fuß bewegen, also gerade bei schwimmenden Tieren so sehr in Betracht kommen. Immerhin ist auch sie noch sehr beträcht-

lich und bei manchen Wassersäugern sind diese Skeletteile ebenfalls ganz oder doch teilweise im Körper eingeschlossen.

Die distalen Ausbreitungen der Gliedmaßen, Hand und Fuß, müssen dagegen eine beschränkte Vergrößerung erfahren und zugleich eine rückläufige Umwandlung nach der Flosse der Fische hin. Die Vergrößerung muß sich natürlich ebensowohl auf die Länge als auf die Breite erstrecken. Erstere, die Verlängerung, wird erreicht durch Verlängerung der einzelnen Glieder, speziell der Phalangen, durch ihre Vermehrung und, nach der Ansicht der meisten Autoren, durch knorpelige Anhänge an Fingern und Zehen bei manchen Robben. Die Verbreiterung wird herbeigeführt durch Abplattung der Phalangen, durch größere Spreizbarkeit der Finger und Zehen oder, bei den Walen, durch Vermehrung dieser und durch Ausbildung von Schwimmhäuten.

Je ausschließlicher sich Tiere im Wasser aufhalten, um so mehr verlieren ihre Gliedmaßen die Bedeutung von Stützorganen, denn nun trägt sie ja das Wasser selbst. Die Folge davon ist, daß die Gelenke des Gliedmaßenstammes minder fest und straff werden. Ebenso erfordert die neue Thätigkeit der Gliedmaßen als Ruder- und Steuerorgane eine außerordentliche Beweglichkeit dieser Gelenke. In der That finden wir ihre Form sich sehr derjenigen der Kugelgelenke nähern: Sattelgelenke sind schon außerordentlich häufig. Zugleich sehen wir, zur Ermöglichung mannigfaltiger Bewegungen, auch die Carpal- und Tarsalgelenke wieder sehr zusammengesetzt und verwickelt werden, während sich die Gelenke der Phalangen sehr vereinfacht, spaltförmig, gestalten, da Hand und Fuß als Schaufel wirken, mithin wohl elastisch, aber nicht biegsam sein dürfen.

Nach dem Prinzipe des Schwimmens der Fische müssen wir erwarten, daß sich gerade die Hinterbeine ihrer neuen Thätigkeit am meisten anpassen und daß sie aus ihrer seitlichen Stellung mehr in eine endständige übergehen. Die Vorderbeine setzen durch ihren Gebrauch als Greiforgane den Umwandlungen zur Flosse natürlich größeren Widerstand entgegen.

Sehen wir nun, wie sich zu diesen theoretischen Erwägungen die thatsächlichen Befunde bei den Wassersäugern verhalten, wobei wir jedoch die hierher gehörigen Hufthiere unberücksichtigt lassen wollen, da sie ganz besondere Anpassungserscheinungen darbieten.

Am leichtesten festzustellen und vielleicht auch am interessantesten ist die Ausbildung der Schwimmhaut, deren Haupttypen

schon kurz von Kükenthal (28) zusammengestellt worden sind. Dennoch glaube ich auf sie näher eingehen zu dürfen.

Ein gänzliches Fehlen der Schwimmhaut konnte ich bei im Wasser lebenden Säugetieren nur bei Scalops, Arvicola amphibius und Crossopus feststellen. Bei letzterer treten an ihre Stelle Schwimmborsten, die den Raum zwischen den Zehen ausfüllen. Das Fehlen auch dieser bei den beiden ersteren dürfte wohl zu erklären sein durch ihre gleichzeitig grabende Lebensweise. — An beiden Gliedmaßenpaaren ziemlich gleichmäßig ausgebildet finden sich Schwimmhäute bei den Säugern, die sich sehr wenig im Wasser aufhalten, wie bei Cynogale, Ursus maritimus und, ein sehr interessantes Vorkommen, dem Neufundländer Hunde. Bei der großen Mehrzahl der amphibisch lebenden Säuger, bei denen also, deren Aufenthaltsort fast ebensoviel das Wasser als das Land ist, tragen nur die hinteren Gliedmaßen Schwimmhäute, wie bei Castor, Hydromys, Fiber, bei dem noch Schwimmborsten dazu kommen, Myopotamus und Chironectes.

Bei den Säugetieren endlich, deren Leben sich größtenteils im Wasser abspielt, und vor allem bei denen, die als Raubtiere ihre Nahrung auch vorwiegend im Wasser aufsuchen müssen, sind Schwimmhäute an beiden Gliedmaßenpaaren wohl entwickelt, aber die der hinteren weit stärker. So bei Myogale, das ebenfalls noch Schwimmborsten besitzt, bei Hydrochoerus, Putorius lutreola und seinem amerikanischen Verwandten P. vison, Lutra, Enhydra und endlich den Robben.

Wie der Natur aber überall verschiedene Mittel und Wege zu Gebote stehen, den gleichen Zweck zu erreichen, so müssen wir auch hier erwarten, Abweichungen von der eben aufgestellten Reihenfolge vorzufinden. So sehen wir bei Ornithorhynchus gerade an den vorderen Gliedmaßen die entwickelteren Schwimmhäute und die größere Umbildung. Und bei den Walen und Sirenen sind überhaupt nur diese noch vorhanden, während die hinteren bis auf zwei lose im Fleische steckende Beckenknochen völlig verschwunden sind. Eine Erklärung für so abweichende Befunde mag darin zu suchen sein, daß hier der Schwanz, wenn auch in verschiedenem Grade, beim Schwimmen die Stelle der hinteren Gliedmaßen vertritt.

Wie wir sahen, ist schon bei einem großen Teile der eben angeführten Tiere ein Unterschied in der Ausbildung der beiden Gliedmaßenpaare vorhanden und zwar zu Gunsten der hinteren, der Hand in Hand geht mit der Ausbildung der Schwimmhaut.

Gleichen Schritt damit hält auch die Vergrößerung von Hand und Fuß durch Verlängerung und Verbreiterung.

Auch die Verkürzung der Gliedmaßen insgesamt ist überall deutlich zu beobachten, mit Ausnahme der des Neufundländer Hundes und des Eisbären. Bei beiden ist dies nicht auffallend.

Weniger oft dürfen wir erwarten, einen außergewöhnlich großen Teil der Gliedmaßen im Körper eingeschlossen zu finden. Für alle Tiere, die noch mehr oder weniger auf das Land angewiesen sind, müßte dies außerordentlich ungünstig sein. Wir dürfen danach also nur bei den Tieren suchen, bei denen das Wasser das hauptsächlichste Lebenselement bildet, bezw. ihnen die Nahrung liefert. Außer bei den Robben ist dies in höherem Maße nur bei der Seeotter der Fall und bei ihr zeigen denn auch besonders die Hintergliedmaßen eine außerordentliche Annäherung an die jener.

Dasselbe gilt für die vorwiegend den Robben zukommende Schlaffheit und Beweglichkeit der Gelenke der Gliedmaßenachse, die für alle sich noch wesentlich auf dem Lande bewegenden Tiere eine Unmöglichkeit wäre. Dagegen sind die Gelenke der Gliedmaßenspreite bei den Robben schon fast rein spaltförmig und bei den Sirenen und Walen sind überhaupt keine Gelenke mehr in Funktion.

Was nun schließlich die Wanderung der Hintergliedmaßen nach dem hinteren Körperende zu anlangt, so ist sie aus leicht einzusehenden Gründen so schwierig festzustellen, daß wir nicht hoffen dürfen, sie überall leicht wahrnehmen zu können. Dennoch glaube ich sie bei Lutra, Hydromys, Fiber schon mehr oder weniger deutlich vorzufinden. Völlig ausgesprochen ist sie schon bei Enhydra und Ornithorhynchus; ihren höchsten Grad erreicht sie bei den Robben, speziell den eigentlichen Seehunden.

III. Die Endlappen an den Gliedmafsen der Robben.

Oben sind schon kurz die eigentümlichen Anhänge erwähnt, die wir bei Robben an den Enden der Finger und Zehen vorfinden, und die durch Verlängerung dieser, nach der Ansicht der meisten Autoren, dazu dienen sollen, auch die Schwimmhaut zu verlängern. Sie wären also zu betrachten als Anpassungen an das Wasserleben.

Auf Grund dieser Annahme hat sich über ihre morphologische und phylogenetische Bedeutung eine lebhafte Diskussion von allgemeinerem Interesse entsponnen, die auch mich veranlaßte, näher

auf diese Organe, die ich der Kürze wegen mit dem indifferenten Namen „Endlappen“ bezeichnen möchte, einzugehen und sie zum Gegenstande einer eigenen Untersuchung zu machen.

Hervorgerufen ward die Streitfrage durch eine fast gleichzeitig von J. A. Ryder und M. Weber aufgestellte Hypothese. Beide suchen die Hyperphalangie der Wale zu erklären durch segmentale Verknöcherung der, wie angenommen wird, knorpeligen Achsen der Endlappen der Otariiden.

Zuerst wurde diese Theorie veröffentlicht von J. A. Ryder in einem Aufsatze: „On the genesis of the extra terminal phalanges in the Cetacea“ (15). Ryder sucht sie durch folgende Gründe zu stützen: „That the digits of the Cetacea develop as part of the continuous blastema of the embryonic appendicular skeleton as in other vertebrated animals, there can be no doubt. That the joints and segments of their limbs also become gradually defined in serial order from the shoulder and hip girdles outward, also admits no doubt. In like manner there can be no doubt of the fact that the cartilaginous extensions of the ungual phalanges of pinnipeds are a part of the original blastema from which the ossified portions of the skeleton of the limbs of these animals have developed.“

Daß die beiden ersten Behauptungen richtig sind, unterliegt keinem Zweifel. Daß aber die letzte Behauptung nicht richtig ist, wenigstens nicht in dem Sinne Ryders, glaube ich später nachweisen zu können.

Großen Wert legt Ryder dann auf die Thatsache, die er feststellen zu können glaubt, daß nämlich die distalen Phalangen später verknöchern als die drei proximalen, die zusammen mit dem Carpus verknöchern sollen. An sich schon sehr unwahrscheinlich, wurde diese Behauptung durch Kükenthal (27) auf das bestimmteste zurückgewiesen, nach dessen Beobachtungen die Phalangen einfach nacheinander, in der Reihenfolge vom Metacarpale zur Endphalanx verknöchern, ohne irgend welche Unterbrechung. Dasselbe ergaben die Untersuchungen Leboucqs (21). Damit fällt auch die weitere Behauptung Ryders, „that the extra terminal phalangeal segments of the Cetacea have been added to the digits of the manus since the three proximal ones have been formed, which are normally characteristic of the digits of other mammals“.

Ryder fährt dann fort: „In some of the existing seals these cartilaginous prolongations of the ungual phalanges are long

enough in the pes to afford the basis for three new and additional segments to each digit, as long as the three normally developed in each toe.“ .

Ich glaube nicht, daß diese Thatsache irgendwie von Belang ist, ebensowenig wie die folgende: „The proof that the extra terminal segments of the digits of the cetacean manus have been added distally, is the fact that the structure of the carpus is not, in any essential feature, different in structure from that of other mammals as far as the presence of elements normally formed is concerned.“

Auch folgende Überlegung scheint mir keinen genügenden Beweis zu liefern: „The second fact of importance is the circumstance that when a limb is in its primitive cartilaginous condition it always developed its segments from its axial end towards its peripheral end in serial order. The basis for the extra terminal segments was first developed through the influence of functional adaptation, as cartilaginous bars or extensions of the primitive cartilage of the ungual elements of the digits in response to the demands made upon the limb in swimming. The segmentation of these terminal cartilaginous bars then followed through the influence of mechanical strains acting upon the cartilaginous terminal bars as these were alternately bent in opposite directions.“

Schließlich kommt Ryder dann zu dem Schlusse: „I am therefore constrained to believe that it has been through a seal-like ancestry with prolonged integuments to the manus, in which the nails were not terminal but dorsal, beyond which the ungual phalanges were extended as bars of cartilage, which gave rise, by transverse segmentation and subsequent ossification to extra terminal digital segments as found in existing Cetacea.“

Kurz nach Ryder veröffentlichte Weber die nämliche Hypothese in seinen „Studien über Säugetiere“ (17). Er stellte sie in Form einer Frage auf: „Ist die distalste Phalange, bei Globiocephalus z. B. die 13., homolog der Nagelphalanx der übrigen Säugetiere oder wenigstens teilweise homolog, indem sich einfach durch Querteilung, durch Entwickelung von zahlreicheren Knochenkernen in der knorpeligen Anlage der Finger die minder zahlreichen typischen Phalangen vermehrt haben? Oder aber ist an eine Fortentwickelung eines Zustandes zu denken, der bei den Otariiden angedeutet ist? Bei diesen finden wir nämlich, daß die Nagelphalangen über die Nägel hinaus cartilaginös verlängert sind, um Hautlappen zu tragen. Haben sich derartige Knorpel-

strahlen nun phalangenartig entwickelt und verlängert zu den langen Fingern der Cetaceen über die 3. Phalanx hinaus?"

Weber glaubt, daß man am einfachsten diese Frage beantworten könne dadurch, „daß man dem feineren Verhalten der Sehnen der Fingerstrecker und -beuger nachgeht und sieht, wo dieselben wirklich endigen". Weber geht dabei von der Annahme aus, daß die Endlappen der Robben und die überzähligen Phalangen der Wale homologe oder mindestens analoge Bildungen seien. Wie ich später nachzuweisen hoffe, haben sie jedoch nicht das Geringste miteinander zu thun. Außerdem sind die Insertionsstellen der Muskeln so wechselnd, daß ich nicht glaube, daß auf diese Weise ein nur einigermaßen entscheidendes Resultat erlangt würde. Weber kam dann später in einem Aufsatze (18) nochmals auf diese Hypothese zurück, ohne jedoch weitere Belege für sie zu bringen.

