

Bau und Entwicklung des Carpus und Tarsus vom Hyrax.

Von

Erich Fischer.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Hierzu Tafel XXXIII.

Die erste Beschreibung des Carpus und Tarsus eines Hyrax verdanken wir CUVIER¹⁾. Er findet im Carpus 9 Elemente. Die in seiner Arbeit gegebene Deutung derselben behält er in seinen späteren Veröffentlichungen nicht bei, und daher folge ich bei der Darstellung seiner Ansichten der letzten Beschreibung, die er 1834 in der 4. Aufl. der *Rech. sur les ossements fossiles*, T. III, p. 267 ff., gegeben hat. Hier sagt CUVIER: „Le carpe, en est bien singulier, car c'est au carpe de singe qu'il ressemble le plus par la division de son scaphoïde en deux pièces.“ Die 9 Elemente des Carpus deutet er als: Scaphoid, Lunare, Cuneiforme, Pisiforme, Trapezium, Trapezoid, Magnum, Unciforme und das unter dem Scaphoid liegende Stück als „l'os qui en est démembré“.

MECKEL²⁾ findet in der zweiten Reihe des Carpus nur 3 Knochen, er übersieht augenscheinlich das zwischen den 2 Reihen liegende Element, das Trapezium CUVIER's, und das Rudiment des 1. Fingers, da er die ersteren beiden gar nicht erwähnt und p. 383 angiebt, daß beim Daman der 4. Mittelhandknochen nach außen sitze.

Der Darstellung MECKEL's scheint WAGNER³⁾ gefolgt zu sein, der über den Carpus des Hyrax schreibt (p. 311): „Die Hand-

1) G. CUVIER, *Description ostéologique et comparative du Daman* 2 Taf. *Ann. du Muséum*, T. III, 1804.

2) MECKEL, *Syst. d. vergl. Anatomie*, Halle 1825, Teil II, Abt. 2, p. 382 ff.

3) WAGNER, *Supplementband*, 4. Abt. von SCHREBER-WAGNER, *Die Säugetiere*, Erlangen 1844, p. 311.

wurzel enthält in der ersten Reihe 4, in der zweiten 3 Knochen.“ Dies sei besonders darum erwähnt, weil LANGKAVEL in einer ausführlichen Beschreibung der Gattung Hyrax vom Jahre 1888¹⁾ bei der Besprechung der Anatomie der Extremitäten auf die ungenaue Darstellung von WAGNER verweist.

Wesentlich genauer ist die Darstellung DE BLAINVILLE's²⁾. Er weist dem Carpus nur 8 Elemente zu, da er das Trapezium CUVIER's als Metacarpale I ansieht. Im übrigen stimmt seine Deutung mit der CUVIER's überein, nur spricht er das „vom Scaphoid losgelöste Stück“ als Trapezium an, das sich zwischen die beiden Reihen „entre le scaphoïde et le trapézoïde en forme d'un petit coin“ eingeschoben hat. Die Artikulation dieses Trapezium mit dem von ihm als Metacarpale I gedeuteten Elementes giebt ihm den Beweis für die Richtigkeit seiner von CUVIER abweichenden Deutung. (Diese Artikulation ist am frischen Skelet nicht nachzuweisen; s. u.)

Auf anderem Wege, und wohl ohne DE BLAINVILLE's Arbeit zu kennen (wenigstens fehlt das Citat), gelangt GEGENBAUR³⁾ dazu, das Element, das CUVIER als Trapezium deutet, wie DE BLAINVILLE als Metacarpale I zu erklären, indem er Hyrax zu den Pachydermen rechnet und nun vom Elefanten über Hyrax zum Hippopotamus in der Rückbildung des Daumens eine kontinuierliche Reihe findet. Da er nun den Knochen von Elephas, der heute allgemein (BAUR, DÖDERLEIN, WEBER) als Carpale 1 gedeutet wird, für das Metacarpale I halten zu müssen glaubt — „denn ein so gänzlich aus der Reihe gerücktes Carpale ist ganz ohne Analogie“ — so gelangt er auch bei Hyrax zu dieser Deutung. Vom Centrale, dem Trapezium nach DE BLAINVILLE, spricht er gar nicht; wahrscheinlich hat er das Skelet eines Dendrohyrax untersucht, bei dem das Centrale mit dem Trapezoid verwächst. Von dem nach seiner Darstellung noch fehlenden Trapezium glaubt er, daß es mit dem Trapezoid verschmolzen sei; diese Annahme sei durch die Analogie mit dem Hamatum wahrscheinlich gemacht.

1) LANGKAVEL, Hyrax. Zool. Jahrb., Abt. f. System., Bd. III, p. 345.

2) DE BLAINVILLE, Ostéographie des Mammifères, Paris 1839—64, T. III, p. 27 ff.

3) GEGENBAUR, Carpus und Tarsus, 1864.

Einige Jahre später wird BRANDT¹⁾ durch seine Untersuchungen wieder zu der Ansicht CUVIER's zurückgeführt, nur betrachtet er, einer früher von CUVIER vertretenen Meinung folgend, das Centrale nicht als ein vom Scaphoid, sondern als ein vom Trapezoid losgelöstes Stück; dagegen schließt sich GEORGE²⁾ im Jahre 1875 in seiner „Monographie du genre Daman“, wohl ohne Kritik, der Ansicht DE BLAINVILLE's wieder vollständig an.

Keiner der Forscher hatte bisher das freie Centrale von Hyrax als solches erkannt, und die Forscher, die sich später mit dem Carpus von Hyrax beschäftigten, wie GILL, FLOWER und COPE, fanden auch nicht die richtige Deutung, oder hatten wohl, wie FLOWER, Hyrax dorsalis (Dendrohyrax) untersucht, bei dem das Centrale mit dem Trapezoid verschmilzt. Daher bemerkt auch LÉBOUCQ in seiner Arbeit über das Os centrale in einer Fußnote, indem er sich auf FLOWER beruft, daß das Centrale bei Hyrax mit zur Bildung des Trapezoid verwendet werde³⁾.

In dem folgenden Jahre 1885 finden wir 3 Veröffentlichungen, die das Centrale von Hyrax betreffen. Die Priorität gebührt wohl BAUR, der in seiner schon vom Oktober 1884 datierten Arbeit „Ueber das Centrale carpi der Säugetiere“⁴⁾ schreibt: „Hyrax capensis besitzt bekanntlich ein wohlentwickeltes freies Centrale.“ FLOWER ergänzt seine oben erwähnten Angaben, indem er in der 3. Auflage seiner „Osteology of Mammals“ vom Jahre 1885 über den Carpus von Hyrax capensis schreibt: „Es findet sich ein überzähliges Knöchelchen, das wahrscheinlich das Os centrale ist, obwohl es seiner Gestalt und Lage nach den Eindruck macht, als ob es ein losgelöstes Stück des proximalen Teiles vom kleinen Trapezbein wäre“⁵⁾. Endlich war es WERTHEIMER, der in Paris 3 Skelete vom Daman (D. de Syrie et D. du Gabon) untersuchte und das stetige Vorhandensein eines freien Os centrale im Carpus dieser Species nachwies⁶⁾.

1) JOH. FR. BRANDT, Untersuchungen über die Gattung der Klippschliefer. Mém. de l'Acad. Imp. d. Sciences de St. Pétersbourg, Série 7, T. XIV, No. 2.

2) GEORGE, Ann. des Sciences naturelles, Série 6, Zool. et Paléont., T. I, Art. No. 9, p. 97 ff.

3) H. LÉBOUCQ, Rech. sur la morphologie du carpe chez les Mammifères. Archiv de Biologie, T. V, 1884.

4) Zool. Anzeiger, 1885, Bd. X, p. 455—457.

5) Citiert nach der deutschen Uebersetzung vom Jahre 1888.

6) WERTHEIMER, Le carpe des Hyracoïdes. Compt. Rend. hebdom. des Séances d. l. Société de Biologie, 1885, p. 281.

Unterdessen aber hatte der Carpus von Hyrax von einem anderen Gesichtspunkte aus das Interesse der Forscher erregt. Nach dem Vorangange KOWALEWSKY's¹⁾, der eine auf die Verwandtschaft begründete Einteilung der Ungulaten mit Hilfe ausgestorbener Formen versuchte, und einen Ausdruck der Verwandtschaft in dem Aufbau und den Artikulationsverhältnissen der Extremitäten, besonders von Carpus und Tarsus fand, wandten besonders die amerikanischen Gelehrten ihre Aufmerksamkeit diesem neuen Einteilungsprinzip zu. So untersuchte man auch den Carpus von Hyrax, ob er der eines Ungulaten oder der eines Unguiculaten sei. Dabei fand GILL²⁾, daß die beiden Reihen des Carpus wie bei den heutigen Ungulaten alternierten, und FLOWER³⁾ teilte anfangs diese Meinung (cf. l. c. Fig. 92). HUXLEY⁴⁾ und GEORGE⁵⁾ dagegen fanden den Carpus „normal“, d. h. dem der Unguiculaten ähnlich, indem die gerade Verlängerung der Achse des 3. Mittelhandknochens das Os magnum und das Lunare schneidet. COPE⁶⁾, welcher 1882 schon auf die Uebereinstimmung des Carpus der Condylarthra mit dem der Hyracoidea hingewiesen hat, sagt in seiner Arbeit „The Classification of the Ungulate Mammalia“⁷⁾: „In the manus of Hyrax capensis (from VERREAUX, Paris) I find the following conditions of the carpus. The bones of the 2 series are articulated consecutively, and not alternately, they do not interlock, but inasmuch as the magnum is a little narrower than the lunar, the latter is just in contact (anteriorly) with the trapezoides (centrale) on the one side, and the unciform on the other.“ POUCHET und BEAUREGARD⁸⁾ bestätigen die Beobachtungen von COPE, nur stellen sie fest — inzwischen war die richtige Deutung des Centrale, die COPE nur für möglich hielt (s. o.), allgemein anerkannt worden — daß das Intermedium mit dem Centrale und nicht mit dem Trapezoid einen kleinen Kontakt

1) KOWALEWSKY, Anthracotherium. Palaeontographica, Bd. XXII.