Sind alle Autoren über die Bedeutung der Endlappen, als Stützorgane zur Verlängerung der Schwimmhaut, einig, so sind dagegen die Ansichten über ihr Vorkommen, ihr feineres Verhalten etc. sehr verschieden. Von den vielen Ansichten will ich hier nur eine beschränkte Zahl anführen.

Die erste Erwähnung der Endlappen finde ich bei Cuvier (1), der von den Otariiden schreibt: „La membrane des pieds de derrière se prolongeant en une lanière au-delà de chaque doigt." von Baer (6) erwähnt nur kurz die beim Walrosse „über die Zehen hinlaufende Haut"; J. Murie (7 u. 8) spricht von „spatulate cartilages", „distal cartilages", „soft cartilaginous tip" beim Walrosse und den Ohrenrobben. Ryder (15) geht genauer auf sie ein: „In Histriophoca the terminal cartilaginous extensions of the last joints of the digits are quite rudimentary. In the walrus, the fur-seal and sea-lion the terminal cartilages of the digits are more developed, and articulate directly with the abruptly truncated ends of the ungual phalanges. The terminal cartilages of the digit apparently reach their greatest or strongest development in the walrus." Wieweit dies richtig ist, werden wir später sehen. Weber (17) stützt seine Hypothese auf die „Knorpelstrahlen, die sich bei Pinnipediern über die Nagelphalanx hinaus fortsetzen" oder darauf, „daß bei den Otariiden die Nagelphalangen über die Nägel hinaus cartilaginös verlängert sind". Camerano (12) nennt sie bei der Hand seines Otaria-Embryo nur „margine cartilagineo", am Fuße dagegen, ähnlich wie Murie, „cartilagini terminali". J. Allen (13) sagt ausdrücklich von den Phociden, sie seien

„without terminal cartilaginous flaps“, von den Walrossen und Otariiden jedoch, sie haben an der Hand „a broad cartilaginous border“ und am Fuße „long narrow cartilaginous flaps, united basally“. Brehm (2) bemerkt nur bei den Ohrenrobben: „Die Flosse verlängert sich lappenartig über die Zehen.“ Leboucq war der erste, der die eigentümlichen Organe histologisch genauer untersuchte. Das Ergebnis seiner Untersuchungen, die sich auf Embryonen von Phociden, Trichechus und Otaria, sowie auf ein Stück aus dem Endlappen einer erwachsenen Otaria erstreckten, faßt er in folgenden Sätzen zusammen (20): „Das sich bei Otaria und Trichechus über das letzte Fingerglied distalwärts ausstreckende Stück ist von dem typischen Fingerskelete vollständig verschieden. Es besteht einfach aus kondensiertem Bindegewebe, das sich von der Volarfläche der Basis der letzten Phalange abzweigt. Von Segmentation dieses Stabes war weder beim Fötus, noch beim Erwachsenen eine Spur vorhanden.“

Meine Untersuchungen [1]) ergaben nun, daß die eben angeführten Beobachtungen, mit Ausnahme derjenigen Leboucqs, fast in allen Punkten den Thatsachen nicht entsprechen.

So fand ich vor allem Endlappen bei allen Pinnipediern, bei den eigentlichen Seehunden, den Walrossen und den Ohrenrobben.

Bei den eigentlichen Seehunden sind sie am kleinsten. An den Vorderfüßen fehlen sie ganz; hier sind nur die gewöhnlichen Fingerballen vorhanden. An den Hinterfüßen sämtlicher Seehunde, die ich daraufhin untersucht habe, konnte ich sie dagegen auf das Bestimmteste nachweisen. Sie erscheinen im allgemeinen

---

1) An Material standen mir zur Verfügung: die Sammlungen der Universität Jena, die Museen zu Darmstadt und Frankfurt a/M. (Senckenberg'sche Anstalt), wofür ich den Herren Professor Dr. von Koch und Direktor Dr. Haacke zu Danke verpflichtet bin. Außerdem stellte mir Herr Professor Dr. Kükenthal einen Walroßembryo aus seiner Privatsammlung zur Verfügung, sowie mehrere Phozidenembryonen, die ihm von dem Museum zu Hamburg zur Bearbeitung überlassen waren. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle diesem meinem hochverehrten Herrn Lehrer meinen innigsten Dank abzustatten für die Erlaubnis, diese seltenen Embryonen zu meinen Untersuchungen benutzen zu dürfen. — Inzwischen ist es mir möglich gewesen, im Naturhistorischen Museum und im zoologischen Garten zu Hamburg weitere Untersuchungen anzustellen, die im wesentlichen meine früheren bestätigten.

als kurze, platte Fortsätze der Zehen, am stärksten entwickelt an den beiden seitlichen, wo sie öfters 3—4 cm lang werden, schwächer, aber immer noch deutlich an den 3 mittleren. (Bei den Embryonen erscheinen sie verhältnismäßig größer, wegen der Kleinheit der Krallen). Sie machen den Eindruck, als sei einfach die Fingerbeere plattgedrückt worden. Die Schwimmhaut ragt bis an ihre äußerste Spitze heran.

Beim Walrosse ist ihre Entwickelung eine ungleich bedeutendere. An Hand und Fuß sind sie wohl ausgebildet. Bei dem Embryo (Fig. 1), der meinen Untersuchungen zu Grunde lag, ist ihre Länge an beiden ungefähr gleich, nur an den seitlichen Zehen sind sie sehr viel größer. Im allgemeinen scheinen sie an den Vorderfüßen größer, wegen des Schwundes der Nägel. Sie nehmen hier ab vom 1. bis zum 5. Finger. Am Daumen ragt der Endlappen beim erwachsenen Tiere etwa 6—7 cm, am kleinen Finger etwa 3—4 cm über das distale Ende des Nagelrudimentes vor. Seine Breite am Daumen ist durchschnittlich 3,3 cm, an den übrigen Fingern etwa 2,1 cm. Die Dicke ist sehr gering, höchstens 0,3—0,4 cm. Die Schwimmhaut erstreckt sich ziemlich weit zwischen sie hinein, so daß der vordere Rand eine stark, etwa 1,5 cm tief, wellig gebuchtete Linie darstellt.

An den Hinterfüßen beträgt ihre Länge auf den Abbildungen Murie's (7) an der 1. und 5. Zehe 7,2 cm, an den 3 mittleren 3,3—3,9 cm, ihre Breite an jenen 3—3,6 cm, an diesen 1,5 cm. Über die Schwimmhaut ragen sie 1—3,5 cm weit hervor. An einem ausgewachsenen Exemplare, das ich im Senckenberg'schen Museum zu Frankfurt maß, betrugen dieselben Maße in derselben Reihenfolge: 9,5—10 cm, 2,6—3,5 cm, 5,6 cm, 1,8 cm, 3 cm, wobei zu bedenken ist, daß die Endlappen durch das Trocknen eingeschrumpft waren. — Die Dicke ist sehr gering, höchstens 0,3 cm. Die Einbuchtungen sind ziemlich tief, zugleich auch breit, da die Schwimmhaut nicht bis an die Spitze der Endlappen reicht. Eigentümlich ist ihre Gestalt. Ihre Ränder sind nämlich derart ausgeschnitten, daß beim seitlichen Zusammenschließen der Zehen die Endlappen sich eng aneinander legen, ohne sich gegenseitig zu decken.

Bei den Ohrenrobben endlich erreichen die Endlappen ihre höchste Ausbildung und zwar speziell bei Otaria jubata. Ich lasse deshalb nur die Maße für diese folgen, wie sie sich aus Murie's Monographie (8) ergeben. An der Hand beträgt die Länge des Endlappens des Daumens 19,5 cm, am kleinen

Finger nur 4,5 cm, die übrigen bilden die Übergänge. Die Schwimmhaut ragt fast bis an die äußerste Spitze heran, so daß der Vorderrand eine nur schwach gewellte Linie darstellt. Die Dicke ist äußerst gering, nach Murie „only a few lines“ und am vorderen Rande „she does not surpass 1—2 lines“.

Am Fuße ist die Länge der Endlappen von der 1. bis 5. Zehe 16,2, 13,5, 13, 12, 12,3 cm; die Breite der 1. 4,2, der 2. bis 4. 2,4, der 5. 2,7 cm. Die Schwimmhaut erreicht kaum die Hälfte der Länge; so wird sie von der 1. Zehe 9,6, von den übrigen 8,7—7,5 cm überragt. Dabei ist die Dicke der Endlappen wieder äußerst gering, eher noch schwächer als an der Hand.

Zur Feststellung der histologischen Verhältnisse habe ich untersucht:

1) an einem Embryo von Trichechus rosmarus von 12 cm Länge den 1., 2. und 5. Finger der rechten Hand, sowie die 1. Zehe des rechten Fußes auf Sagittalschnitten, den 3. und 4. Finger zusammen auf Horizontalschnitten;

2) an einem Embryo von Phoca groenlandica von 13 cm Länge (mit eingeschlagenen Hinterfüßen) 1. Finger und 1. Zehe der rechten Seite auf Sagittalschnitten;

3) an einem Embryo von 18 cm Länge, dessen Äußeres ganz dem einer Otaria entspricht, den ich jedoch aus Mangel an Vergleichsmaterial nicht genauer zu bestimmen vermochte, den rechten Daumen auf Sagittalschnitten.

I. Trichechus rosmarus (Fig. 2).

An den Schnitten der Finger zeigen sich die Gewebe deutlich differenziert. Die Phalangen sind in der Knorpelanlage vollkommen scharf abgegrenzt und überall von starkem Perichondrium umgeben, das jedoch nur da, wo die Verkalkung bereits begonnen hat oder zu beginnen im Begriffe ist, scharf vom Knorpel sich abgrenzt. An den übrigen Stellen läßt es lebhaft Knorpelzellen nach innen zu wuchern. Nach außen zu setzt es sich vom übrigen Bindegewebe durch einen Spalt oder eine Lage sehr lockeren Gewebes scharf ab. Nur an der Endphalanx geht das hier sehr verdickte Perichondrium unmerkbar in das übrige Gewebe über. An den Stellen, wo die Verknöcherung bereits begonnen hat, läßt es die von Baur (30) unterschiedenen drei Schichten deutlich erkennen: eine äußere Periostschicht (Faserschicht des Periostes), eine innere Periostschicht (Perichondrium) und eine von letzterer auf den Knorpel aufgelagerte Periostschicht. Wenn hier die

Phalangen zugleich etwas gebogen sind, legt sich das Perichondrium in starke Falten. Die Verknöcherung oder die Verkalkung haben bereits begonnen. An den Metacarpalien ist der Diaphysencylinder schon ziemlich entwickelt; an Metac. II, III, IV treten bereits Gefäßwucherungen im Centrum auf.

Die 1. Phalangen zeigen deutlich den Knochencylinder, im Innern jedoch nur Verkalkung. Am Daumen ist der Prozeß am weitesten vorgeschritten; am 5. Finger beginnt eben erst die Bildung des Cylinders.

An den 2. Phalangen ist vom Cylinder noch keine Spur vorhanden; an der des 2. Fingers dagegen Knorpel und Perichondrium in der Mitte bereits scharf getrennt.

Die Endphalangen sind noch fast rein knorpelig. Nur die Spitze ist mit einer Knochenhaube bedeckt und nur in diesem Teile bieten die Knorpelzellen das charakteristische Bild der beginnenden Verkalkung.

Die Achse der Phalangen bildet einen flachen, nach unten konkaven Bogen. Aus ihr weicht die distale Hälfte der Endphalanx stark heraus.

Der Nagel sitzt auf einer dorsalen Papille; demgemäß muß sich auch der Ungualteil der Endphalanx nach oben umbiegen. Hierdurch wird letztere mehr oder weniger scharf in 2 Teile geschieden. Der proximale, basale Teil stellt einen großen würfelförmigen Körper dar, der den übrigen Phalangen an Massigkeit nichts nachgiebt, sie eher noch übertrifft. Aus der Mitte der distalen oberen Kante heraus erhebt sich schief nach vorn-oben der distale Teil, an Masse etwa 4mal kleiner, von rundlichem Querschnitte, mit etwas verdünntem Halse und etwas verdicktem Kapitulum. Der Winkel zwischen beiden Teilen, nach vorn zu, beträgt beim Daumen etwa 55° und nimmt nach dem 5. Finger zu bis auf 17° ab. Bei letzterem ist daher auch die Abgrenzung beider Teile nicht so scharf.

Das Bindegewebe ist im allgemeinen fibrillär, ohne besondere Abweichungen, mit Ausnahme des Endlappens. Hier ist es außerordentlich verdichtet und zwar in Form eines Keiles, dessen Basis auf dem proximalen Teile der Endphalanx, auf deren distaler Fläche, ruht, unmittelbar aus dem hier sehr verdickten Perichondrium hervorgehend. Seine Spitze ist zugleich die des Endlappens, seine Achse die der Phalangen. In ihm verlaufen die Fibrillen so dicht, daß an manchen Stellen fast der Eindruck einer Sehne entsteht, in rein ventro-dorsaler Richtung, in der auch meist die

Kerne langgestreckt sind. Dorsal geht er unmerklich in das lockere Unterhautbindegewebe über, das sich nur direkt unter der Haut wieder etwas verdichtet mit horizontal gestellten Kernen, während dazwischen die Kerne runde Gestalt annehmen. Ventral wird der Keil begrenzt von dem letzten Ausläufer des ventralen Muskels. Es ist dies ein ziemlich starker Flexor, der größtenteils in dem Perichondrium der Basis der Endphalange inseriert. Einige sehnige Abzweigungen gehen von hier aus direkt schief nach vorn-oben in den Keil hinein und lösen sich darin auf. Eine noch recht starke sehnige Fortsetzung erstreckt sich bis in die Spitze des Endlappens, eben die ventrale Grenze des Keiles bildend. Von dieser Fortsetzung zweigen sich fortwährend sehnige Fasern in den Keil ab, bis sich dann der letzte Rest in der Spitze des Endlappens, in dem hier besonders dichten Bindegewebe, verliert.

Dorsal von den Phalangen verläuft ein Extensor, der fast ganz in dem dorsalen Perichondrium der Endphalange inseriert und nur 2 ziemlich schwache Ausläufer um ihren Hals herum nach vorn in den Keil des Endlappens hineinschickt.

Gefäße verlaufen überall, am häufigsten im Unterhautbindegewebe, aber auch im dichtesten Keile, wenn auch hier meist von sehr geringem Durchmesser. Auf den Sagittalschnitten überwiegen im allgemeinem die Querschnitte, besonders im distalen Teile der Finger; Längsschnitte finden sich nur im proximalen Teile häufiger; schiefe Schnitte dagegen kommen überall vor, wenn auch in geringerer Menge.

Die Epidermis zeigt so ziemlich das normale Verhalten. Nur vermag ich das typische Bild der volaren Epidermis (29), die Unterschiede von Stratum granulosum, lucidum und corneum mit großen runden Zellen und Kernen im distalen Teile nicht zu finden. Erst von der Höhe des distalen Endes der Grundphalanx an proximalwärts sind sie zu erkennen. Anlagen von Drüsen oder Haaren fehlen vollständig, ebenso wie Papillen.

Auf die Bildung der Nägel werde ich später eingehen.

Vergleichen wir hiermit den Befund Leboucq's, wie er sich aus der Beschreibung und den Abbildungen in seinen beiden Arbeiten (21 u. 22) über diesen Gegenstand ergiebt. In Bezug auf die histologischen Verhältnisse zeigt er im wesentlichen dasselbe. Unterschiede ergeben sich nur in der Gestalt der Endphalanx und der Richtung des Endlappens. Erstere ist bei Leboucq gerade, wird nach vorn dünner, ohne Umbiegung und ohne Unterschied

eines proximalen und distalen, bezw. basalen und ungualen Teiles. Da die ganze Phalanx in der Achse der übrigen liegt, ist es klar, daß dann die des Endlappens abweichen muß. Sie erstreckt sich denn auch schief nach unten.

Ich glaube, daß dieser Befund nicht den natürlichen Verhältnissen entspricht. Ich möchte ihn zurückführen auf eine Verbiegung des Fingerendes, wie sie ja gerade bei konservierten Embryonen so leicht vorkommt.

Soweit ersichtlich ist, hat Lebocq nur diesen einen Finger vom Walrosse geschnitten, während ich alle 5 geschnitten und an allen dasselbe Bild gefunden habe. Und auch an sämtlichen übrigen Robbenembryonen, mit Ausnahme der von Seehunden (s. u. S. 16), waren die Palmar- und Plantarflächen eben, soweit nicht gewaltsame Verbiegungen stattgefunden hatten. Für die erwachsenen Walrosse und Ohrenrobben ist dies ja gerade charakteristisch, was auch Lebocq zugiebt. Während er aber gemäß seinem Befunde einen Unterschied zwischen Embryo und erwachsenem Tiere feststellen will, derart, daß bei ersterem die Fingerbeere schief nach unten rage, sich aber allmählich in die Achse der Phalangen einstelle, bis beim letzteren der Endlappen nur die Verlängerung dieser sei, glaube ich, daß bei beiden die Richtung der betreffenden Organe dieselbe sei. Außerdem ist der große Unterschied zwischen einem basalen horizontalen und distalen, bezw. ungualen, schief vertikalen Teil an den Endphalangen der Finger charakteristisch für die Raubtiere, von denen die Pinnipedier doch herzuleiten sind. Ich glaube daher an meinem Befunde als dem richtigeren festhalten zu müssen.

Die Schnitte (Fig. 3) durch die große Zehe desselben Embryos zeigen im wesentlichen gleiche histologische Verhältnisse. Dagegen sind die Gestalt der Endphalange und mit ihr das Verhalten des Endlappens, bezw. seiner Achse von dichtem Bindegewebe völlig anders. Die Phalanx ist nicht gebogen, sondern bleibt vollständig in der Richtung der übrigen. Damit fällt auch der scharfe Unterschied zwischen basalem und ungualem Teile weg, indem letzterer allmählich aus ersterem hervorgeht. Dennoch springt auch hier der Endlappen nicht aus der Richtung der übrigen Zehe heraus, sondern bildet einfach deren Verlängerung. Seine Achse von dichtem Bindegewebe geht nämlich nicht aus dem Perichondrium der Endphalange hervor, sondern direkt aus dem Bindegewebe der ventralen Seite, indem sich dieses allmählich verdichtet. Ferner fällt die Achse der Phalangen nicht zusammen mit der

der ganzen Zehe, sondern kreuzt sie in allerdings sehr flachem Winkel schief von hinten unten nach vorn oben. An den Schnitten selbst ist leider der Verlauf der Plantarfläche nicht direkt festzustellen, da sie durch ein Versehen verletzt war. Doch war an ihr ebenso wie an allen übrigen Zehen schon makroskopisch das Fehlen jeder ballenähnlichen Hervorragung vollkommen deutlich zu erkennen.

II. Phoca groenlandica.

Der Finger weicht in seinem Baue wesentlich ab von dem von Trichechus. Die wohlentwickelten starken Krallen bilden die Spitze des Fingers. An Stelle des Endlappens ist noch die gewöhnliche Fingerbeere vorhanden. Die histologischen Verhältnisse bieten nichts Abweichendes dar. Die Verknöcherung ist, dem höheren Alter des Embryo entsprechend, schon bedeutend weiter vorgeschritten. Die Epidermis ist dicht besetzt mit schlauchförmigen Einsenkungen, deren Natur, ob Drüsen- oder Haaranlagen, noch nicht festzustellen ist.

An der großen Zehe (Fig. 6) ist der Endlappen sehr gut ausgebildet. An Länge giebt er dem von Trichechus nichts nach; dagegen ist er in dorso-ventraler Richtung stark abgeplattet. Aus der Richtung der ganzen Zehe weicht er nur wenig nach unten ab. Im Gegensatze zu Trichechus wird er nicht gestützt durch einen Keil dichten fibrillären Bindegewebes. Er besteht vielmehr aus ganz demselben Bindegewebe, wie es sich in der übrigen Zehe findet. Nur unter der Oberhaut ist die normale Verdickung vorhanden. Die festere Achse wird allein gebildet durch einen Ausläufer des Flexors, dessen Fibrillen nur in longitudinaler Richtung verlaufen.

Die lange Endphalanx ist schwach nach oben gebogen, jedoch ohne deutlichen Unterschied des proximalen und distalen Teiles.

Die Verknöcherung ist noch weiter vorgeschritten als beim Daumen. Die Einstülpungen der Oberhaut sind die nämlichen. An dem Endlappen stehen sie jedoch dünner und werden eben erst angedeutet als schwache Einbuchtungen.

Nur an den beiden seitlichen Zehen zeigen die Endlappen die beschriebene starke Ausbildung. An den 3 mittleren sind sie bedeutend schwächer, kaum die Krallenspitze überragend.

III.

Der Befund der Schnitte durch den rechten Daumen des unbestimmten Embryo entspricht, mit Ausnahme des Nagels, genau

der Beschreibung und dem Bilde, die LEBOUCQ von den Schnitten durch den Finger seines Otariaembryo giebt (21, 22).

Fassen wir nun die Ergebnisse dieser histologischen Untersuchungen zusammen, so sind es vor allem 2 wichtige, aus LEBOUCQ's und meinen Untersuchungen hervorgehende Thatsachen, die der RYDER-WEBER'schen Hypothese nicht entsprechen. Es ist nämlich embryonal:

1) das Gewebe des Endlappens, obwohl schon deutlich differenziert, doch nur reines, fibrilläres Bindegewebe, ohne eine Spur von Verknorpelung oder Verknöcherung;

2) die feste Achse des Endlappens „absolument indépendante du squelette typique" (22).

Diese Thatsachen haben aber erst dann vollen Wert, wenn sie auch für die erwachsenen Tiere gelten. Ich habe deshalb, soweit es mir möglich war, meine Untersuchungen auch auf solche ausgedehnt und folgendes gefunden.

Zu 1. Um die histologische Zusammensetzung des Endlappens zu ermitteln, hat LEBOUCQ den Fortsatz eines Fingers von Otaria jubata untersucht (22), indem er ihn aufweichte und schnitt. Er fand ihn, trotz seines äußerlich sehr knorpelähnlichen Aussehens doch nur bestehend aus demselben Bindegewebe wie beim Embryo. Ich versuchte an einem größeren Stücke von Callorhinus falclandicus, das ich der Güte des Konservators am Darmstädter Museum, Herrn KÜSTHARDT, verdanke, dieselbe Methode. Doch waren die so erlangten Ergebnisse so unsicher, daß ich keinerlei Schlüsse aus ihnen ziehen möchte. Ich schlug daher einen anderen Weg ein, den der chemischen Analyse. Zuerst reinigte ich das Stück möglichst vollständig von dem anhängenden weißen Bindegewebe, bis nur noch die braune, wie trockener Knorpel aussehende, feste Achse übrig blieb. Diese wurde zuerst weich gekocht, dann möglichst fein zerzupft und wieder, fast 3 Tage lang, stark gekocht. Bei der Filtration blieb ein kaum bemerkbarer Rückstand. Die Lösung war etwas dicklich, von Farbe bräunlich. Beim Erkalten gelatinierte sie nicht, offenbar wegen des starken Kochens. Folgende Reaktionen wurden mit ihr angestellt (36):

1) Essigsäure, Eisenchlorid, Bleizucker und Blutlaugensalz blieben ohne jede Einwirkung.

2) Alaun gab erst nach 3—4 Tagen schwachen Niederschlag.

3) Alkohol gab auch erst allmählich geringen Niederschlag, der sich beim Kochen nur kleineren Teiles wieder löste.

4) Gerbsäure gab sehr starken, flockigen, bräunlichen Niederschlag.

5) Quecksilberchlorid gab ebenfalls starken Niederschlag.

6) Zinnchlorür gab deutlichen Niederschlag.

7) Die Leimlösung wurde mit Kalilauge versetzt bis zu deutlich basischer Reaktion. Die Lösung blieb auf Kupferoxydhydrat ohne Wirkung.

Sämtliche Reaktionen sprechen also gegen Chondrin und für Glutin. Nur die letzte Reaktion gelang nicht, wie von vornherein zu erwarten war, da mir von der organischen Lösung nur noch eine geringe Menge zur Verfügung stand, statt des erforderlichen großen Überschusses. Ich glaube also durch die chemische Analyse auf das bestimmteste nachgewiesen zu haben, daß die feste Achse des Endlappens auch bei den erwachsenen Otariiden und damit auch wohl den übrigen Pinnipediern aus reinem Bindegewebe bestehe, ohne eine Beimischung von Knorpel.

Zu 2. An allen Fingern und Zehen von erwachsenen Robben zeigt das Endglied die Sonderung in proximalen horizontalen und distalen schief nach vorn und oben gerichteten Teil. Wo ein Endlappen vorhanden ist, bildet er nicht die Verlängerung der Phalanx, sondern entspringt am proximalen Teile. Beim lebenden Tiere sitzt seine feste Achse allerdings äußerst fest an der Phalanx, da deren Oberfläche hier sehr rauh ist. Durch Maceration oder Kochen gelingt ihre Lösung jedoch sehr leicht, wie mir Herr Konservator Küsthardt versicherte. Es besteht also kein innerer, organischer Zusammenhang zwischen dem Gewebe des Endlappens und der Endphalanx.

Immerhin ist nicht zu verkennen, daß manche Befunde der histologischen Untersuchung für die Ryder-Weber'sche Hypothese zu sprechen scheinen. Einer späteren Verknöcherung des Gewebes des Endlappens steht histogenetisch nichts entgegen. Diese Verknöcherung würde, wie Ryder (15) ausführt, höchstwahrscheinlich segmental erfolgen durch die Wirkung der flottierenden Bewegung des Endlappens, die unterstützt wird von der ventrodorsalen Richtung der Fasern, den ventral an der festen Achse verlaufenden Muskel und vor allem dadurch, daß dieser ständig Fibrillen nach oben abgiebt, was einer segmentalen Insertion etwa gleich kommen würde. Ich halte jedoch auch diese Gründe nur für Scheingründe. Eine Verknöcherung des Gewebes des Endlappens scheint mir gerade aus dem Grunde unwahrscheinlich, aus dem

Ryder sie segmental erfolgen lassen will, nämlich dem Flottieren des Endlappens. Denn Verknöcherung tritt doch nur da auf, wo größere Festigkeit und Starrheit erreicht werden soll, bezw. wo an ein Organ oder einen Teil eines solchen Anforderungen dieser Art gestellt werden. Hier ist aber das gerade Gegenteil der Fall. Beim Schwimmen flottiert der Endlappen hin und her, dem geringsten Druckunterschiede nachgebend, so daß er an allen Punkten ständig hin und her gebogen wird. Und auch auf dem Lande sind die Anforderungen, die an die Endlappen gestellt werden, wie wir später sehen werden, gerade die größter Bieg- und Schmiegsamkeit, wenigstens bei den Otariiden. Ich halte infolgedessen eine Verknöcherung der Endlappen nicht nur für unwahrscheinlich, sondern sogar für unmöglich.