2) GILL, Arrangements of the families of Mammals. Miscellaneous Coll., 230, 1872.

3) FLOWER, Osteology of Mammals, London 1876.

4) HUXLEY, Anatomie der Wirbeltiere, Breslau 1873, p. 363.

5) GEORGE, l. c.

6) COPE, American Naturalist, 1882, p. 522.

7) COPE, Proceed. of the American Philos. Soc., held at Philadelphia, Vol. XX, 1883, p. 439 ff.

8) POUCHET et BEAUREGARD, Traité d'ostéologie comparée, Paris 1889.

hat. Dagegen findet RÜTIMEYER¹⁾, daß „der Carpus vollständig gleich gebaut ist, wie bei dem Elefanten, mit streng serialer Anordnung seiner Teile, nur sind wiederum das 2. und 3. Stück so verschoben“ (gemeint ist, wie sich aus dem Zusammenhang ergibt, Mc. II und Mc. III), „daß sie nebst ihrer normalen Gelenkung noch einen kleinen Haltpunkt an dem zunächst nach außen liegenden Carpalstücken finden“. Auch OSBORN²⁾ bestätigt „the strictly serial order“ und schreibt, daß „the metacarpals show decided lateral displacement“.

Einen neuen Gesichtspunkt bringt LEUTHARD³⁾, indem er das Verhältnis von Breite und Höhe im Carpus bei den einzelnen Ungulaten bestimmt und bei dem Vergleich der Carpi von Elephas, Phenacodus, Hyrax und Tapir findet, daß der Carpus von Hyrax immer noch breiter als hoch ist, daß seine einzelnen Elemente noch digital angeordnet sind, aber statt der indifferenten viereckigen Form mehr charakteristische Gestalt angenommen haben.

Endlich hat noch v. BARDELEBEN⁴⁾ den Carpus und Tarsus von Hyrax auf das Vorhandensein eines Praepollex bzw. Praehallux untersucht, worüber er schreibt: „Naturally neither a Pp. nor a Ph. is present in the Ungulata vera nor in Hyrax.“

Der erste Bearbeiter des Tarsus vom Hyrax ist ebenfalls CUVIER, welcher wiederum in der 4. Aufl. der *Rech. sur les ossem. foss.*⁵⁾ nach mehrfacher Aenderung seiner Ansichten den Tarsus des Damans folgendermaßen beschreibt: „Je ne connais aucun animal où la partie tibiale de l'astragale devie autant de la partie tarsienne. La première semble déjetée en-dehors, et ne tient à la seconde que par la moitié de leur diamètre commun. La poulie tibiale est peu profonde; la face scaphoïdienne est presque plane comme dans le Tapir et ne touche pas au cuboid. . .

1) RÜTIMEYER, Ueber einige Beziehungen zwischen den Säugtieren alter und neuer Welt. Abhandl. Schweizer. Pal. Ges. Zürich, Bd. XV, 1888, p. 12.

2) H. F. OSBORN, The evolution of the Ungulate foot, in: SCOTT and OSBORN, The Mammal. of the Uinta formation. Transact. of the Amer. Philos. Soc., Vol. XVI, 1889, p. 532.

3) FR. LEUTHARD, Ueber die Reduktion der Fingerzahl bei Ungulaten. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. V, 1891, p. 98 ff.

4) K. v. BARDELEBEN, On the bones and muscles of the mammal. hand and foot. Proc. Zol. Soc. London, Vol. XX, XXI, p. 356.

5) l. c. 1834, T. III, p. 269.

Le calcanéum est déprimé, et ne s'élargit pas dans sa partie antérieure.

Le scaphoïde porte deux cunéiformes, et le cuboïde un seul métatarsien. . . . Il y a sous la peau, au bord interne du pied un vestige, à la vérité très petit, de cunéiforme et de pouce; en sorte que cet ongle a quelque analogie avec celui des makis. . . . Je n'ai rien pu trouver sous le pied ni à son bord externe qui ressemblât à un vestige de cinquième doigt.“

Diese Darstellung CUVIER's ist für alle wichtigen Verhältnisse, wie sie der Tarsus eines erwachsenen *Hyrax capensis* zeigt, erschöpfend; nur ist nicht ganz klar, was CUVIER als „vestige de cunéiforme et de pouce“ ansieht. Auf seiner Tafel (l. c. Taf. LXV, Fig. 17) bildet er nur das Cuneiforme 1 ab. Nach MECKEL¹⁾ fehlt dieses Element dem Daman. Dieser Autor findet nur 6 Fußwurzelknochen. Seine Angaben aber über die eigentümliche Form des Astragalus stimmen mit denen CUVIER's überein. Auch WAGNER²⁾ findet wie MECKEL nur 6 Knochen in der Fußwurzel, er erweitert aber CUVIER's Angaben von den Fingerrudimenten, indem er sagt: Daumen und 5. Finger fehlen, „beide nur durch ein schwaches Rudiment, das der Basis des 2. und 4. Mittelfußknochens ansitzt, repräsentiert“. DE BLAINVILLE³⁾ spricht wie CUVIER den Rest des 1. Fingers als Cuneiforme 1 an, kann aber kein „vestige de pouce“ finden. Er giebt eine detaillierte Beschreibung der einzelnen Elemente des Tarsus und weist zuerst darauf hin, daß Tibia und Fibula beide nur mit dem Astragalus artikulieren, und behauptet, daß jedes Metatarsale nur mit „un seul tarsien“ artikuliert.

GEGENBAUR⁴⁾ erwähnt nur das Vorhandensein des 1. Keilbeins, dagegen giebt BRANDT⁵⁾ wieder eine ganz ausführliche Schilderung der einzelnen Tarsalelemente und ihrer Artikulation. Auch er konnte wohl das 1. Keilbein, aber kein Daumenrudiment finden. Irrtümlich giebt er an, daß „der unterste Saum der Fibula unten mit dem Calcaneus artikuliert“. Dagegen berichtigt er die Ausführungen DE BLAINVILLE's, betreffend die Artikulation der Metatarsalien an den einzelnen Knochen des Tarsus.

1) l. c. p. 454.

2) l. c. p. 311.

3) l. c. p. 31.

4) l. c. p. 111.

5) l. c. p. 31.

Ziemlich unklar ist mir folgender Satz aus der Beschreibung des Tarsus der Hyracoidea von HUXLEY¹⁾: „Das Ende des inneren Knöchels gelenkt mit einem Fortsatz des Sprungbeines“ (s. u.). Wahrscheinlich²⁾ hat HUXLEY ein Exemplar von *Dendrohyrax* untersucht, da er fortfährt: „Die Distalseite des letzteren Knochens besitzt eine Facette für das Würfelbein. Die 1. und 5. Zehe sind selbst nicht rudimentär vertreten.“

Die Angaben GEORGE'S³⁾ kann ich übergehen, da er nur Citate aus CUVIER und DE BLAINVILLE giebt. Von einem neuen Bestandteil des Tarsus von *Hyrax* berichtet G. BAUR⁴⁾ folgendermaßen: „Bei *Hyrax* finde ich zwischen Astragalus und Naviculare ein kleines Knochenstückchen.“ Dieses homologisiert er mit dem sogen. „Sesambein“ der Nager, in welchem er das ursprüngliche „Tibiale“ sieht. Ein Jahr später stellt BAUR⁵⁾ in einer gegen v. BARDELEBEN'S, auf das „Intermedium tarsi“ gegründete Homologisierung des Carpus und Tarsus, gerichteten Arbeit noch fest, daß bei den Hyracoideen keine Andeutung einer Teilung des Astragalus vorhanden sei.

Inzwischen hatte man auch wieder bei Untersuchungen des Tarsus das Hauptgewicht auf die Artikulation gelegt, und COPE, der bekanntlich auf Grund der Artikulationsverhältnisse im Carpus und Tarsus sein System der Ungulaten aufstellte, findet⁶⁾ CUVIER'S Angaben über den Tarsus von *Hyrax* bestätigt und zeigt, daß die Fibula am Astragalus, nicht aber am Calcaneus artikuliert. MARSH⁷⁾ betont besonders, daß die „tarsals are not interlocking“ und daß *Hyrax* „three bones in first tarsal row“ besitzt, zwei Eigentümlichkeiten, welche die Hyracoidea mit den Urungulaten MARSH'S gemein haben.

Auch RÜTIMEYER⁸⁾ beschreibt ausführlich, daß sich der Astragalus nur auf das Naviculare, der Calcaneus nur auf das Cuboid „stützt“, daß dagegen das Metatarsale 2 außer mit dem Tarsale 2

1) l. c. p. 363.

2) Cf. weiter unten OSBORN.

3) l. c. p. 98, 99.

4) G. BAUR, Zur Morphologie des Tarsus der Säugetiere. *Morph. Jahrb.*, Bd. X, p. 459.

5) G. BAUR, Bemerkungen über den Astragalus und das „Intermedium tarsi“ der Säugetiere. *Morph. Jahrb.*, Bd. XI, p. 478.

6) COPE, l. c. p. 441 und 444.

7) MARSH, l. c. p. 173 und 146.

8) l. c. p. 12 und 13.

auch mit dem Tarsale 3 artikuliert. In einer Fußnote erwähnt er, daß es bei *Hyrax sylvestris* durch sorgfältige Präparation gelingt, noch ein unzweideutiges Rudiment des 5. Fingers bloßzulegen.

Dieses den 5. Finger andeutende Knochenknötchen bespricht auch FLOWER¹⁾ bei *Hyrax*, allerdings ist nicht recht ersichtlich, bei welcher Art er es gefunden hat. Ferner soll nach ihm das von BAUR gefundene Tibiale häufig mit dem Naviculare verschmelzen.

Bezüglich der Artikulationsverhältnisse stimmen seine Angaben, wie auch die von POUCHET und BEAUREGARD²⁾ mit denen von COPE und MARSH überein. POUCHET und BEAUREGARD bringen noch in der Erklärung zur Abbildung des Tarsus des Damans die vollständig neue Thatsache, daß die zwei „*cunéiformes sont plus ou moins complètement soudés*“.

Bei der Untersuchung des Fußbaues von *Dendrohyrax* und *Hyrax* fand OSBORN³⁾ die wichtige Thatsache, daß bei *Hyrax* der Astragalus nur mit dem Naviculare artikuliert, während dieser Knochen bei *Dendrohyrax* (*H. arboreus*) auch eine Facette für das Cuboid hat (cf. weiter oben HUXLEY, p. 697). Ferner schreibt OSBORN, daß im Tarsus von *Hyrax* „the calcaneo-cuboidal articulation is actually in some cases below the level of the astragalo-naviculare“, wie bei *Phenacodus*. Dies hat LEUTHARDT⁴⁾ nicht beobachten können, denn er schreibt: „Im Tarsusbau zeigt *Hyrax* große Aehnlichkeit mit *Phenacodus*, doch hat das Cuboideum bereits das Niveau des Naviculare erreicht.“ Nach LEUTHARDT ist keine Spur eines 1. oder 5. Fingers mehr zu finden, allerdings erwähnt auch er das Rudiment des Tarsale 1.

Die flache distale Facette des Astragalus (für das Naviculare) betrachtet LEUTHARDT als eine Modernisierung, während SCHLOSSER⁵⁾ in ihr ein übereinstimmendes Merkmal zwischen *Hyrax* und den *Condylarthra* erblickte, in der flachen proximalen Facette aber einen ursprünglicheren Zustand als bei *Phenacodus* sah.

Wie man aus voranstehender Litteraturübersicht ersieht, herrscht über Aufbau, Zahl, Deutung und Artikulation der Elemente

1) FLOWER, l. c. p. 312 und 323.

2) POUCHET et BEAUREGARD, l. c. p. 170.

3) OSBORN, l. c. p. 537.

4) l. c. p. 112, 113.

5) SCHLOSSER, Beiträge zur Stammesgeschichte der Huftiere etc. Morph. Jahrbuch, Bd. XII, 1887, p. 33, 34.

sowohl des Carpus wie auch des Tarsus durchaus keine Klarheit, woran wohl einestheils die bis vor kurzem noch sehr mangelhafte systematische Durcharbeitung der Familie der Hyracoidea schuld war, anderenteils aber auch das vollständige Fehlen einer embryologischen Untersuchung, welche außer der Menge der dabei in Betracht kommenden Fragen noch besonders deshalb sehr lohnend sein mußte, weil die Entwicklungsgeschichte dieses altertümlichen Carpus vielleicht Aufklärung über den Carpusbau der ältesten Säugetiere geben konnte.

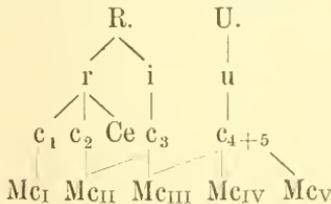
Es sei mir daher gestattet, an dieser Stelle Herrn Professor KÜKENTHAL meinen Dank auszusprechen für die Anregung zu dieser Arbeit, für seine Hilfe während derselben und für die Ueberlassung seines kostbaren Materials, einer Serie von Hyrax-Embryonen.

Ehe ich an die Darstellung meiner Befunde an den Embryonen gehe, möchte ich eine Beschreibung vom Carpus und Tarsus des erwachsenen *Hyrax syriacus* geben, als Resultat einer mit allen Kriterien und Fingerzeigen, welche mir die früheren Arbeiten gaben, angestellten Untersuchung von 2 erwachsenen Exemplaren der Species. Von dem ersten Tier erhielt ich die Hinterextremität als Trockenskelet, die Vorderextremität mit den Bändern und Sehnen in Alkohol aufbewahrt, von dem zweiten Tier habe ich beide Extremitäten selbst aus dem Fell herauspräpariert.

A. Erwachsendes Tier.

Der Carpus.

Das Schema des Carpus ist folgendes:



Daraus kann man die Zahl, Anordnung und Deutung der Carpalknochen ersehen. Daß der innerste Knochen der zweiten Reihe in der That ein Carpale und kein Metacarpale (DE BLAINVILLE, GEGENBAUR) ist, ergibt sich aus seiner Artikulation mit dem Radiale und aus seiner Entwicklung (s. Fig. 3 u. 4, Taf. XXXIII).

Radius und Ulna, welche bekanntlich durch Bindegewebe fest verbunden sind, bilden, zur Gelenkverbindung mit den Carpalien der ersten Reihe 4 Gelenkflächen aus, die Ulna eine, der Radius 3. Die Ulna bietet nur dem Ulnare, der Radius dagegen mit 2 Gelenkflächen, die einander zugeneigt sind, dem Intermedium und mit einer Gelenkfläche dem Radiale Insertion. Dementsprechend sind auch die proximalen Gelenkflächen der Carpalien der ersten Reihe ausgebildet; jedoch entspricht die ulnarwärts gerichtete Facette des Intermediums nicht ganz der korrespondierenden des Radius, weil sich hier eine breite, durch Bindegewebe ausgefüllte Lücke zwischen Intermedium und Ulnare findet. Das sehr große Pisiforme ist kaum sichtbar, wenn man auf den Carpus von oben blickt. Es findet seine einzige Knochenstütze an der plantaren Seite des Ulnare.

Einen Gegensatz zu der mannigfaltig ausgestalteten proximalen Gelenkfläche stellt die distale der ersten Reihe dar. Diese bildet eine kuppelartig nach oben gewölbte einheitliche Gelenkfläche, an der sich alle 3 Elemente beteiligen (vergl. Fig. 6, Taf. XXXIII). Den getreuen Ausguß dieser Kuppel stellt das proximale Gelenk der zweiten Reihe dar, welches in abnehmender Größe von dem c_{4+5} , dem c_3 , dem Centrale, dem c_2 und c_1 gebildet wird. Das Centrale in einer vom c_3 und c_2 gebildeten kleinen Ecke liegend, fügt sich also vollständig der zweiten Reihe ein. Dabei muß hervorgehoben werden, daß der Carpus von *Hyrax syriacus* den reinen serialen Bau aufweist, daß sich also das Ulnare nur auf das c_{4+5} , das Intermedium nur auf das c_3 und nur das Radiale sich auf das Centrale und c_2 und c_1 stützt (cf. das Schema p. 699). Es findet also keine Berührung, noch weniger eine Artikulation des Centrale mit dem Intermedium statt. Ebenso berührt das Intermedium, wie schon G. BAUR¹⁾ gezeigt hat, nie das Carpale 2, ein Verhalten, das dadurch interessant wird, daß WEITHOFER²⁾ eine geringe Ueberlagerung des c_2 am Carpus von *Elephas* nachweisen konnte.

Besonderes Interesse beansprucht auch die Verbindung der Metacarpalien mit dem Carpus, weil diese Gelenkung sowohl von KOWALEWSKY als auch von COPE systematisch verwertet worden ist.

1) G. BAUR, Bemerkungen zu dem Carpus der Proboscidier im allgemeinen. *Morph. Jahrb.*, 1889, Bd. XV, p. 481.

2) WEITHOFER, Einige Bemerkungen über den Carpus der Proboscidier. *Morph. Jahrb.*, 1888, Bd. XIV, p. 507—516.