Fernerhin bildet die feste Achse des Endlappens nicht die direkte Fortsetzung der Endphalangen, während bei den Walen doch sämtliche Phalangen in einer Richtung liegen. Man müßte also annehmen, daß die letzte Phalanx oder wenigstens ihr Ungualteil sich rückbilde und schwinde, was dadurch eine große Wahrscheinlichkeit gewinnt, daß wir bei vielen Robben die Nägel selbst schwinden sehen. Indes halte ich auch diese Annahme wenigstens nur zum Teil für richtig. Was das erstere, das völlige Schwinden der Endphalanx anlangt, so hat Lebouco Berechnungen angestellt über die Größenverhältnisse der einzelnen Phalangen bei embryonalen und erwachsenen, bezw. wenigstens älteren Seehunden. Er hat gefunden (22): „que ce sont, au contraire, les phalanges distales dans lesquelles le développement est le plus actif, tandis que les métacarpiens et surtout les phalanges 1 et 2 s'acroissent relativement beaucoup moins vite.“ Ich habe dieselben Berechnungen für etwa 8—10 Gliedmaßen von Robben angestellt, aber ungleiche Resultate erhalten, wenigstens was das Größenverhältnis der Metacarpalien, bezw. -tarsalien zu den Endphalangen betraf. Ich glaube jedoch, daß thatsächlich eine Neigung zum Schwinden oder wenigstens zur Rückbildung der letzten Phalangen bei der Umgestaltung zur Flosse vorhanden ist. Wenigstens fand ich sie bei beiden Händen eines Manatus schon ziemlich atrophiert und die Untersuchungen Lebouco's und Kükenthal's stellten ihre völlige Rückbildung an den Gliedmaßen von Walen fest (s. S. 20). Ähnlich verhält es sich mit der Frage, ob sich mit dem Schwinden der Nägel auch der Ungualteil der Endphalanx rückbilde. Daß dieses der Fall ist, ist eine unzweifelhafte Thatsache, die wir besonders deutlich bei den Otariiden beobachten können. Indessen

sind dies eben nur Thatsachen, die zu Gunsten der Ryder-Weber'schen Hypothese benutzt werden können, aber noch weit davon entfernt sind, einen Beweis zu liefern, wie er gefordert werden muß. Ferner steht das Schwinden der Nägel und damit des Ungualteiles der Endphalanx durchaus nicht in direktem Verhältnisse zu der Ausbildung der Endlappen, wie überhaupt der Anpassung an das Wasserleben, wie man es auf Grund der Ryder-Weber'schen Hypothese doch erwarten müßte. Auf diese Verhältnisse werde ich später noch näher eingehen.

Erwähnen möchte ich auch noch folgendes:

Wir finden nämlich bei einigen Walen im erwachsenen Zustande am Ende der Phalangen noch einen dünnen Knorpelstab. Wenn dieser auch nicht direkt für die Ryder-Weber'sche Hypothese in Anspruch genommen worden ist, so glaube ich doch, daß er mit Veranlassung zu ihrer Aufstellung gewesen ist, da er scheinbar analog und homolog ist dem „Knorpelfortsatze" der Autoren bei den Robben. Leboucq hat ihm deswegen seine Aufmerksamkeit zugewendet und giebt seine Ansicht in dem Satze kund (19): „Le filament cartilagineux terminant la dernière phalange chez l'adulte est le dernier reste de ces phalanges ultimées fusionnées et atrophiées." Zu demselben Resultate ist auch Kükenthal (27) gelangt.

Aus des Letzteren Untersuchungen ergiebt sich noch ein weiteres, wie ich glaube, sehr wichtiges Beweismittel gegen Ryder-Weber. Sämtliche Phalangen der Wale verknöchern nämlich genau auf die Art normaler, sogenannter „knorpelig präformierter" Röhrenknochen. Nach Ryder-Weber wären jedoch die überzähligen Phalangen der Wale etwa entstanden wie Sesambeine. Daß nun im Laufe der phylogenetischen, verhältnismäßig erst sehr jungen Anpassung der Wale sich die histogenetische Entwickelungsweise derart umgewandelt haben sollte, ist doch im höchsten Grade unwahrscheinlich und würde mit allen histogenetischen Grundsätzen in schärfstem Widerspruche stehen.

IV. Bionomischer Teil.

Außer auf Grund der seitherigen anatomisch-histologischen Betrachtungsweise glaube ich auch auf Grund der bionomisch-morphologischen der Ryder-Weber'schen Hypothese entgegentreten zu können.

Letztere geht nämlich von der Ansicht aus, die Endlappen der Pinnipedier seien Anpassungen an das Leben im Wasser und

dienten zur Vergrößerung der Ansatzstelle der Schwimmhaut, wie überhaupt zur Unterstützung des Schwimmens. Wenn nun auch diese Annahme viel Richtiges enthält, so glaube ich doch, ihre allgemeine und ausschließliche Giltigkeit stark in Zweifel ziehen zu können. Ich glaube nämlich berechtigt zu sein, die Endlappen viel eher als Anpassungen an das Landleben, als Haftlappen, denn als Anpassungen an das Wasserleben, als Schwimmlappen, betrachten zu können.

Schon ein oberflächlicher Blick auf die allgemeinsten Lebensverhältnisse der Robben läßt meine Behauptung in günstigerem Lichte erscheinen. Der größte Teil von ihnen bewohnt die polaren Meere, nur ein kleiner Teil geht in wärmere Zonen hinab. Dort suchen sie die mit Schnee und Eis bedeckten Küsten, hier die felsigen Gestade der Brandung auf. Infolge ihres eigentümlichen Körperbaues bedürfen sie doppelt eines Hilfsmittels, das sie dort vor dem Einsinken in den Schnee oder dem Ausgleiten auf glattem Eise bewahrt, hier ihren Bewegungen auf schlüpfrigen Brandungsfelsen größere Sicherheit gewährt. Dieses Hilfsmittel erblicke ich in den Endlappen, deren Bedeutung ein näheres Eingehen auf die einzelnen Familien der Robben uns verständlich machen wird.

Die eigentlichen Seehunde, Phocidae, halten sich unter allen Robben am meisten im Wasser auf und haben sich infolgedessen „am vollkommensten dem Leben im Wasser angepaßt“ (2). Ihr Körper ist im allgemeinen schlank, fast drehrund, konisch und sehr biegsam. Die Gliedmaßen sind ganz verschieden umgebildet. Während die vorderen noch ziemlich Form und Gestalt der der übrigen Säugetiere bewahren, sind die hinteren flossenartig, von denen der übrigen Säuger sehr abweichend. Im Schwimmen sind die Seehunde außerordentlich gewandt, die anderen Robben mehr oder weniger übertreffend. Über die Bedeutung der Gliedmaßen als Schwimmorgane widersprechen sich die Autoren.

J. Murie meint: „In the water the Seal progresses alone by its hind feet, used almost like a piscine tail“ (7). Brehm dagegen sagt (2): „Mit den Vorderflossen arbeiten sie wie die Fische. Die beiden Hinterbeine bewegen sie bald gegeneinander, so das zwischen ihnen gesammelte Wasser ausstoßend, bald aber seitlich hin und her schwingend, hierdurch ungefähr die gleiche Wirkung erzielend, nämlich sich vorwärts treibend.“ Ebenda erwähnt auch Haacke die Thätigkeit beider Gliedmaßen. Ich habe ebenfalls darauf hin Beobachtungen an dem im zool. Garten zu Frank-

furt a/M. befindlichen Tiere angestellt und gefunden, daß alle kleineren, schwächeren Bewegungen fast ausschließlich mit den Vorderflossen ausgeführt wurden, daß dagegen bei allen größeren, rascheren, ausgiebigeren Bewegungen die Hinterflossen die Hauptrolle übernahmen, ohne daß jedoch die ersteren in ihrer Thätigkeit aussetzten. Ich schließe daraus, daß die eigentliche Vorwärtsbewegung durch die Hintergliedmaßen erfolgt und daß die Vordergliedmaßen mehr zum Steuern dienen, wie es ja auch das Natürliche ist.

Auf dem Lande bewegen sich die Seehunde höchst ungeschickt. Es ist das sehr natürlich, da sie es nur aufsuchen, „wenn sie ruhen, schlafen und sich sonnen wollen; sie verbringen sonst aber fast ihr ganzes Leben im Wasser“ (2). Dabei bleiben sie immer in nächster Nähe der Küsten bezw. ihrer Eislöcher. Auch die Landzeit der Jungen dauert nur einige Wochen. Die Bewegungsweise auf dem Lande vergleicht Brehm mit der der Spannerraupen: „Der Seehund, welcher sich auf dem Lande von einer Stelle zur anderen begeben will, wirft sich auf die Brust, krümmt den Leib in einem Katzenbuckel nach oben, stemmt sich dann auf den Hinterteil, also etwa auf die Weichen, und streckt hierauf rasch den Leib, wodurch er den Vorderteil desselben wieder vorwärts wirft. So kommt er durch wechselseitiges Aufstemmen des Vorder- und Hinterleibes, durch Krümmen und Strecken des ganzen Körpers verhältnismäßig noch immer rasch von der Stelle.“ Daß dabei die Hintergliedmaßen ganz außer Gebrauch sind, erwähnen alle Autoren. Ihre rein endständige Lage, ihre geringe Bewegungsfähigkeit, da sie durch eine bis an die Metatarsalien reichende Hautfalte unter sich und mit dem Schwanze verbunden sind, beweisen dies auch zu deutlich. Anders verhält es sich mit den Vordergliedmaßen. Die meisten Forscher und Reisenden berichten, daß sie beim Gehen benutzt würden. Indes widersprechen dem gerade die besten Beobachter, wie K. E. von Baer (4), J. Murie (7) und Brehm (2). Letzterer fährt in seiner eben angeführten Schilderung fort: „Die Vorderbeine leisten dabei eigentlich gar keine Dienste: sie werden nur in Anspruch genommen, wenn das Tier bergauf klimmt. Auf ebenem Boden stemmt es sie zwar manchmal auf, aber immer so leicht, daß die Hilfe, welche sie leisten, eigentlich mehr eine scheinbare als wirkliche ist. Ich habe die Spuren der Seehunde sehr genau untersucht und gefunden, daß man auf große Strecken hin in dem reinen und weichen Sande keine Eindrücke der Vorderfüße findet, was ja doch der

Fall sein müßte, wenn das Tier wirklich auf seinen Flossen ginge. Manchmal legt der Seehund beide Ruder an den Leib und humpelt ebenso rasch vorwärts, als wenn er sie gebrauchen wollte: kurz, zum Gehen sind seine Flossenbeine nicht eingerichtet."

Ich glaube auch einen morphologischen Befund hier heranziehen zu dürfen. Wir finden nämlich beide Flossen, die hinteren wie die vorderen, vollständig und dicht behaart auf der Ventral- wie auf der Dorsalseite. Da ich nun glaube, die Behaarung der Sohle als primäres Verhalten ansprechen zu dürfen, ihre Haarlosigkeit aber als entstanden durch Abnutzung infolge des Gebrauches, so dürfen wir auch aus ihrer Behaarung wieder rückwärts auf ihren Nichtgebrauch, wenigstens beim Gehen, schließen. Die Behaarung der Sohlen als irgend welche Anpassung betrachten zu können, halte ich für ausgeschlossen.

Erwähnt muß noch werden, daß sowohl Murie als auch Brehm übereinstimmend Phoca groenlandica eine Ausnahme machen lassen, insofern als sie ihre Vorderflossen als Gehbeine benutze. Hierauf mag wohl auch der oben angeführte Bericht der meisten Forscher und Reisenden zurückzuführen sein, da diese Art die gemeinste, am meisten gejagte und infolgedessen auch beobachtete ist.

Sehr interessant ist nun die Thatsache, daß nur bei dieser Art, also der einzigen, die ihre Vordergliedmaßen beim Gehen zu Hilfe nimmt, die Schwimmhaut ventral sehr spärlich behaart bis nackt ist.

Ziehen wir nun das Ergebnis aus dem bisher Gesagten. Die Seehunde halten sich von allen Robben am meisten im Wasser, am wenigsten auf dem Lande auf, sich hier kaum progressiv bewegend. Sie sind demgemäß am meisten dem Wasser, am wenigsten dem Lande angepaßt. Ihre Gliedmaßen dienen nur zum Schwimmen, nicht zum Gehen.

Wären nun die Endlappen Anpassungen an das Wasser, so müßten sie hier besonders stark, wären sie Anpassungen an das Land, müßten sie am schwächsten entwickelt sein. Wie wir oben (S. 10) gesehen haben, ist das letztere der Fall. Daß sie an den Hintergliedmaßen stärker entwickelt sind, rührt offenbar davon her, daß die vorderen noch ausgiebig als Hände benutzt werden, wobei solche Anhänge doch in hohem Grade hinderlich wären. Daß sie zur Vergrößerung der Schwimmhaut dienen sollen, dürfte wohl kaum der Fall sein. Ist doch diese zwischen ihnen ziemlich tief eingebuchtet!

Die Ohrenrobben, Otariiden, sind nach Brehm von allen Robben „am wenigsten umgebildet", d. h. am wenigsten dem Leben im Wasser angepaßt. Daß sie dennoch so vortrefflich schwimmen, den Seehunden darin kaum etwas nachstehend, wird in erster Linie erreicht durch die auffallende Biegsamkeit und Gelenkigkeit des bei aller Größe doch sehr schlanken, fast drehrunden, vorn und hinten spitz zulaufenden Körpers. Diese Gelenkigkeit hängt ab „from the unusually lithe and mobile nature of the entire spinal column and ribs, furnished as these are with an abundance of cartilaginous material and fibroelastic ligaments" (18).