Wie bei der Urform der Ungulatenextremität, wie sie KOWALEWSKY aufgestellt hat (*Anthracotherium* p. 143), und wie bei *Phenacodus* besitzt das Mc_{II} noch eine ulnare Facette für das c_3 und das Mc_{III} eine solche für das c_{4+5} (vergl. Fig. 6, Taf. XXXIII). An dem Hamatum artikulieren außerdem noch mit je einer Gelenkfläche das Mc_{IV} und Mc_V , und zwar nur ersteres distal. Das Mc_V aber artikuliert seitlich in einer wohlausgebildeten vertieften Facette (vergl. Fig. 5, Taf. XXXIII). Es ist dies ein Punkt, den ich hervorheben möchte, da die von CUVIER, LEUTHARDT, STEINMANN (Elemente der Paläontologie) POUCHET et BEAUREGARD gegebenen Abbildungen in dieser Beziehung alle ungenau sind, nur die Abbildung DE BLAINVILLE's (Taf. III) entspricht den tatsächlichen Verhältnissen.

Der Carpus in seiner Gesamtheit erscheint gewölbt, so als ob der ursprünglich ebene Carpus an seinen beiden Seiten nach unten gebogen wäre, oder wie man sich im Sinne LEUTHARDT's ausdrücken könnte, er ist im Begriff sich nach unten „aufzurollen“. Daraus erklärt es sich, daß das Pisiforme nicht zu sehen ist, wenn man oben auf den Carpus blickt, und daß das Rudiment des 1. Fingers seitlich unter dem 2. Finger liegt.

Das Verhältnis von Höhe zur Breite des ganzen Carpus ist nach LEUTHARDT bei *Hyrax capensis* wie $0,7 : 1,2 = 100 : 171$, nach meinen Messungen bei *Hyrax syriacus* wie

$$0,8 : 1,35 \text{ cm} = 100 : 169.$$

Die Knochen der zweiten Reihe nehmen von der ulnaren zur radialen Seite beständig an Größe ab, in der ersten Reihe ist auch das Ulnare das größte Element, das Radiale erscheint aber wegen des Fortsatzes, mit welchem es noch das c_1 erreicht, von mindestens gleicher Größe wie das Intermedium.

Einen neugefundenen Bestandteil des Carpus muß ich aber hier noch erwähnen, der bis jetzt stets, sogar von v. BARDELEBEN, übersehen wurde, obwohl ich diesen Knorpel in jedem Carpus der 2 von mir untersuchten Exemplare finden konnte, allerdings auch erst, nachdem ich durch Entdeckung des Elements bei Embryonen darauf aufmerksam geworden war. Es ist dies eine Knorpelspange, welche seitlich unten am Radiale ansetzt und längs des Carpus schräg nach unten zieht, wo sie in dem radialen Tastballen endet. Dieses Element gleicht augenscheinlich stark dem „Praepollex“ wie ihn EMERY¹⁾ von den Nagetieren, speciell vom

1) EMERY, Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets. Anat. Anz., 1890, Bd. V, p. 288 ff.

Kaninchen, beschreibt. In seiner Form und Richtung ist es auffallend ähnlich dem „Praehallux“, wie ihn v. BARDELEBEN von *Dasypus* und *Bathyergus* abbildet¹⁾, oder auch dem Praepollex von *Centetes* (l. c. Fig. 2), nur verläuft es bei *Hyrax* mehr schräg nach unten. Ich setze daher dieses Gebilde dem „Praepollex“ BARDELEBEN's homolog und werde es auch in Zukunft der Kürze halber so nennen. Die Maße waren beim erwachsenen Tier folgende:

Länge (größte dorso-volare Ausdehnung): 4,5 mm
 Breite (größte proximo-distale Ausdehnung): 1,8 „
 Dicke (größte ulnar-radiale Ausdehnung): 0,8 „

Es ist sicherlich von größtem Interesse, daß 2 so primitiv gebaute Carpi, wie die von *Elephas* und *Hyrax*, deren Ähnlichkeit, die aber nur eine „zufällige“ Erscheinung (SCHLOSSER, l. c. p. 7) sein soll, allbekannt ist, auch in dem Vorhandensein eines „Praepollex“ übereinstimmen. WEBER²⁾ betrachtet den „Praepollex“ von *Elephas* als einen „sekundären Erwerb, funktioneller Gründe wegen“, und auch bei *Hyrax* liegt die physiologische Erklärung für das Auftreten eines „Praepollex“ nahe genug.

Im ulnaren Tastballen liegt nämlich das ansehnliche Pisiforme und bildet da für die Hand beim Aufstellen eine feste Stütze. Um auch der radialen Seite eine Stütze zu geben, bildete sich jene Knorpelspange aus. Solcher Stützen bedurfte *Hyrax* um so mehr, als er durch festes Anpressen seiner Fußsohlen an die Unterlage die zwischen den Tastballen befindliche Luft herausdrängen kann und, sich auf diese Weise an Bäume und Felsen ansaugend, befähigt ist, sogar senkrechte Flächen zu erklimmen³⁾. Es leuchtet ein, daß dazu die Ausbildung einer radialen Stütze notwendig war, nachdem einmal das Pisiforme auf die untere ulnare Seite des Carpus gelangt war. Immerhin ist das Auftreten dieses Gebildes schon auf frühen embryonalen Stadien bei einem so primitiven Tier mit — was von Wichtigkeit ist — funktionslos gewordenem 1. Finger merkwürdig genug und scheint mir in Verbindung mit dem Auftreten eines Praehallux beim embryonalen

1) BARDELEBEN, l. c. Taf. XX, Fig. 1 und 4.

2) M. WEBER, Studien über Säugetiere, II. Teil, Jena 1898, p. 141.

3) MOHNICKE, Ueber das Vermögen verschiedener Säugetiere, sich mittelst des atmosphärischen Druckes u. s. w. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie, Bd. XXXII, p. 388--406.

Tarsus die Ansicht v. BARDELEBEN's und EMERY's zu stützen, in dem Praepollex bezw. Praehallux die Spur eines radialen Strahles zu sehen.

Der Tarsus.

Bei dem Tarsus ist die Wölbung bedeutend weniger auffallend, als bei dem Carpus; der Grund hierfür liegt augenscheinlich in der fast vollständigen Reduktion des 1. und 5. Fingers. Trotzdem ist aber kein Knochen des Tarsus verschwunden, sondern man findet außer allen kanonischen Elementen noch, wie BAUR¹⁾ gezeigt hat, bisweilen ein drittes in der ersten Reihe, das „Tibiale“. Dieses habe ich bei den erwachsenen Exemplaren nicht als selbständiges Knöchelchen nachweisen können, die embryologische Untersuchung zeigte mir aber, daß ein rundlicher Fortsatz an der tibialen Seite des Astragalus dem Tibiale BAUR's entspricht. Dieser Fortsatz bildet die distale untere Ecke der tibialen Seite des Astragalus und artikuliert noch etwas mit dem Naviculare. An der Gelenkfläche ist er fest und ohne Spur der einstigen Trennung mit dem Astragalus verwachsen, während an der Seite eine deutliche Lücke, welche von Knochenbälkchen durchsetzt ist, die noch bestehende Verwachsung andeutet. Nach BAUR verwächst das Tibiale auch mit dem Naviculare, und bei dem von HUXLEY untersuchten Tier mag es wohl den Fortsatz des Astragalus gebildet haben, der mit den Cuneiforme 1 artikuliert (cf. p. 697).

Ueber die eigentümliche Form des Astragalus haben bereits CUVIER, DE BLAINVILLE und BRANDT ausführlich berichtet. Ich möchte nur hinzufügen, daß auch bei *Hyrax syriacus* der Astragalus distal nur mit dem Naviculare artikuliert, daß aber seine proximale Gelenkfläche für die Tibia nicht flach, sondern vertieft ist, und daß er für die Gelenkung mit der Fibula eine stark vertiefte seitliche Facette besitzt. Der Malleolus der Tibia ist $\frac{1}{2}$ mal so breit als das zwischen Malleolus und Fibula liegende Stück des Astragalus. Der Calcaneus artikuliert auch bei *Hyrax syriacus* distal nur mit dem Cuboid; betreffs seiner sonstigen Ausbildung verweise ich auf die ausführliche Beschreibung bei BRANDT²⁾. Auch der dort gegebenen Beschreibung des Cuboids und des Naviculare habe ich nichts hinzuzufügen. Die Beobachtung von POUCHET

1) BAUR, Morph. Jahrb., Bd. X, p. 459.

2) l. c. p. 31.

und BEAUREGARD, daß die Tarsalia 3 und 2 miteinander verwachsen, kann ich bestätigen. Aeußerlich war die Verwachsung nicht zu bemerken, da die Knochengrenzen noch erhalten waren. Das Rudiment des 1. Tarsale ist sehr klein und schmiegt sich, ganz in Bindegewebe eingeschlossen und daher beim Präparieren leicht zu übersehen, innig an das Naviculare an. Es berührt weder das Tarsale 2 noch das Metatarsale II mehr, wie auch schon BRANDT beobachtet hat.

Ein freies Rudiment des 5. Fingers habe ich nicht nachweisen können, die Untersuchung der Embryonen zeigte mir, was mit dem gelegentlich frei auftretenden Ueberrest des 5. Fingers in der Regel geschieht.