Die Gliedmaßen sind in sehr hohem Grade umgebildet und zwar im Gegensatze zu den Seehunden gerade die vorderen am meisten. Sie sind kaum noch als Hände zu erkennen, sondern völlig flossenartige, schmale, lange Ruderlappen. Die einzelnen Finger sind kaum noch zu unterscheiden. Der distale Rand liegt lateral. Nicht ganz so sehr sind die Hintergliedmaßen umgestaltet, wenn sie immerhin auch mehr Flossen als Füßen ähnlich sind. Alles an ihnen ist sehr verschmälert und verlängert, die Zehen weit spreizbar und noch ziemlich deutlich.

Es ist klar, daß solche Gliedmaßen die Schwimmfähigkeit in hohem Maße fördern müssen. Dabei ist eigentümlich, daß Murie nur die vorderen eine Rolle beim Schwimmen spielen läßt. Er sagt: „The Sea-lions (and Sea-bears?) progress with extra-ordinary speed by dint of alternate sweeps with their enormous pectoral limbs, the pelvic limbs being kept in abeyance or simply employed as steering-apparatus" (8).

Es scheint mir dies sehr unwahrscheinlich zu sein. Einmal stünde diese Art zu schwimmen vollständig allein in der Reihe der Wassertiere; dann glaube ich nicht, daß eine so außerordentliche Geschicklichkeit und Gewandtheit, wie sie die Ohrenrobben besitzen, auf diese Art möglich wäre. Zuletzt kann ich nicht einsehen, wie die Hintergliedmaßen sich so sehr zu Flossen hätten umbilden können, wenn sie nicht als solche ausgiebig gebraucht würden. Wenn sich die Hinterflossen etwa ähnlich bewegen würden, wie die Schwanzflosse der Fische, dann wäre ja ein Übersehen dieser Bewegung sehr leicht möglich, um so eher, als die vielmehr ins Auge fallenden Bewegungen der Vorderflossen den Blick von jenen ab auf sich lenken [1]).

1) Inzwischen kam mir ein Aufsatz von Dr. L. Wunderlich: Die Seelöwen im zoologischen Garten zu Köln (Zool. Garten, Nr. 2, 1890) zu Händen, in dem gerade die Thätigkeit der Hintergliedmaßen beim Schwimmen hervorgehoben wird.

Auf dem Lande sind die Ohrenrobben gerade das Gegenteil der Seehunde. Sie bewegen sich hier erstaunlich geschickt, hauptsächlich infolge der verhältnismäßig guten Entwickelung und besonders der großen Freiheit der Gliedmaßen. Brehm erzählt von der bekannten, von Lecomte gezähmten Mähnenrobbe des Londoner zoologischen Gartens: „Sie watschelt, Vorder- und Hinterbeine kreuzweise bewegend, schneller als man erwarten könnte, vorwärts, hält sich auf schmalen Kanten mit vollster Sicherheit fest, schmiegt ihre Flossen jeder Unebenheit des Bodens an und klettert so, ohne ersichtliche Anstrengung, an sehr steilen Flächen empor.“ Wie von Brehm wird diese Kletterfähigkeit auch von allen anderen Beobachtern bewundert. So schreibt Finsch von den am Eingange des Hafens von San Franzisko lebenden Ohrenrobben (Otaria Stelleri): „Selbst der gleichgültigste Besucher lernt zu seiner Verwunderung erkennen, wie die anscheinend so plumpen und ungelenken Riesen die höchsten Spitzen der Klippe erklimmen“ (2). Auch Allen (13) und Murie (8) berichten Ähnliches.

Dem entspricht auch die ganze Lebensweise der Ohrenrobben. Sie sind vorwiegend Küstentiere, die Brandungszone bevorzugend. „Im allgemeinen suchen sie sich Eilande oder auf größeren Inseln solche Küstenstrecken auf, an denen die See mit besonderer Heftigkeit brandet, und erwählen sich dann die unmittelbar über der höchsten Flutmarke gelegenen, möglichst wenig zugänglichen Felsen zu ihren zeitweiligen Wohnsitzen (2).“ Auf das Land gehen sie sehr viel und machen hier sogar größere Wanderungen. Zur Zeit der Geburt und der Begattung leben sie etwa 4 Monate lang fast ununterbrochen auf ihm. Auch die Jungen müssen sehr lange, bis 3 Monate (bei Ot. jubata) daselbst bleiben.

Wenn wir nun bei den Ohrenrobben die Endlappen so außerordentlich entwickelt sehen, drängt sich uns fast von selbst der Gedanke auf, daß sie eher Anpassungen an das Land als an das Wasser seien. Ein drittes wäre ja noch denkbar, ob sie nicht beides zugleich und in gleich hohem Grade seien. Indes halte ich auch dies für nicht möglich.

Den anatomischen Bau der Gliedmaßen sahen wir früher speziell auf das Leben im Wasser angepaßt. Nach Anpassungen an das Land müssen wir daher in dem äußeren morphologischen Baue suchen. Zuerst fällt uns da auf die Bildung der Palmar- und Plantarflächen. Ich kann hier nur die ausgezeichnete Beschreibung anführen, die Murie in seiner Monographie von Ot.

jubata giebt und die mehr oder weniger für alle Ohrenrobben gilt (18):

„The palmar surface is nearly flat, almost entirely hairless and minutely striated by cuticular elevations. These run in sinuous but parallel lines, longitudinally or with a moderate curvature, following the contours of the palm. Here and there the ridges interdigitate at acute angles.“

„The sole is devoid of hair from the heel forwards, and like the manus, also covered with hard, callous, black epiderm. This likewise is thrown into fine wrinkles or ridges, which, however, traverse the sole in wavy parallel lines directed from behind forwards. At the calcaneum where they are most pronounced, they assume a radiate direction, and between the phalanges interdigitate frequently.“

Eine solche Bildung ist doch nur zu verstehen, wenn man sie betrachtet als Anpassung an glatten Boden; im Wasser ist nicht der geringste Nutzen aus ihr einzusehen.

Ich möchte auch noch darauf hinweisen, daß, wie Murie erwähnt, die Palmar- und Plantarflächen völlig haarlos sind und zwar gerade so weit, als sie beim Gehen aufgesetzt werden. Jenseits dieser Grenze beginnt, scharf abgesetzt, dichte Behaarung. So überzeugend kann doch kaum eine andere Thatsache für den ausgiebigen Gebrauch der Gliedmaßen zum Gehen sprechen, sowie dafür, daß wir die Nichtbehaarung der Sohlen von dem Gebrauche herzuleiten haben.

Die Endlappen selbst sind an ihrer ventralen Seite ebenso gestaltet wie die ganze übrige Sohle. Geht hieraus schon hervor, daß sie denselben Zwecken dienen, wie diese, so wird ihre eigentliche Bedeutung uns noch klarer, wenn wir ihr Wirken und Verhalten im Wasser und auf dem Lande vergleichen. Daß die durch Schwimmhaut fast ganz verbundenen Endlappen der Vorderflossen deren Leistung vergrößern, steht außer Zweifel. Indes kann diese Vergrößerung nicht sehr bedeutend sein. Einmal ist der Größenunterschied des durch sie hervorgebrachten Saumes und der Fläche der übrigen Flosse sehr beträchtlich. Dann ist aber dieser Saum, wie wir oben (S. 12) gesehen haben, sehr dünn und elastisch. Dazu liegt er distal, also da, wo er bei jeder Bewegung den größten Weg, natürlich mit der größten Geschwindigkeit zurückzulegen hat, also dem größten Drucke ausgesetzt ist; infolgedessen muß er sich, trotz aller Spannung, beim Schwimmen so zurückbiegen, daß seine ohnehin schon mäßige

Unterstützung noch beträchtlich verringert wird. Ich glaube also nicht zu viel zu sagen, wenn ich behaupte, daß die Endlappen der Hand im Wasser ohne wesentlichen Nutzen sind.

Für den Fuß gilt alles für die Hand Gesagte. Hinzu kommt aber noch, daß die Endlappen schmal und nur zum kleineren Teile durch Schwimmhaut verbunden sind. Da der Fuß beim Rudern ausgebreitet wird, bilden die Endlappen distal an ihm eine Reuse, zwischen deren dünnen, schmalen Stäben hindurch das Wasser, das sie nicht zurückbiegt, bequem ausweichen kann. Hier muß also die geringe Hülfe, die die Endlappen und die an ihnen hinaufreichende Schwimmhaut im Wasser etwa leisten könnten, der mächtigen Wirkung der ganzen Flosse gegenüber gänzlich verschwinden.

Betrachten wir nun ihre Wirkungsweise auf dem Lande, speziell beim Klettern. Daß der breite, flache, elastische Saum der Hand infolge seiner ventralen Furchung etc. das Festhaften auf glatter Fläche bedeutend erleichtern muß und zwar gerade auf Grund seiner Elastizität, liegt auf der Hand. Am Fuße legen sich, wie ich an den im Zool. Garten zu Hamburg befindlichen Ohrenrobben beobachtet habe, beim Gehen sämtliche Zehen dicht aneinander, und damit natürlich auch die Endlappen. Diese bilden also dadurch distal einen großen, zusammenhängenden, elastischen Saum, der die dem Boden aufliegende Fläche ganz beträchtlich vergrößert. Der Nutzen ist offenbar. Indessen ist dies nicht der einzige. Da die Zehen durch die Schwimmhaut verbunden sind, ihre Selbständigkeit also verloren haben, auch ihre Gelenke sehr rückgebildet sind, wäre auch der Fuß, wie die Hand, ein unbehilfliches Organ, wenn nicht eben die Endlappen wären. Sie müssen die Stelle der Zehen vertreten, wozu sie infolge ihrer großen Freiheit, der festen Achse von dichtem Bindegewebe und der an dieser inserierenden Muskeln sehr geeignet sind, indem sie sich jeder Unebenheit des Bodens anschmiegen, sich um jede Steinkante etc. herumbiegen und sich so, unterstützt von der ventralen Furchung, überall anzuschmiegen und festzuklammern vermögen.

Wie sehr auch sonst der Fuß diesen Verhältnissen angepaßt ist, hat Murie in seiner Monographie (8) ausführlich beschrieben Zuletzt faßt er alles in folgenden Sätzen zusammen: „It is in fact an adjustment of instrument for terraqueons locomotion. The awkward pedal defect colloquially known as „flät-footed“ in man is a kind of first stage towards the Otary's condition, though

through ligamentous rather than osseous conformation in his case."

Wir haben also gesehen, daß bei den Otariiden, d. h. den Robben, die noch die meisten Anpassungen an das Landleben zeigen, auch die Endlappen am stärksten entwickelt sind, und wie diese ferner im Wasser fast ohne Bedeutung, auf dem Lande dagegen von sehr großer sind. Daß sie also auch vielmehr Anpassungen an letzteres als an ersteres darstellen, scheint mir kaum einem Zweifel zu unterliegen.

Das Walroß, Trichechus, steht, in betreff seiner Anpassung an das Wasser, nach Brehm „in der Mitte" zwischen den Seehunden und den Ohrenrobben. Infolge seines massigen Körpers und seiner Trägheit steht es im Wasser beiden nach; infolge der größeren Freiheit seiner Gliedmaßen übertrifft es auf dem Lande die ersterem bei weitem, wenn es auch die letzteren an Gewandtheit nicht erreicht. Bei seiner ungeheuren, plumpen Gestalt müßten wir erwarten, die Gliedmaßen in hohem Grade zur Bewegung auf dem Lande angepaßt zu finden, vielleicht in noch höherem als bei den Otariiden. Daß dies indes nicht der Fall ist, mag wohl auf seine außerordentliche Faulheit und Trägheit zurückzuführen sein. Das Walroß geht zwar sehr viel ans Land, mehr noch als Seehunde oder Ohrenrobben. Jedoch geht es eben nicht weiter, als es von seinen nachdrängenden Genossen getrieben wird. Je eher, je lieber bleibt es unbeweglich liegen, indem es sich dann „zeitweilig wirklich tage- oder wochenlang nicht von der Stelle rührt. . . . So pflegen sie, von dem monatelangen Anblick der Sonne oder dem rauschenden Einerlei der Brandung gelangweilt, den größten Teil ihres Daseins zu verschlafen" (2). Daß wir daher die Gliedmaßen nicht allzusehr zu freier Beweglichkeit umgebildet finden, wird nicht Wunder nehmen. Immerhin sind die Anpassungserscheinungen beträchtlich genug, wie denn auch die Walrosse, wenn sie sich einmal bewegen müssen, durch ihre für die schwerfälligen Tiere doch erstaunliche Behendigkeit und Sicherheit Verwunderung erregen, da sie z. B. ebenfalls zu klettern vermögen. Wie schon erwähnt, besitzen ihre Gliedmaßen ziemlich große Freiheit. Trotzdem ist gerade ihre Kletterfähigheit allen Beobachtern aufgefallen. Die verschiedensten Ansichten zu ihrer Erklärung wurden laut. Home (5) suchte eine solche zu finden darin, daß an den Hinterfüßen die beiden äußersten Zehen mit ihren Endlappen bedeutend länger sind als die 3 mittleren. Wenn daher das Walroß klettert, so soll es den Fuß zusammenschließen, die beiden äußeren Zehen medial-

wärts umbiegen und fest mit den Spitzen aneinander legen, so daß sie distal die Hand durch einen Bogen abschließen. Dann soll es die Handmitte in die Höhe heben, so daß ein luftleerer Raum entstünde, durch den es sich festsauge. Da diese Ansicht von K. von Baer (6) und Murie (7) zurückgewiesen wurde, so glaube ich, sie ohne weiteres verlassen zu können.

von Baer legt ebenso wie die meisten Nordpolfahrer das Hauptgewicht beim Klettern auf die Stoßzähne; das Walroß solle sie mit gestrecktem Körper und Hals einhaken und dann an ihnen den Körper nachziehen. Ich halte diese Erklärung aus bionomischen Gründen, auf die hier einzugehen zu weit führen würde, für unwahrscheinlich. Brehm weist sie entschieden zurück. Und selbst wenn etwas Wahres an dieser Erzählung wäre, so wäre doch dieses Hülfsmittel eben nur ein solches; die Hauptsache ist und bleibt doch der Gebrauch der Beine.

Das Verhindern des Ausgleitens sucht K. E. von Baer in der „großen Friktion, die durch die runzliche Haut und die breiten lappigen Füße hervorgebracht wird". Darauf glaube auch ich das Hauptgewicht legen zu müssen und kann auch hier wiederum nur die ausgezeichnete Schilderung Murie's anführen (7):

„The palmar surface is not unlike a parlour shovel in figure. There is a great callous, roughened and warty pad at the proximal end or ball of the hand. From the radial margin, where it is stoutest and roughest, it trends towards the base of the fifth digit. Circumscribed digital pads as in Carnivora there are none; but furrows and ridges traverse obliquely forwards from the pollicial to the opposite side."

„The sole, indeed, like that of manus, is rough and gnarled. From the os calcis forwards to the proximal ends of the digits there are several deep transverse furrows, and, besides, innumerable smaller sinuous gyrations, forming altogether a scabrous pad".

Auch daß Murie eben in dieser Bildung der Hände und Füße die Hauptursache für die sichere Bewegung des Walrosses auf dem Eise und Schnee erblickt, betont er ausdrücklich: „The hind foot of the Walrus acts as a sucker to attach itself to the slippery ice". Ferner: „We can at least see three opposite subordinate functions, whereby this foot (der Vorderfuß) is well suited to the ice-bound regions which the morse inhabits: First, its great breath, whereby it may act as a snow shoe, or on uneven ground gain power of purchase by increase of its area. Secondly, its remarkable rough and warty palmar surface affords above every thing

a stay and firm leverage on slippery ground; no stucking or wrisp of straw used by man to bind round the foot when on smooth ice can equal nature's provision of coarse tegumentary papillae. Thirdly, the angle at which the carpo-metacarpal joint is set, and the very odd manner of foot implanation on the ground, namely, semiretroverted, evidently make it an easier task to go forwards or upwards on a smooth surface than to retrograde."

Ich glaube hier ganz ungezwungen die Endlappen anschließen zu dürfen. Für Bewegungen auf Eis, also auf glatter Unterlage, gilt für sie alles oben für die Ohrenrobben Gesagte, wenn auch nicht in so hohem Grade. Ihre Hauptbedeutung jedoch sehe ich in ihnen als Hilfsmittel bei der Bewegung auf Schnee, also gegen das Einsinken. Beobachten wir daher einmal ein Walroß beim Gehen auf Schnee. Durch das ungeheure Körpergewicht wird jede Gliedmaße tief in den Schnee hineingedrückt. Hierbei ist schon klar, daß die Endlappen vorteilhaft wirken, denn je größer die aufgesetzte Fläche ist, um so weniger wird sie einsinken. Das Einsinken erfolgt in der Richtung von hinten-oben nach vorn-unten. Nun verlegt das Tier sein Körpergewicht nach vorn, um die Glieder aus ihrer Grube herauszuziehen und vorzusetzen. Durch diese Bewegung werden die Zehen, die ich allein hier heranziehen möchte, noch tiefer in den Schnee hineingedrückt. Wäre nun kein Endlappen vorhanden, endigte also der Fuß mit der festen, starren Phalangenachse, so würden die Zehen tief einsinken, einen hohen, spitz nach hinten emporragenden Schneewall vor sich lassend. Beim Herausziehen, das doch in der Richtung von hinten-unten nach vorn-oben erfolgt, hätte der Fuß diesen ganzen Wall zu durchschneiden, was für ein wie das Walroß gebautes Tier doppelt hindernd und ermüdend sein würde. Durch die Endlappen wird die ganze Sache anders. Vermöge ihrer Elastizität sinken sie nicht mit ein, sondern biegen sich nach oben um, den im Wege stehenden Schnee, soweit nötig, vordrängend. Will nun der Fuß in die Höhe, so kann er bequem auf der so geebneten Bahn emporgleiten. Es wirken also die Endlappen wie die Haken an den Spitzen der Schlitt- und Schneeschuhe oder Schlittenläufen.

Diese ganze Betrachtung gilt direkt natürlich nur für den Fuß; denn die Hand wird ja in entgegengesetzter Richtung aufgesetzt. Indes wirken die Endlappen hier in ähnlicher Weise. Dies mag auch die stärkere Ausbildung der Endlappen am Fuße mit erklären.

Die Schwimmfähigkeit des Walrosses ist, wenngleich immer

noch bewundernswert, doch bedeutend geringer als die der übrigen Robben. In erster Linie mag daran schuld sein die ungeheure Massigkeit des Körpers. Mitspielen mag auch die mäßige Größe der Gliedmaßen.

Für die Bedeutung der Endlappen als Schwimmorgane gilt das oben für die Ohrenrobben Gesagte, nur natürlich in soviel geringerem Grade, als hier die Endlappen kleiner sind.

Ausdrücklich betonen möchte ich dann auch hier die schon erwähnte völlige Nacktheit der Palmar- und Plantarflächen, als Beweis für ihre Benutzung auf dem Lande und als Beleg für die Annahme, daß ihre Haarlosigkeit aus Gebrauch herzuleiten sei.

Wir sahen also, daß das Walroß, was seine Anpassungen an das Land, oder seine Geschicklichkeit auf diesem anlangt, zwischen den beiden anderen Robbenfamilien in der Mitte steht, was dasselbe für das Wasser anlangt, am tiefsten. Die Ausbildung der Endlappen hält die Mitte.

Fassen wir nun sämtliche Ergebnisse zu einem Endergebnisse zusammen, so ergiebt sich folgendes:

Die Seehunde zeigen in dem Baue ihrer Gliedmaßen keinerlei Anpassungen ans Land, mannigfache ans Wasser. Auf dem ersteren sind sie am wenigsten geschickt, in letzterem am meisten. Die Endlappen fehlen oder sind angedeutet.

Das Walroß zeigt Anpassungen ans Land, ebensowohl als ans Wasser, in beiden die Mitte haltend. Am Lande ist es geschickter als die Seehunde, nicht so geschickt als die Ohrenrobben. Im Wasser erreicht es beide nicht. Die Endlappen sind mäßig.

Die Ohrenrobben zeigen die meisten Anpassungen ans Land recht beträchtliche ans Wasser. Auf ersterem sind sie weitaus die gewandtesten; in letzterem übertreffen sie die Walrosse bedeutend, erreichen aber die Seehunde nicht. Die Endlappen sind am vollkommensten ausgebildet.

Ich glaube, daß diese Stufenreihe kaum noch einen Zweifel daran erlaubt, daß die Endlappen in erster und hauptsächlichster Beziehung Anpassungen an das Land sind, wozu noch kommt, daß wir sie im Wasser fast ganz zwecklos, auf dem Lande von hohem Nutzen fanden. Ist dies richtig, so wird hierdurch der Ryder-Weber'schen Hypothese der Boden entzogen.

Nehmen wir hierzu die Ergebnisse der histologischen Untersuchung, so *glaube ich wohl berechtigt zu sein, in Übereinstimmung*

mit Leboucq und Kükenthal, die Ryder-Weber'sche Theorie zurückweisen zu dürfen, als mit den histologischen und bionomischen Thatsachen in Widerspruch stehend.

Zum Schlusse sei mir noch gestattet, auf Anpassungserscheinungen zweier anderer Tiere hinzuweisen, die manche Ähnlichkeit zeigen mit den obenerwähnten, bezw. manche dieser leichter faßlich erscheinen lassen.

Die beiden hauptsächlichsten Schneetiere der nördlichsten Gebiete, Eisbär und Eisfuchs, zeichnen sich von ihren Verwandten aus durch außergewöhnliche Verlängerung und Verbreiterung der Hände und Füße. Zugleich sind diese dorsal und ventral dicht behaart. Die an der Peripherie des Fußes stehenden Haare sind bedeutend verlängert und verdickt, alle nach unten gerichtet und stehen besonders dicht, so daß also rings um den Fuß ein dichter, elastischer Kranz steifer, nach unten gerichteter Borsten gebildet wird. Alles dies stellt eine ausgezeichnete Schutzwehr gegen das Einsinken in den Schnee dar. Diesem Zwecke mag auch hauptsächlich die Bindehaut zwischen den Zehen der Eisbären dienen, wie sie denn auch Brehm nicht „Schwimmhaut", sondern „Spannhaut" nennt.

Besonders auffallend ist die Behaarung der Palmar- und Plantarflächen, die ich mir lieber als Schutz gegen das Einsinken und durch die geringe Abnutzung auf dem Schnee erklären möchte, als etwa als Wärmeschutz oder ähnliche Anpassung.

V. Nagelbildungen.

Von hohem Interesse waren für mich die Verhältnisse der Nagelbildungen bei den Flossenfüßern. Wir können hier jede Stufe in ihrer Umbildung beobachten, von der typischen Säugetierkralle herab bis zu einfacher, kaum bemerkbarer horniger Epidermisverdickung.

Noch fast völlig normal treten uns diese Gebilde entgegen bei den eigentlichen Seehunden, speziell der Gattung Phoca. Die Kralle ist noch fast vollständig die der übrigen Säugetiere, speziell der Raubsäuger. Doch sind die ersten Spuren der beginnenden Rückbildung schon bemerkbar. Die Kralle ist zwar noch sehr lang, bis 5 cm, und in seitlicher Richtung stark gekrümmt, schwächer in der Längsrichtung, dabei aber verhältnismäßig dünn (im Querschnitte von höchstens 0,5—0,6 cm Durchmesser), und ragt so weit

frei hervor, daß eine kraftvolle Benutzung, als Waffe z. B., nicht mehr möglich ist. Die der vorderen Gliedmaßen sind etwas größer und stärker als die der hinteren.

Bei einigen Phociden sind schon deutliche Rückbildungen vorhanden. So sind bei Stenorhynchus die vorderen Krallen klein, die hinteren in verschiedenem Maße verkümmert.

Bei Cystophora cristata sind die Krallen der Hand noch gut ausgebildet, die des Fußes dagegen klein, gerade und stumpf. Bei Macrorhinus leoninus sind sie ebenfalls an der Hand noch gut entwickelt, am Fuße aber vollständig verschwunden.

Die Krallen des Walrosses sind kurz, stumpf, schon sehr rückgebildet, am Fuße noch etwas größer als an der Hand.

Die eigentümlichsten Verhältnisse zeigen die Ohrenrobben. Die Krallen der Hand sind fast verschwunden, nur noch „small circular horny disks or rudimentary nails", oder „small hollows or pits" (8). Dasselbe gilt für die der äußeren Zehen der Füße. Die der drei inneren Zehen dagegen sind noch sehr wohl ausgebildet. Sie erreichen z. B. bei Otaria jubata eine Länge von 3,7—3,8 cm bei einer Breite von 0,75 cm. Dabei sind sie gerade und stark abgeplattet, so mehr nagel- als krallenähnlich.

Wir sehen also, wie die Rückbildung der Krallen nicht in direktem Verhältnisse steht zur sonstigen Anpassung an das Wasser, da doch gerade die Seehunde die stärksten Krallen und die Otariiden die unscheinbarsten Rudimente haben. Dies zeigt auch die Unzulänglichkeit der Behauptung Leboucq's, wenn er sagt, „que ces transformations (der Nägel) se trouvent sous l'influence de l'adaptation au milieu" (22).

Denn dies wäre nur die indirekte Ursache, wenigstens ist nicht einzusehen, in welchem direkten Zusammenhange die Anpassung an das Wasser und das Schwinden der Nägel stehen sollten. Offenbar steht auch die in Frage kommende Erscheinung nicht in direktem Zusammenhange mit der Umbildung der Gliedmaßen zu Flossen. Denn diese ist z. B. bei den Seehunden zwischen Hinter- und Vordergliedmaßen sehr verschieden, während die Verschiedenheit der entsprechenden Krallen ziemlich unbedeutend ist. Und bei den Ohrenrobben sind gar an derselben Flosse die Nägel höchst verschieden aus-, bezw. rückgebildet. Wir müssen also die direkte Ursache für die mannigfache Ausbildung der Krallen wo anders suchen. An einer Stelle deutet Leboucq sie an: „Les ongles des doigts s'atrophient en tant qu'organes devenus inutiles" (22). In der That, glaube ich, kann man die

Rückbildung der Nägel ganz ungezwungen erklären durch Nichtgebrauch.

Die Funktionen der Nägel sind im wesentlichen drei:

1) Zum Schutze der Finger- und Zehenenden beim Aufsetzen auf festen Grund. In dieser Richtung erreichen die Nägel ihre höchste Ausbildung im Hufe einerseits und der Grabkralle andererseits. Die erstere Funktion fällt natürlich bei Wassertieren vollständig weg. Inwieweit die letztere von Bedeutung für die Robben ist, werden wir später sehen.