Entgegen der Beobachtung OSBORN's¹⁾, daß sich die Astragalo-Naviculare-Artikulation in einer etwas höheren Ebene befindet als die Calcaneo-Cuboideal-Artikulation, kann ich die Angabe LEUTHARDT's²⁾ bestätigen, daß das Cuboid bereits das Niveau des Naviculare erreicht hat. Wie das Intercarpalgelenk, so bildet auch das Intertarsalgelenk eine gleichmäßige Fläche, dagegen findet sich zum Zwecke einer größeren Befestigung wieder eine mannigfachere Artikulation im Tarso-Metatarsalgelenk. Diese Gelenkung findet in 3 Ebenen statt. Am weitesten proximalwärts ragt das Tarsale 3, am wenigsten weit das Tarsale 2 (vergl. Fig. 9 u. 11, Taf. XXXIII). Daraus resultiert bei dem engen Zusammenschluß der Metatarsalien, daß das Metatarsale 4 eine kleinere und das Metatarsale 2 eine größere seitliche Gelenkfacette für das Tarsale 3 hat. Die erstere ist wegen ihrer Kleinheit wahrscheinlich von BRANDT übersehen worden.

In seinem ganzen Habitus gleicht der Tarsus am meisten, wie schon SCHLOSSER hervorgehoben hat, dem der subungulaten Nager, z. B. dem von Cavia, Hydrochoerus, andererseits aber auch dem der Rhinoceroten.

B. Die Befunde an Embryonen.

Zu meinen Untersuchungen standen mir 7 Embryonen von Hyracoiden zur Verfügung. Den ältesten und den jüngsten verwendete ich nicht, weil ersterer von einem Dendrohyrax

1) l. c. p. 537.

2) l. c. p. 133.

stammte und nur wenig größer war als der zweitgrößte Embryo; der jüngste Embryo aber von *Hyrax capensis* befand sich noch auf einem zu frühen Stadium. In dem embryonalen Gewebe seiner Extremitätenanlage hatte sich eben eine centrale Masse von Vorknorpel entwickelt. So blieb mir noch eine Serie von 5 Embryonen von *Hyrax syriacus* vom Sinai. Der älteste von diesen zeigte äußerlich bereits die ersten Spuren des Haarkleides in Gestalt von langen, einzeln stehenden, borstenförmigen Haaren, die in über den ganzen Körper verlaufenden Längsreihen angeordnet waren.

Die Länge der einzelnen Embryonen, die ich auch späterhin mit den vorgesetzten römischen Ziffern bezeichnen werde, war:

Embryo	I	Schnauzen-Steißlänge	10,7	cm
„	II	„	9,0	„
„	III	„	8,15	„
„	IV	war anderer Untersuchungen wegen bereits dekapitiert, die „ganze Länge“ war mit 4,8 cm angegeben,		
„	V	war auch ohne Kopf, Länge war nicht angegeben.		

In Bezug auf die histologische Ausbildung der Extremitäten befanden sich Embryo V und IV in der Periode des hyalinen Knorpels, und zwar Embryo V auf einem sehr frühen, Embryo IV ungefähr auf dem mittleren Stadium, so daß alle Knorpel gut differenziert, aber noch keine Gelenkspalten ausgebildet waren. Embryo III stand wohl auf der Grenze zwischen der genannten Periode und der Periode der Ossifikation, welcher Embryo II und I angehörten. Die Carpalelemente waren aber auch hier noch nur als Knorpel ausgebildet.

Bei allen diesen Embryonen waren an der Vorderextremität nur 4 und an der Hinterextremität nur 3 Finger äußerlich deutlich wahrzunehmen.

Der Carpus.

Vergleicht man die Entwicklung des Carpus von *Hyrax* mit der anderer Säugetiere, z. B. der der Katze oder Ratte, so fällt eine gewisse Uebereinstimmung im Bau des Carpus vom erwachsenen Tier bis zum jüngsten Embryo bei *Hyrax* auf. Mit wenigen Ausnahmen ist die Zahl und Anordnung der Elemente überall die nämliche. Diese Thatsache kann nicht überraschen,

wenn man bedenkt, daß Hyrax alle kanonischen Elemente des Säugetiercarpus frei besitzt, und daß die Anordnung derselben eine sehr altertümliche ist, wie uns die Paläontologie lehrt, welche Ansicht nun durch die Embryologie ihre Bestätigung findet.

Auch die oben besprochene Wölbung des Carpus findet sich schon bei den Embryonen, allerdings ist der Carpus um so flacher, je jünger der Embryo ist.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen wende ich mich nun der speciellen Beschreibung des Carpus der einzelnen Embryonen zu.

Embryo V.

Der jüngste von mir untersuchte Embryo zeigte folgende Verhältnisse (Fig. 1, Taf. XXXIII). Radius und Ulna, welche noch nicht verwachsen sind, sind an ihrem distalen Ende ungefähr gleich breit, während bei dem erwachsenen Tier der Radius etwas breiter ist. Bei den Carpuselementen aber findet man auch hier schon die Abnahme der Größe von der ulnaren nach der radialen Seite zu. Der seriale Bau ist trotz der fehlenden Gelenkspalten aufs schönste ausgeprägt. In der geradlinigen Fortsetzung der Ulna befindet sich das Ulnare, das c_{4+5} und das Mc_{II} , in der des Radius das Intermedium, das c_3 und das Mc_{III} . Eine Gerade, durch den Zwischenraum von Radius und Ulna gezogen, schneidet in ihrer Verlängerung kein Skeletelement, sondern fällt zwischen Intermedium, c_3 und Mc_{III} einerseits und Ulnare, c_{4+5} und Mc_{II} andererseits, teilt also den Carpus in eine radiale und eine ulnare Hälfte. Das Intermedium hat also auch auf diesem frühen Stadium keine Beziehungen zur Ulna. Der Radius trägt noch das Radiale. Zwischen dieses und das c_2 schiebt sich das Centrale ein, das durch seine verhältnismäßige Größe auffällt. Es ist ungefähr ebenso groß wie das Radiale und ist wie dieses in der histologischen Differenzierung den übrigen Carpalien voraus. Das Centrale lehnt sich an das c_3 an, ohne dessen Form zu beeinflussen, zu dem c_1 hat es keine Beziehungen. Letzteres ist als ein kugeliges Knorpel angelegt, der distalwärts in derselben Ebene endet, wie die anderen Carpalia der zweiten Reihe, und der das Mc_I trägt. Die Spuren der Wölbung des ganzen Carpus machen sich auch hier bemerklich, insofern als das Mc_I erst auf den tief geführten Schnitten erscheint, jedoch liegt der 1. Finger durchaus nicht unter

dem 2. Finger, er ist ihm auch nicht längs gelagert, sondern divergiert ziemlich stark mit ihm. Angelegt sind von dem 1. Finger das Metacarpale und eine Phalange. Beide zeigen auch schon bei diesem frühen Stadium die Rückbildung des Daumens.

Zwischen Radiale und c_1 schiebt sich seitlich vom c_2 noch ein accessorisches Element ein, das auf 3 Schnitten sichtbar ist (s. Fig. 2, Taf. XXXIII). Da über die Deutung der anderen Carpalelemente kein Zweifel bestehen kann, so muß man es als ein accessorisches Element betrachten, das seiner Lage zwischen distalen und proximalen Carpalien nach als ein Element der centralen Reihe — indem ich der Nomenklatur von THILENIUS¹⁾ folge — wird angesehen werden müssen. Dieses Centrale ist bisher noch nicht beschrieben worden, und dem Gebrauch folgend, die Carpalelemente von der radialen nach der ulnaren Seite zu zählen, muß man es wohl als Centrale 1 bezeichnen, während die anderen bisher bekannten 4 jedes in der Numerierung um eins heraufücken. Das Element findet sich in der gleichen Lage und Ausbildung auch in der anderen Hand. Ob man in diesem Element vielleicht die erste Anlage des Praepollex sehen könnte, lasse ich dahingestellt sein, mir erscheint dies fraglich, da man dann erst eine komplizierte Wanderung des Elements annehmen müßte, außerdem habe ich auch bei dem nächst älteren Embryo nichts gefunden, was diese Ansicht stützen könnte. Allerdings hat es morphologisch dieselbe Lage wie das sogenannte „radiale Sesambein“ von *Pithecus inuus* (cf. BAUR, Anat. Anz., Bd. IV, p. 49).

Das Pisiforme ist bei diesem Embryo bereits in fast gleichem Größenverhältnis wie bei dem erwachsenen Tier und histologisch mit den Carpalien übereinstimmend ausgebildet. Nur erscheint es zum größten Teil in den Carpus einbezogen, da es auf den tiefer geführten Schnitten das Ulnare mehr und mehr verdrängt und sich zwischen dieses und die Ulna einschiebt.

Da das Perichondrium noch nicht ausgebildet war, und sich die meisten Carpalknorpel nur als helle Partien aus dem embryonalen Gewebe heraushoben, konnte eine Frage nicht mit Sicherheit entschieden werden. Es schien nämlich, als ob das Intermedium auf den tiefer geführten Schnitten verschwände, und dafür ein neues Element an seine Stelle träte. Dieses Verhalten wäre

1) THILENIUS, Untersuchungen über die morpholog. Bedeutung access. Elemente am menschl. Carpus (und Tarsus). Morphol. Arb., Bd. V, Heft 3.

von großem Interesse, da es das Vorkommen eines 2. Centrale, das ich bei Embryo IV ausgebildet fand, bei allen jüngeren Stadien wahrscheinlich machen würde. Aus dem angegebenen Grunde erlaubten die Längsschnitte eine klare Entscheidung nicht, und die andere Hand war schon bereits früher verarbeitet. So war es mir unmöglich, den Nachweis an Querschnitten zu führen.