2) Als Waffe, und zwar einerseits zum Angriff auf Beutetiere und andererseits zur Verteidigung gegen Feinde. Die Nahrung der Robben besteht aus niederen Meerestieren, wie Krebsen, Weichtieren, Stachelhäutern etc. und Fischen. Hier können Krallen nicht viel ausrichten: die Beute wird direkt mit den Zähnen erfaßt. Feinde, gegen die sie sich mit Krallen erfolgreich wehren könnten, haben die Robben nicht. Also fällt die Bedeutung als Waffe auch weg.

3) Zum Kratzen, Glätten, Putzen etc. Ist diese Funktion der Nägel im Verhältnisse zu den beiden anderen auch gering, so wird sie doch, glaube ich, vielfach unterschätzt. Und gerade hier bei den Robben, wo die beiden anderen Funktionen so sehr zurücktreten, wird dann diese um so mehr in den Vordergrund treten. Doch ist ihre Wichtigkeit für die einzelnen Familien verschieden.

Die Seehunde nähren sich fast ausschließlich von Krebsen und Schaltieren; von Fischen nehmen sie fast nur Schollen und Butten. Es sind dies lauter Tiere, die in, bezw. auf dem Grunde leben. Es ist daher wohl anzunehmen, daß die Krallen zum Aufwühlen des Bodens benutzt werden, wofür auch ihre außergewöhnliche Länge spricht, die sie rechenähnlich über die Flossen hervorragen läßt.

Da die Haut der Seehunde noch ziemlich normal und mit dichtem Haarkleide bedeckt ist, wird auch die 3. Funktion der Krallen, die des Ordnens und Reinigens des Körpers, hier von Bedeutung sein. In der That ist allen Beobachtern diese Benutzung aufgefallen. Durch die eigentümliche Stellung der Gliedmaßen werden dabei nur die vorderen eine Rolle spielen, wodurch uns die stärkere Ausbildung ihrer Krallen leicht verständlich wird.

Das Walroß mit seiner plumpen Gestalt ist nicht imstande, Fische, die ja auch in den von ihm bewohnten nördlichsten Gebieten fast völlig fehlen, zu seiner Hauptnahrung zu machen; es

ist auf minder schnelle Beute angewiesen. Es bevorzugt also ebenfalls im Grunde wühlende oder auf ihm festsitzende Tiere, oder endlich Aas. Indes hat es zur Gewinnung dieser Nahrung bessere Hilfsmittel als Krallen, nämlich seine Hauer, deren Bedeutung, wie Brehm ausdrücklich betont, abgesehen von der als Waffe, in dieser Wirkungsweise und nicht in der als Lokomotionsorgan zu suchen ist. Diese Funktion der Krallen fällt also ganz weg. Ebenso geht es mit der dritten. Haare besitzt das Walroß nur spärlich oder gar keine; unter der Haut liegt eine dicke Fettschicht und die Haut selbst ist sehr verdickt und lederartig. Daß Krallen da nicht mehr viel ausrichten können, ist klar.

Größere Schwierigkeit macht die Erklärung des Befundes bei den Otariiden. Ihre Nahrung bilden hauptsächlich Fische und gelegentlich Vögel, die sie an den Beinen erfassen und in die Tiefe ziehen sollen (2). Zum Aufwühlen des Grundes brauchen sie also keine Krallen. Dagegen besitzen sie ein dichtes Haarkleid und ihre Haut ist für äußere Reize noch wohl empfänglich.

Bei allen normal gebauten Säugetieren, wie es die Otariiden im ganzen ja auch noch sind, werden zum Putzen und Reinigen des Körpers aus leicht einzusehenden Gründen vorwiegend die Hintergliedmaßen herangezogen. Von den Zehen werden die drei mittleren bevorzugt. Zu erklären mag dies sein aus ihrer stärkeren Ausbildung und größeren Länge. Auch die Otariiden benutzen, wie alle Forscher und Reisenden berichten, ihre Hintergliedmaßen sehr ausgiebig in diesem Sinne und mögen dabei seit jeher ebenfalls die drei mittleren Zehen bevorzugt haben. Ich glaube, daß auf diese Weise sich ganz ungezwungen die eigentümliche Erscheinung erklären läßt, daß nur diese Zehen wohl ausgebildete Nägel tragen, alle übrigen und die Finger nur spärliche Überreste.

Auch bei den Embryonen bieten die Krallen interessante Verhältnisse dar, wobei trotz aller Verschiedenheiten in den einzelnen Familien sich doch einige wichtige gemeinsame Punkte auffinden lassen.

Bei den Phociden (Fig. 6) sind die embryonalen Krallen ebenso wie die ausgebildeten sehr ähnlich denen der übrigen Krallentiere. Ein wesentlicher Unterschied besteht jedoch zwischen dem embryonalen und dem erwachsenen Zustande. In letzterem kann man deutlich die von Boas (33) unterschiedenen Teile, Krallenplatte und Sohlenhorn, abgrenzen; es sitzt also der eigentliche Nagel dorsal. Beim Embryo dagegen sind diese beiden Teile nicht oder kaum zu trennen. Der ventrale, dem Sohlenhorn entsprechende

Teil besitzt größere Mengen Pigment; auch ist seine Oberfläche etwas zerrissen, nicht so glatt wie die des dorsalen, der Krallenplatte entsprechenden Teiles. Sonst aber zeigen beide dasselbe Verhalten, chemisch, physikalisch und histologisch. Ferner erstreckt sich noch der ventrale Teil in eine tiefe Einsenkung hinein, die an der Hand gebildet wird durch die hervorragende Fingerbeere, am Fuße durch den angedeuteten Endlappen. Es stellt die Kralle eine hohle Pyramide dar, und in dieser liegt der distale Teil der Endphalanx. Es bildet also die ganze embryonale Kralle ein einheitliches, endständiges Organ.

Lebocq (21, 22) stellt bei seiner Zeichnung der ganzen Hand seines Walroß-Embryos die Kralle dar wie die der übrigen Krallentiere, als einen gekrümmten spitzen Kegel, der an der Dorsalseite der Phalanx frei nach vorn hervorragt. Anders auf seinem Bilde des Längsschnittes durch den Finger. Hier zeichnet er sie als dünne Lamelle, die dorsal dem Fingerende aufliegt und frei über es hinausragt. Ich muß gestehen, daß es mir nicht möglich ist, beide Figuren miteinander zu verbinden. Ein Schnitt durch die auf der ersten abgebildete Kralle kann nie das zweite Bild darbieten, und ebensowenig kann man sich aus dem zweiten Bilde die Kralle des ersten zurück konstruieren. Bei der Schnittfigur ruht der Nagel am Ende des Fingers auf der dorsalen, oberen Fläche einer Papille, die infolge der gestreckten Lage der Endphalanx nach vorn gerichtet ist. Die ventrale oder eigentlich vordere Fläche der Papille bleibt vom Nagel unbedeckt. Zwei Einsenkungen grenzen letztere scharf ab. Aus der hinteren entspringt der Nagel; sie entspricht also dem Nagelfalze. Mit der vorderen steht der Nagel in keinem direkten Zusammenhange. Diese hält Lebocq für das Sohlenhorn: „L'encoche profonde entre celle-ci (der Fingerbeere) et le lit unguéal, remplie de grandes cellules épidermiques, est une formation constante chez tous les mammifères d'après les recherches de Boas; cet auteur l'a désignée sous le nom de Sohlenhorn (corne plantaire)." Ich glaube nicht, daß diese Auffassung Lebocq's sich mit dem Begriffe deckt, den Boas mit dem Namen Sohlenhorn verbindet. Nach letzterem ist dies doch nur ein ventraler, weicherer Teil des Nagels und nicht die Epidermiseinsenkung, in die er sich erstreckt.

Ich halte vielmehr diese distale Einsenkung für das, was Unna (32) „obere Bucht", Kölliker (29) „distale Grenzfurche",

Zander (34) „ventrale Einsenkung“ nennt, also für das, was beim Menschen der schwachen Rinne am Nagelsaume entspricht.

Ganz anders stellen sich diese Verhältnisse bei meinem Embryo dar. Beim makroskopischen Betrachten der Hand sieht man kurz vor dem Ende der Finger rein dorsal und rein nach oben eine halbkugelige, rings von einer flachen Furche umgebene Papille hervorragen (Fig. 1). Sie wird vollständig, haubenartig, vom Nagel bedeckt. So bildet dieser selbst eine Halbkugel. Spitze oder Schneide ist an ihm nicht zu bemerken. Genau entspricht diesem Bilde auch der Befund an den Schnitten (Fig. 4). Infolge der oben beschriebenen Krümmung des Ungualteiles der Endphalanx ragt die Ungualpapille rein dorsal und rein nach oben hervor. Rings um sie bildet das Rete Malpighi eine tiefe Einsenkung, die zum größten Teile von Epidermiszellen erfüllt ist. Bei den Längsschnitten sieht man sie natürlich nur als proximale und distale Einsenkungen. Aus der proximalen geht der Nagel hervor, legt sich platt über die ganze Papille hinweg, dringt aber nicht in die distale ein, sondern splittert sich über ihr nach vornoben ab. Auch hier ist keine Spitze an ihm zu bemerken. Doch ist er an der Umbiegungsstelle verdickt, so die Stelle anzeigend, wo später die Spitze sich bildet. Ein Unterschied zwischen proximalem und distalem Teile, also zwischen Krallenplatte und Sohlenhorn, ist nicht oder kaum zu machen. Der, ersterer entsprechende Teil des Nagels ist nach außen scharf und glatt abgegrenzt, der, letzterem entsprechende beginnt schon an der Umbiegungsstelle in kleinen Hornplättchen und -Fäserchen abzusplittern. Jener ist auch dünner, vielleicht aber etwas fester, dieser dicker, vielleicht aber weniger fest. Doch ist eine scharfe Grenze zwischen beiden nicht vorhanden. Sie gehen unmittelbar ineinander über. Chemisch, physikalisch und histologisch verhalten sie sich ebenfalls ganz gleich, wie Hornsubstanz. Es ist also auch hier der ganze Nagel ein einheitliches, rein terminales Gebilde.

Am Fuße (Fig. 3) ist ein Unterschied nur insofern vorhanden, als, infolge der gestreckten Endphalanx, die Nagelpapille nicht nach oben, sondern, wie bei Lebouco's Figur, nach vorn hervorragt. Sonst gilt alles für die Hand Gesagte.

Die Schnitte durch den Finger meines unbestimmbaren Embryo (Fig. 5) ergaben, wie schon gesagt, im ganzen dasselbe Bild, das Lebouco von den Schnitten durch seinen Otariafinger zeichnet. Nur in dem Gebiete des Nagels machen sich auch hier wesentliche Unterschiede bemerkbar. Die Nagelpapille ragt allerdings, wie

bei Phoca, wieder nach vorn hervor, da die Nagelphalanx gestreckt ist. Ganz anders verhalten sich jedoch die sie begrenzenden Einsenkungen. Die proximale ist ähnlich. Die distale zeichnet Lebouco ähnlich der bei Trichechus, nur etwas tiefer, aber viel enger, so daß er sagen kann „que la partie cornée intermédiaire entre l'ongle et la pulpe du doigt s'est considérablement réduite de manière à ne plus former qu'une simple encoche épidermique". Bei meinen Schnitten sieht diese Einsenkung ganz anders aus. Sie wird gebildet durch die weit nach vorn ragende Nagelpapille und den außerordentlich langen Endlappen. Dadurch wird sie allerdings eng, dorsoventral zusammengepreßt, aber auch sehr tief. Ich möchte sie daher eher sehr gut ausgebildet nennen, als „considérablement réduite", zudem sie noch mehr vertieft wird durch die Einbuchtung des Rete Malpighi. Den Nagel zeichnet Lebouco wieder als dünne Hornlamelle, „une lamelle cornée mince dépassant le sommet de la phalange", die frei nach vorn endigt. Bei mir verhält sich der Nagel wie bei Phoca, d. h. er bedeckt die ganze Nagelpapille, endigt aber nicht wie bei Trichechus über der distalen Einsenkung, sondern dringt tief in sie ein, in ihren Epidermiszellen verschwindend. Hier habe ich auch einen Beweis dafür, daß mein Befund ein natürlicher ist. Der Nagel liegt nämlich noch nicht frei da, sondern ist noch in die Epidermis eingeschlossen, bedeckt vom Eponychium. Dadurch, daß auch dieses sich in die distale Einsenkung hinein erstreckt und in ihren Epidermiszellen auflöst, verhält sich diese Einsenkung viel eher sehr kompliziert als wie „une simple encoche".

Ein Unterschied zwischen Krallenplatte und Sohlenhorn ist nur insofern aufzufinden, als der letzterem entsprechende Teil etwas pigmentreicher ist. Sonst ist wiederum der ganze Nagel ein einheitliches, rein terminales Gebilde.

Fassen wir wieder zusammen. Wir haben gefunden, daß bei den Robben der ganze Nagel, bezw. die ganze Kralle embryonal noch einheitlich ist und rein terminal steht. Ein Unterschied zwischen Krallenplatte und Sohlenhorn beginnt sich eben erst bemerkbar zu machen.

In seinem „Lehrbuche der Anatomie des Menschen" sagt Gegenbaur, sich auf Zander stützend: „Die erste Andeutung des Nagels zeigt sich bei Embryonen als eine terminale", und in seiner Abhandlung „Zur Morphologie des Nagels" (35) betrachtet er sie phylogenetisch ebenfalls als endständig. An einer anderen

Stelle derselben Abhandlung bemerkt er dagegen: „Man hat kein Recht zu sagen, daß bei den Säugetieren noch endständige Nägel vorkommen.“ Natürlich kann dies also nur für erwachsene Tiere gelten.

Wie sollen wir uns nun die phylogenetische Differenzierung, deren Widerspiel wir in der ontogenetischen vor uns sehen, der ursprünglich einheitlichen Anlage in dorsale feste Krallenplatte und ventrales weiches Sohlenhorn erklären? Gegenbaur zeigt uns die bewirkende Ursache:

„Es ist diese Rückbildung (des ventralen Teiles zur Hornplatte) wahrscheinlich einer Verschiedenheit der Funktion entsprungen, deren Schwerpunkt auf den dorsalen Teil des primitiven Nagels zu liegen kommt. Es kann leicht verstanden werden, wie bei einer Krümmung der dorsalen Nagelplatte, die sich auch lateral der Endphalange angeschlossen hat, diesem Teile die Hauptfunktion des Nagels beim Scharren oder Graben oder auch beim Anklammern zufällt. Die Krümmung der dorsalen Nagelplatte, deren Kurve von der Krümmung der Dorsalfläche der Endphalanx bestimmt zu werden scheint, wird begünstigt durch die Nichtbeteiligung des ventralen Horngewebes, welches bei dem Wachstum der dorsalen Platte eine mehr passive Rolle spielt. Ich lege absichtlich auf die Funktion der dorsalen Nagelplatte das Hauptgewicht, denn es wäre irrig, dabei das Sohlenhorn in seiner Reduktion eine bedeutende Rolle spielen zu lassen, da wir vielerlei andere in Kurven wachsende Hornteile kennen, bei denen das Horngewebe nicht jene Sonderung in zwei sich gegenüberstehende, strukturell verschiedene Teile besitzt. Genug, die dorsale Nagelplatte stellt jetzt den wichtigsten Teil der gesamten Bildung vor“ (35).

Es würde sich demnach die phylogenetische Entstehungsweise folgendermaßen vollzogen haben:

Die erste Anlage der Nagelbildungen waren einfache Epithelverdickungen und -Verhornungen der Enden der Finger und Zehen zu ihrem Schutze. Je mehr sich die Tiere an reines Landleben gewöhnten, um so mehr wurden diese Schutzeinrichtungen nötig und damit auch ausgebildet. Aber zugleich wurden auch die Anforderungen an sie erhöht: sie wurden Stützorgane. Es ist klar, daß bei jeder Bewegungsweise auf dem Lande ein außerordentlicher Druck von unten nach oben auf die letzten Enden der Gliedmaßen ausgeübt wird, unter dem sie sehr zu leiden gehabt hätten, wenn nicht jener Druck durch passende Einrichtungen auf-

gehoben worden wäre. Er bestimmte die Gestalt der Nagelbildungen. Einmal mußte die dorsale Verhornung noch mehr gefestigt werden. Aber dies allein hätte nicht genügt. Die dorsale Platte mußte sich krümmen, soweit sie nicht schon durch die natürliche Gestalt des Phalangenendes gekrümmt war. Nur dadurch, daß sie eine sphärische Gestalt annahm, kann sie den Druck unschädlich machen. Es wirkt also hier ein ähnliches Prinzip, wie wir es bei unseren Wellblech-Einrichtungen haben, die jedoch aus anderen Gründen nur in einer Richtung gekrümmt zu sein brauchen. Zugleich gewannen die Nagelbildungen durch die sphärische Gestalt und terminale Zuspitzung einen hohen Grad von Elastizität. Wir sehr diese ihnen bei ihrer Thätigkeit zu statten kommt, brauche ich nicht weiter auszuführen. Es genügt, auf die Analogie mit der Schreibfeder hinzuweisen. — Soweit die passive Wirkung der Krallen. Aus der aktiven können wir uns die andere Erscheinung erklären, die Differenzierung in zweierlei Bestandteile. Ich habe oben (S. 34) die drei Hauptverrichtungen der Nagelbildungen erwähnt. Es ist klar, daß zu diesen eine Spitze oder scharfe Kante erforderlich ist. Hätte sich nun mit dem dorsalen Teile des Nagels zugleich der ventrale eben so sehr erhärtet, so wäre ein Organ entstanden, das an allen Seiten der Abnutzung gleichen Widerstand entgegensetzte, bezw. gleich leicht verfiele. Alle diese Bildungen wären also, etwa wie die Spitze eines Bleistiftes, durch den Gebrauch bald stumpf geworden. Ihr Zweck wäre dann verfehlt gewesen. So aber ist die Differenzierung eingetreten, bezw. der ventrale Teil weich geblieben. Dorsaler und ventraler Teil stoßen an der Benutzungskurve zusammen. Der dorsale feste Teil wird langsam abgenutzt, der ventrale weiche Teil rascher. So erhält sich immer eine scharfe Schneide und, je nach der Krümmung, Spitze. Zugleich bietet dann auch das weiche Sohlenhorn ein elastisches Polster dar, das den Nagel und die Endphalanx vor vielen mechanischen Verletzungen schützt. Die Abnutzung des Nagels wird wieder ausgeglichen durch das stetige Nachwachsen, das gemäß der Abnutzung am dorsalen Teile infolge seiner konzentrierten Festigkeit langsamer von statten geht, am ventralen Teile infolge seiner weichen, lockeren Beschaffenheit rascher. — Wir haben also in den Nagelbildungen Organe, analog den Nagezähnen.

Die Rückbildung des Sohlenhornes bei den Affen und dem Menschen sucht man zu erklären durch die starke Entwickelung der Fingerbeere. Ich glaube, daß diese nur die indirekte Ursache

ist. Wir sahen bei manchen Robben die Fingerbeere, als die wir doch nach den trefflichen Ausführungen LEBOUCQ's (22) den Endlappen zu betrachten haben, noch ungleich größer, und dennoch war das Sohlenhorn noch wohl entwickelt. Außerdem läßt man dabei die verminderte Krümmung der Krallenplatte, die den Nagel hervorruft, gänzlich unbeachtet, und beide Eigenschaften sind doch eng miteinander verknüpft. Ich glaube, man kann beide Erscheinungen, das Schwinden des Sohlenhornes und die Abflachung der Kralle zum Nagel einfach aus Nichtgebrauch erklären. Die aktive Bedeutung der Kralle ging mehr und mehr verloren, und auch die passive verminderte sich so sehr, daß wenigstens die starke Krümmung unnötig war. Sekundär wurde dann die Abflachung noch gefördert durch die Breitenausdehnung der Fingerbeere. Durch Verlust des aktiven Wertes und durch Umbildung der Fingerbeere zum Tastorgan verschwand dann auch das Sohlenhorn.

Auch für die RYDER-WEBER'sche Hypothese können die Nägel von großem Werte werden. Wäre sie richtig, so müßten bei den Walen Nagelrudimente, wenn vorhanden, natürlich am Ende der 3. Phalanx sich finden, da die weiteren Phalangen ja aus dem Endlappen hervorgegangen wären. Von diesem Gedankengange geleitet, hat LEBOUCQ Flossen von Walembryonen untersucht und bei einigen Nagelrudimente beschrieben am distalen Ende der letzten Phalangen. Er schließt daraus mit Recht: „Folglich ist die distale Phalanx der Cetaceen (von ihrer Ordnungszahl abgesehen) mit der Nagelphalanx der übrigen Säugetiere homolog; und es hat keine adaptive Verlängerung der Finger nach dem phylogenetischen Erscheinen der Nägel stattgehabt" (23). Ich habe dann selbst Hände von Walembryonen, und zwar von Globiocephalus melas, Beluga leucas und Balaenoptera rostrata, wofür ich ebenfalls der Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. KÜKENTHAL zu Danke verpflichtet bin, geschnitten und untersucht, aber nur am Ende des ersten Fingers von Beluga leucas etwas gefunden, was ich als Nagelrudiment ansprechen möchte. Da dieser Finger jedoch ganz rudimentär ist, lege ich hierauf kein Gewicht.

Litteraturverzeichnis.

1. G. Cuvier, Le règne animal, Tome I.

2. Brehm's Tierleben, 3. Aufl., Band 2. Leipzig und Wien 1890.

3. M. Duvernoy, Recherches anatomiques sur les organes du mouvement du Phoque commun, Phoca vitulina L. Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle. T. IX, Paris 1822.

4. J. Murie, On Phoca groenlandica Müll., its modes of progression and its anatomy. Proceedings of the Zoological Society of London, 1870.

5. Ev. Home, Some curious facts respecting the Walrus and Seal, discovered by the examination of specimens brought to England by the different ships lately returned from the Polar Circle. Philosophical Transactions, 1824.

6. K. E. von Baer, Anatomische und zoologische Untersuchungen über das Walroß (Trichechus rosmarus) und Vergleichung dieses Tieres mit anderen See-Säugetieren. Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de St. Petersbourg, 1838.

7. J. Murie, Researches upon the anatomy of the Pinnipeds. Part. I. On the Walrus (Trichechus rosmarus L.). Transactions of the Zool. Soc. of London, Vol. VII, 1869.

8. id., Part. II, III. Descriptive anatomy of the Sea-lion (Otaria jubata), ibid. Vol. VII (1869), VIII (1874).

9. J. Clark, On the Eared Seals of the Islands of St. Paul and Amsterdam, with a description of the Fur-Seal of New-Zeeland, and an attempt to distinguish and rearrange the New-Zeeland Otariida. Proceedings of the Zool. Soc. of London, 1875.

10. W. A. Forbes, Notes on the external characters and anatomy of the Californian Sea-lion (Otaria gillepsii). Transactions of the Zool. Soc. of London, Vol. XI, 1882.

11. Fr. E. Beddard, On the structure of Hookers Sea-lion (Arctocephalus Hookeri). Transactions of the Zool. Soc. of London, Vol. XII, 1890.

12. L. Camerano, Richerche intorno all' Anatomia di un feto di Otaria jubita (Forster). Memorie della Reale Accademia della Scienze di Torino, Serie seconda, T. XXXV, 1884.

13. J. A. Allen, History of North American Pinnipeds. A monography of the Walruses, Sea-Lions, Sea-Bears and Seals of North

America. U. S. Geological and Geographical Survey. Washington 1880.

14. J. A. Ryder, On the probable origin, homologies and development of the flukes of Cetaceans and Sirenians. The American Naturalist, T. XIX, 1885.

15. — — On the genesis of the extra terminal phalanges in the Cetacea, ibid.

16. Albrecht, Über die cetoide Natur der Promammalia. Anatomischer Anzeiger, 1886.

17. M. Weber, Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprunge der Cetaceen. Jena 1886.

18. — — Über die cetoide Natur der Promammalia. Anat. Anz. 1887.

19. H. Leboucq, La nageoire pectorale des Cétacés au point de vue phylogénique. Anat. Anz. 1887.

20. — — Über das Fingerskelet der Pinnipedier und Cetaceen. Anat. Anz. 1888.

21. — — Recherches sur la morphologie de la main chez les Pinnipèdes. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee 1888.

22. — — Recherches sur la morphologie de la main chez les mammifères marins. Archives de Biologie, T. IX, 1889.

23. — — Über Nagelrudimente an der fötalen Flosse der Cetaceen und Sirenier. Anat. Anz. 1889.

24. W. Kükenthal, Über die Hand der Cetaceen. 2 Mitteilungen. Anat. Anz. 1888.

25. — — Über die Hand der Cetaceen. 3. Mitteilung. Anat. Anz. 1890.

26. — — Cetologische Notiz. Anat. Anz. 1890.

27. — — Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. I. Teil. Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena, III. Band, I. Abt., Jena 1889.

28. — — Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrbücher, Band V, 1891.

29. A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. I. Bd., Leipzig, 1889.

30. G. Baur, Einige Bemerkungen über die Ossifikation der „langen" Knochen. Zool. Anzeiger, Nr. 206, 1885.

31. O. Siedamgrotzky, Über die Struktur und das Wachstum der Krallen der Fleischfresser. Berichte über das Veterinärwesen im Königreiche Sachsen für das Jahr 1870, XV. Jahrgang, Dresden.

32. P. Unna, Beiträge zur Histologie und Entwickelungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Archiv für mikrosk. Anatomie. XII. Band, 1876.

33. J. Boas, Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugetiere. Morphologisches Jahrbuch, Bd. IX, 3. Heft, 1884.

34. R. Zander, Die frühesten Stadien der Nagelentwickelung

und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt., I. u. II. Heft, 1884.

35. C. Gegenbaur, Zur Morphologie des Nagels. Morphologisches Jahrbuch, Band X, 1885.

36. Beilstein, Handbuch der organischen Chemie. Hamburg u. Leipzig 1881.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Figur 1. Trichechus rosmarus. Embryo, nat. Größe.
„ 2. „ „ rechter Daumen, Sagittalschnitt.
„ 3. „ „ „ Hallux, „
„ 4. „ „ rechte Hand, 2. Finger, Ungualteil, Sagittalschnitt.
„ 5. Otaria? rechter Daumen, Sagittalschnitt.
„ 6. Phoca groenlandica, rechter Hallux, Sagittalschnitt.

Fig. 2.

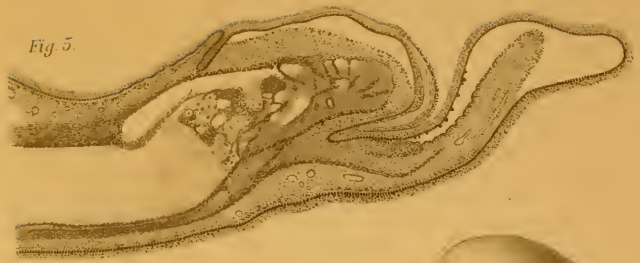
Fig. 5.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 1.

Fig 6.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: NF_21

Autor(en)/Author(s): Reh Ludwig Heinrich

Artikel/Article: Die Gliedmafsen der Robben. 1-44