Die Beziehungen zwischen Carpus und Metacarpus sind einfach. Jedes Carpale trägt distal sein Metacarpale; an das Hamatum aber lehnt sich auch hier schon seitlich das Mc_I an. Ebenso ist auch schon bei diesem Embryo die später eintretende Verschiebung des Mc_{II} und Mc_{III} zum c_3 bzw. c_{4+5} angedeutet durch eine geringe Divergenz ihrer Längsachsen mit denen ihrer Carpalien.

Eine Andeutung der Trennung des Hamatum konnte nicht beobachtet werden.

Embryo IV (Fig. 3—5).

Der Carpus dieses Embryo ist der bei weitem interessanteste. Radius und Ulna sind auch hier noch nicht verwachsen, ihre distalen Enden berühren sich aber schon seitlich. Die Ulna erscheint hier etwas stärker als der Radius. Die Gelenkfläche der Ulna für das Ulnare liegt quer, die des Radius für das Intermedium und Radiale zieht schräg nach unten. Allenthalben sieht man den Uebergang von den Verhältnissen, wie sie Embryo V zeigt, zu den definitiven. Das Centrale ist im Wachstum gegen das Radiale zurückgeblieben, es schmiegt sich inniger an das c_3 an. Mc_{II} und Mc_{III} haben bereits ihre Gelenkflächen am c_3 bzw. c_{4+5} erhalten, und der 1. Finger divergiert nicht mehr so stark mit dem 2. Finger. Das Carpale I ist allerdings noch nicht verlängert, und dieser Embryo zeigt deutlich, daß wir es hier mit einem Carpale und keinem Metacarpale zu thun haben (s. Fig. 3 und 4, Taf. XXXIII). Das Mc_I gelenkt wieder seitlich am Hamatum, ja es reicht sogar so weit herauf, daß es Beziehungen zum Ulnare erhält. Das Pisiforme, das histologisch dadurch als zurückgeblieben erscheint, daß ihm das Perichondrium fehlt, gehört auch hier noch in den Carpus, berührt die Ulna und liegt seitlich neben dem Ulnare. Diese Lage des Pisiforme findet sich auch an dem von v. BARDELEBEN abgebildeten Carpus des fossilen Theriodesmus pylarchus, der uns später noch interessieren wird.

In Bezug auf den serialen Bau zeigen beide Hände von diesem Embryo eine interessante Verschiedenheit. In dem Carpus der

linken Hand artikuliert das Intermedium distal nur mit dem c_3 , in dem der rechten Hand hat es bei sonst gleichmäßiger Ausbildung noch eine kleine Gelenkfacette für das $c_4 + 5$. Diese Tatsache zeigt wohl deutlich, daß zuweilen kleine Abweichungen vom serialen Bau auftreten, denen aber keine zu große morphologische Bedeutung zugesprochen werden darf. In dem vorliegenden Falle wird die Ursache für das Uebergreifen des Intermedium in der mangelhaften Ausbildung des Ulnare zu suchen sein, welches im Vergleich zu dem der linken Hand auffallend schmal erscheint.

Eine wirkliche Störung des serialen Baues erleidet aber der Carpus beider Hände in den tieferen Schichten durch das Auftreten eines histologisch den anderen Carpalien gleichwertigen, wohl umgrenzten Elementes, eines **zweiten Centrale**. Dieses tritt auf den Schnitten zuerst am distalen Ende des Intermedium auf und liegt in der rechten Hand zwischen Intermedium, c_3 , $c_4 + 5$ und Ulnare (s. Fig. 5, Taf. XXXIII). Demgemäß ist es nach THILENIUS¹⁾ als ein Centrale 4 zu bezeichnen, oder nach der Auffindung eines accessorischen, zwischen Radiale und c_1 gelegenen Centrale 1 (s. oben) als Centrale 5. In der linken Hand liegt es mehr radialwärts. In beiden Händen verdrängt es — in der linken Hand sehr rasch — volarwärts das Intermedium und setzt sich an dessen Stelle, so daß dieses Centrale in der Tiefe des Carpus Beziehungen zum Radius und zum Radiale bekommt. Sein weiteres Schicksal aber ist wieder verschieden; in der rechten Hand verschmilzt es mit dem Pisiforme, nachdem auf den Schnitten das trennende Ulnare verschwunden ist, in der linken erhält es sich isoliert. Dafür verschmilzt hier der volare Teil des Ulnare mit dem Pisiforme.

Vergleicht man die beiden 2. Centralia in beiden Händen, so findet man als wesentliches Kennzeichen für die Homologie die Lage zwischen Intermedium und c_3 , die weitere Ausgestaltung und Lage hängt von der Ausbildung der anderen Carpalia ab. Dieses Element ist durchaus nicht neu. THILENIUS²⁾ wies es bei Embryonen vom Mensch und von *Cavia cobaya* nach, KÜKEN-THAL³⁾ entdeckte es bei einem Embryo von *Beluga leucas*,

1) l. c. p. 480.

2) l. c. p. 480 u. 509.

3) W. KÜKENTHAL, Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtl. Untersuch. an Waltieren. Kap. 2. Die Hand der Cetaceen. Denkschr. d. Med.-naturwiss. Gesellsch. zu Jena, Jena 1893.

MAISONNEUVE¹⁾ fand es isoliert bei *Vespertilio murinus* und von einem erwachsenen *Centetes madagascariensis* beschreibt es K. v. BARDELEBEN²⁾. Ferner stellt v. BARDELEBEN³⁾ an dem von SEELEY beschriebenen *Carpus* von *Theriodesmus pylarchus* aus der Trias von Südafrika das Vorhandensein eines 2. Centrale fest, welches dem vorliegenden entspricht. Wir haben es also wohl in diesem Centrale mit einem sehr alten, längst rückgebildeten Bestandteil der Säugetierextremität zu thun, wie sein Auftreten in so vielen Ordnungen beweist, und es dürfte sich wohl verlohnen, nach Homologien bei den niederen Wirbeltieren zu suchen. Betrachtet man z. B. die bekannte Abbildung des *Carpus* von *Chelydra serpentina*, die GEGENBAUR (*Carpus* und *Tarsus*, 1864, Taf. II) giebt, so drängt sich die Vermutung auf, daß das Centrale von *Chelydra serpentina*, das zwischen Intermedium und c_3 liegt, dem 2. Centrale der Säugetiere homolog sei. Bewiesen wird diese Vermutung durch die Entdeckung eines 2. Centrale bei *Chelydra serpentina* und *Chelymys victoriae* durch G. BAUR⁴⁾. Bei beiden findet sich außer dem Centrale zwischen Intermedium und c_3 noch daneben liegend ein anderes zwischen Intermedium und c_2 und c_1 , also in der typischen Lage des bekannten Centrale im Säugetiercarpus. Dies nur ein Beispiel. — Auch bei diesem Embryo konnte eine Trennung oder Andeutung einer solchen am Hamatum nicht beobachtet werden.

Ganz in der Tiefe des *Carpus* seitlich unter dem Radiale fand sich eine Anhäufung skeletogenen Gewebes, in welcher man wohl die ersten Spuren des Praepollex zu erblicken hat.

Embryo III—I (Fig. 6—8).

Die Beschreibung des *Carpus* der 3 ältesten Embryonen möchte ich zusammenfassen, da sie nur geringfügige Verschiedenheiten aufweisen. Bei sonst gleichförmiger Ausbildung zeigen sie

1) MAISONNEUVE, *Traité de l'ostéologie et myologie du Vespertilio murinus*, Paris 1878.

2) K. v. BARDELEBEN, *Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets*. Jen. Sitzungsberichte in Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XIX, p. 84.

3) K. v. BARDELEBEN, *Praepollex und Praehallux*. Anat. Anz., Bd. IV, 1889, Suppl., p. 106—113.

4) G. BAUR, *Neue Beiträge zur Morphologie des Carpus der Säugetiere*. Anat. Anz., Bd. IV, p. 49.

alle die Tendenz sich dem definitiven Zustand zu nähern, wie er oben geschildert wurde. Abweichend von diesem ist bei allen 3 Embryonen eine Berührung des Mc_I mit dem Ulnare zu beobachten, was in Verbindung mit einem manchmal deutlicher ausgebildeten distalen Fortsatz des Ulnare und der seitlichen Gelenkung des Mc_I am Hamatum die Vermutung nahelegen könnte, daß man das c_5 vielleicht nicht im Hamatum, sondern im Ulnare zu suchen hätte, wie dies KÜKENTHAL¹⁾ bei einigen Beluga-Embryonen nachweisen konnte. Jedoch fehlen hierfür bei Hyrax klare Beweise. Das Pisiforme wandert immer mehr aus dem Carpus heraus auf die volare Seite des Ulnare, doch behält es bei allen Embryonen die Artikulation mit der Ulna (vergl. Fig. 5, Taf. XXXIII). Das Radiale artikuliert auf den oberflächlichst geführten Schnitten nur mit dem Centrale (s. Fig. 6, Taf. XXXIII), dies wird tiefer vom c_2 und dies wieder vom c_1 verdrängt. Letzteres hat sich schon bei Embryo III in die Länge gestreckt; der Längendurchmesser des c_1 verhält sich zum Querdurchmesser wie 3:2, bei Embryo I wie 3:1.

Die Verbindung des Mc_{II} und Mc_{III} mit dem c_3 bzw. c_{4+5} ist überall in den obersten Schnitten durch den Carpus gut ausgebildet. Tiefer verliert sich diese, und ganz tief findet sogar umgekehrt das Mc_{III} eine Stütze am c_2 .

Den serialen Bau zeigt Embryo I in derselben Reinheit wie das erwachsene Tier. Bei Embryo II und III trat insofern eine Störung ein, als ein Fortsatz des Intermedium, der dieselbe Lage einnahm wie das 2. Centrale bei Embryo IV, das Hamatum überragte (s. Fig. 6, Taf. XXXIII). Wahrscheinlich war bei diesen Embryonen früher auch ein 2. Centrale angelegt, das mit dem Intermedium verschmolz und sich noch in jenem Fortsatz markiert. Damit stimmt auch überein, daß dieser Fortsatz bei dem etwas älteren Embryo II schon weniger hervortrat.

Bei Embryo III ließ sich auch eine geringe Ueberlagerung des Centrale durch das Intermedium beobachten (s. Fig. 6, Taf. XXXIII).

Es bleibt mir nun noch übrig, ein Element zu beschreiben, daß zum erstenmal in deutlich erkennbarer Form bei Embryo III, und dann in ziemlich gleicher Ausbildung auch bei Embryo II und I auftritt, den sogenannten Praepollex.

1) KÜKENTHAL, Mitteilungen über den Carpus des Weißwals. Morph. Jahrb., Bd. XIX, 1893, p. 59.

Von den Spuren desselben habe ich bereits bei Embryo V und IV gesprochen; leider fehlt mir ein Zwischenstadium zwischen IV und III, das von dem Uebergang Aufschluß gäbe. Bei Embryo III erscheint der Praepollex wenige Schnitte tiefer, nachdem das Radiale nicht mehr auf dem Schnitt getroffen wird, seitlich vom Radiale und ohne erkennbare Beziehung zu ihm. Es tritt auf als eine schmale Knorpelspange (s. Fig. 7, Taf. XXXIII), die seitlich vom Carpus in die Tiefe zieht und sich kurz vor ihrem Ende im radialen Tastballen zu einer Knorpelplatte verbreitert, ähnlich wie EMERY¹⁾ dies vom Kaninchen beschreibt. Da der Praepollex wegen seiner Lage am Carpus nie parallel zu seiner Längen- oder Breitenachse geschnitten werden konnte, hat es keinen Wert, Maße anzugeben.

In gleicher Weise war der Praepollex bei den Embryonen II und I ausgebildet, nur trat er bei Embryo II schon neben dem Radiale auf (Fig. 8, Taf. XXXIII), und bei Embryo I fehlte die Verbreiterung am unteren Ende.

Der Tarsus.

Der Bau des Tarsus zeigt bei den verschiedenen Embryonen noch mehr Gleichmäßigkeit, als wir sie beim Carpus schon fanden. Daher werde ich, um Wiederholungen zu vermeiden, nur ein Stadium ausführlich beschreiben und von den anderen nur die Abweichungen angeben. Ich wähle dazu den Tarsus von Embryo IV, weil dieser das jüngste Stadium darstellt, bei welchem alle Elemente und ihre Artikulationsverhältnisse mit wünschenswertester Deutlichkeit ausgebildet sind. Doch möchte ich noch einiges Allgemeine vorausschicken. K. v. BARDELEBEN fand beim Menschen und bei niederen Säugetieren eine Teilung des Astragalus oder die Andeutung einer solchen an demselben, jenes kleine Knöchelchen, welches er das „Intermedium tarsi“²⁾ nannte. G. BAUR³⁾ suchte nach demselben bei den Ungulaten (im weitesten Sinne), kam aber

1) EMERY, Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets. Anat. Anz., Bd. V, 1890, p. 289.

2) K. v. BARDELEBEN, Das Intermedium tarsi beim Menschen etc. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw., Bd. XVII, 1884, Sitzungsberichte, p. 37—39, 75—77, 91—93.

3) G. BAUR, Bemerkungen über den Astragalus und des Intermedium tarsi der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. XI, p. 478.

zu dem Resultat: „Bei den Perissodaktylen, Hyracoidea, Proboscidea ist ebensowenig eine Andeutung einer Teilung des Astragalus vorhanden, als bei den Amblypoda und Condylarthra und den ältesten pentadaktylen Ungulaten.“ Ich kann nun BAUR's Darstellung, soweit sie die Hyracoidea angeht, bestätigen und sie dahin erweitern, daß keiner der Embryonen von *Hyrax syriacus* auch nur die geringste Spur einer Teilung des Astragalus aufwies.

Ferner konnte ich keine Andeutung von dem Vorhandensein eines Foramen astragali finden, welches nach OSBORN¹⁾ ein Charakteristikum der Ungulaten und primitiven Säugetiere sein soll.

Ich wende mich nun zur Beschreibung des Tarsus von

Embryo IV (Fig. 9, Taf. XXXIII).

Wie beim erwachsenen Tier, so artikulieren auch bei allen Embryonen Tibia und Fibula nur mit dem Astragalus. Jedoch ist in der Artikulation der Fibula eine Verschiedenheit bei den einzelnen Embryonen zu bemerken. Bei dem Embryo IV berühren sich Astragalus und Fibula nur auf wenigen Schnitten, die Fibula artikuliert hier nur mit dem obersten Teil des Astragalus, der einem schmalen Fortsatz gleicht, welcher sich zwischen Tibia und Fibula einschiebt. Die Tibia hat ihren Malleolus gut ausgebildet, er ist fast ebenso breit wie der Astragalus. Die proximale Gelenkfläche des Astragalus für die Tibia ist noch nicht vertieft, sie zieht in einer Ebene schräg nach oben. Der Calcaneus gleicht seiner Form nach dem des erwachsenen Tieres, nur erscheint er kürzer; sein Längendurchmesser verhält sich zum Breitendurchmesser wie 5 : 2. Distal artikuliert der Calcaneus bei allen Embryonen nur mit dem Cuboid, der Astragalus mit dem Naviculare. Ebenso fand sich bei allen Embryonen konstant in der ersten Tarsalreihe das von BAUR entdeckte sogen. Tibiale. Bei Embryo IV war es noch verhältnismäßig wenig ausgebildet. Hier stellte es ein rundliches Knorpelknötchen dar, das, ganz von Bandmasse umhüllt, auf der inneren Seite des Fußes neben dem Astragalus in der Tiefe des Tarsus lag, hier, ohne Beziehungen zum Naviculare, aber mit dem gleich zu besprechenden Rudiment des Tarsale 1 durch Bandmasse verbunden war. Die Artikulation im Intertarsalgelenk erfolgt auch

1) l. c. p. 533 ff.

hier wie beim erwachsenen Tier in einer Ebene. Das Naviculare zeigt schon dieselbe Gestalt wie im Tarsus des erwachsenen Hyrax, dorsal hat es die Gestalt eines Rechtecks und wird plantar unregelmäßig, ganz in der Tiefe hat es einen Fortsatz, der fast das Metatarsale II berührt (vergl. Fig. 11, Taf. XXXIII). Auch das Cuboid hat fast seine definitive Gestalt erreicht, es erscheint auf den Schnitten durch das Dorsum fast quadratisch, weiter in der Tiefe aber wird es unregelmäßig durch einen Fortsatz, welcher das Naviculare innig berührt (Fig. 11 und 12, Taf. XXXIII). Dieser Fortsatz ist auch beim erwachsenen Tier vorhanden. Das Naviculare trägt distal das Tarsale 3 und das Tarsale 2, welche auch schon ihre definitive Gestalt und Größenverhältnisse haben. Daraus folgt, daß auch das Tarso-Metatarsalgelenk schon in der Weise ausgebildet ist, daß das Tarsale 3 am weitesten distal hervorrägt und daher das Metatarsale II bei der Kleinheit des Tarsale 2 eine große, das Metatarsale IV aber nur eine kleine Berührungsfläche am Tarsale 3 erhält. Tarsale 2 und Tarsale 3 blieben bei diesem Embryo noch unverschmolzen. Eine Spur des 5. Fingers, die verschiedene Autoren beim erwachsenen Tier noch gefunden haben, findet sich bei Embryonen immer (Fig. 9 und 11, Taf. XXXIII). Es ist dies ein kleiner Knorpel, welcher in der Höhe der proximalen Köpfe der Metatarsalien auftritt, in der Tiefe frei erscheint, sich aber dorsal innig an den Gelenkkopf des Metatarsale IV anlegt und augenscheinlich mit ihm verschmilzt.

Eine Spur des 1. Fingers zeigt sich in Gestalt eines ähnlich gelagerten Knorpels auf der tibialen Seite (s. Fig. 10 und 12, Taf. XXXIII). Dieser lehnt sich aber nicht nur an den Gelenkkopf des Metatarsale II an, sondern auch an die tibiale Seite des Tarsale 2 und ist, wie schon erwähnt, durch einen Bandzug aus sehnigem Bindegewebe mit dem „Tibiale“ verbunden. Wie schon erwähnt, erhält sich dies Tarsale oder Metatarsale I stets frei.

Aus dem konstanten Auftreten von Spuren des 1. und 5. Fingers bei Embryonen von Hyrax ergibt sich mit Sicherheit, daß wir auch die reduzierten Extremitäten der Hyracoidea von einer fünfzehigen Urform ableiten müssen.

Noch habe ich von dem Auftreten eines Elementes zu berichten, das der Lage, der histologischen Ausbildung und ungefähr auch der Form nach jenem Gebilde entspricht, das wir am Carpus als Praepollex kennen lernten, und das man also wohl als Praehallux wird bezeichnen müssen. Bei Embryo IV zeigte sich dies Element in den ersten Anfängen als Anhäufung von Kernen, an

der tibialen Seite in der Tiefe des Tarsus, ungefähr an der Stelle, an welcher auf den höheren Schichten das Tibiale auftritt.

Embryo V.

In Bezug auf die histologische Ausbildung war bei diesem Embryo der Tarsus gegen den Carpus zurückgeblieben. Aus diesem Grunde waren noch nicht alle Elemente mit solcher Deutlichkeit ausgebildet, daß ich von diesem Tarsus ausgehen konnte. Was hier besonders auffällt, ist die Ausbildung des Malleolus der Tibia. Dieser reicht bis in die Tiefe des Tarsus, tiefer als der Astragalus und erscheint auf dem Schnitt nicht rundlich, sondern länglich, und zwar seine Längsachse ebenso angeordnet wie die des Calcaneus und Astragalus (s. Fig. 10, Taf. XXXIII). Diese Längsachse divergiert mit der Längsachse der Tibia, wie sie auf den höher geführten Schnitten erscheint, im Winkel von ungefähr 110° . Dabei hat der Malleolus die Breite des Astragalus oder Calcaneus. Diese erscheinen bei diesem Embryo noch in einfacherer Form, der Längendurchmesser des Calcaneus verhält sich zum Breitendurchmesser wie $7 : 3$. Der Astragalus bietet wieder allein der Tibia, nie der Fibula Insertion. Astragalus und Calcaneus enden distal in derselben Ebene. Vom Tibiale findet sich nur eine Andeutung seitlich vom Astragalus und Naviculare. Letzteres ist noch nicht so in die Länge gestreckt, in der Tiefe aber berührt es auch fast das Metatarsale II. Der volare Fortsatz des Cuboids ist noch nicht ausgebildet, dagegen findet sich schon die Verschiebung der Gelenkebene im Tarso-Metatarsalgelenk. Die Spuren des 1. und 5. Fingers findet man an den typischen Stellen durch zwei Knorpelanlagen angedeutet.

Von dem Praehallux findet sich noch keine Spur.

Embryo III.

Besonders gut fand sich bei diesem Embryo der Praehallux ausgebildet (Fig. 11, Taf. XXXIII). Histologisch befindet sich letzterer auf demselben Stadium, wie das Rudiment des 1. Fingers. Aber auch er ist wohl in Rückbildung begriffen. Er reicht nicht weiter in die Tiefe als das Cuboid und stellt keine Spange dar, sondern hat mehr die Form einer Münze. Er ist seitlich neben Naviculare und Astragalus gelagert, hat aber keine Beziehungen zu diesen, sondern liegt mehr am inneren Rande des Fußes (s.

Fig. 11, Taf. XXXIII). Sehr wenig gut ist dagegen hier das Tibiale ausgebildet. Es wird eigentlich nur durch eine feste Bindegewebsmasse angedeutet, die, in Form und Größe mit dem Tibiale übereinstimmend, dessen typische Lage einnimmt und die charakteristischen Beziehungen zum Rudiment des 1. Fingers hat. Auch letzteres ist gut ausgebildet. Es liegt wieder als länglicher Knorpel an der tibialen Seite des Tarsale 2 und des Metatarsale II (Fig. 12, Taf. XXXIII), so daß es unklar bleibt, ob es eigentlich ein Tarsale oder ein Metatarsale ist. Ich halte es für das t_1 , da erfahrungsgemäß bei Reduktion eines Strahles die Tarsalia zuletzt schwinden, und auch bei Nager-Embryonen, deren Tarsus sehr ähnlich dem des Hyrax gebaut ist, wie bei Phenacodus, das Tarsale 1 distal bis neben den Gelenkkopf des Metatarsale II reicht. Bei den Hyrax-Embryonen fand ich das Tarsale 1 in genau derselben Lage, wie sie BRANDT vom erwachsenen Tier beschrieben hat, der dies Element übrigens auch als 1. Tarsale auffaßt.

Auch das Rudiment des 5. Fingers ist gut ausgebildet und erhält sich hier ganz frei (Fig. 11, Taf. XXXIII), zeigt also keine Andeutung einer Verschmelzung mit dem Metatarsale IV, etwas, was man bei dem jüngeren Stadium bemerken konnte. So mag es sich wohl auch manchmal bei dem erwachsenen Tier verhalten, und daraus erklären sich dann die Angaben der Autoren, eine Spur des 5. Fingers am Tarsus des erwachsenen Tieres gefunden zu haben.

Der Fortschritt zur Erreichung der definitiven Ausbildung zeigt sich bei dem Tarsus dieses Embryo gegen den des Embryo IV nur darin, daß die Artikulation der Fibula mit dem Astragalus eine ausgiebigere ist, und daß sich wieder das Verhältnis von Länge zur Breite des Calcaneus zu Gunsten des Längendurchmessers verschiebt. Auch die von POUCHET und BEAUREGARD am erwachsenen Tier gefundene Verschmelzung des t_2 mit dem t_3 findet sich schon bei dem Embryo III, allerdings verschmelzen die beiden Tarsalia nur an ihrem dorsalsten Teile.

Embryo II und I.

Bei Embryo II findet sich die überraschende Thatsache, daß keine Spur eines Prachallux zu finden ist, derselbe also schon rückgebildet wurde oder wohl gar nicht angelegt worden ist. Dafür aber ist das Tibiale sehr gut ausgebildet (Fig. 12, Taf.

XXXIII). Bei Embryo III fanden wir das umgekehrte Verhalten, das Tibiale schlecht, den Praehallux gut entwickelt. Der Gedanke, daß das Auftreten des einen das des anderen ungünstig beeinflusse, findet eine Bestätigung durch das Verhalten bei Embryo I, bei welchem wiederum der Praehallux gut, das Tibiale mangelhaft ausgebildet ist. Bei Embryo II befindet sich das Tibiale histologisch auf demselben Stadium, wie die anderen Elemente des Tarsus, z. B. der Astragalus. Doch ist es auch hier von sehnigem Bindegewebe umgeben, das sich distal in jenes Band fortsetzt, welches das Tibiale mit dem Tarsale 1 verbindet. Letzteres ist in typischer Weise ausgebildet, ebenso das Rudiment des 5. Fingers, das hier wieder mit dem Mt_{II} verschmilzt.

Das Tibiale hat BAUR¹⁾ außer bei Hyrax auch bei Nagern gefunden, auch ich sah es im Tarsus einer neugeborenen Ratte. Bei diesen liegt es sowohl am Naviculare als am Astragalus und reicht so weit hinunter, daß es mit dem gleichfalls verlängerten t_1 mit scharfen Kanten artikuliert. Bei Nagern verschmilzt es auch gewöhnlich mit dem Naviculare. Bei Hyrax ist es nun stark in der Rückbildung begriffen, jedoch scheint mir das sich stets findende bindegewebige Band die einstige Berührung mit dem Tarsale 1 anzudeuten. Sein weiteres Schicksal bei Hyrax scheint ein dreifaches zu sein. Entweder es erhält sich frei und findet sich dann seitlich am distalen Ende des Astragalus am inneren Rande, oder es verschmilzt an dieser Stelle mit dem Astragalus, oder es verschwindet gänzlich, und sein Vorhandensein wird nur durch eine Anhäufung von sehnigem Bindegewebe angedeutet. So konnte man es bei Embryo I gewahren, bei welchem sich nur noch in der Mitte des Knötchens, welches das Tibiale darstellte, deutliches Knorpelgewebe vorfand.

Der Praehallux, der, wie schon erwähnt, bei Embryo I sehr gut ausgebildet ist, reicht plantar nicht viel tiefer als das Naviculare, seine Form ist ungefähr die einer ovalen Medaille. Eine besondere Funktion scheint er nicht mehr zu besitzen. Der Malleolus der Tibia reicht nicht mehr so weit in die Tiefe des Carpus, wie dies bei den jüngeren Embryonen der Fall war, auch übertrifft der Querdurchmesser des Astragalus den des Malleolus um ein Bedeutendes (Fig. 12, Taf. XXXIII). Der Astragalus hat sich in seinem oberen Teil, mit welchem er an der Tibia und Fibula gelenkt, verbreitert und somit die große proximale Gelenk-

1) BAUR, Morph. Jahrb., Bd. X, p. 459 ff.

fläche für die Tibia ausgebildet, welche sich bei Embryo I schon in der Mitte zu vertiefen beginnt. Die Fibula, welche bei Embryo IV nur wenig den proximalsten Teil des Astragalus am Rande berührte, hat sich nun am Astragalus volarwärts gestreckt, reicht aber noch nicht so weit hinab, wie der Malleolus der Tibia, welches Verhalten sie am erwachsenen Tier zeigt. Die starke Vertiefung der Gelenkfacette des Astragalus für die Fibula konnte ich an den Embryonen noch nicht wahrnehmen.

Die schon bei Embryo III beobachtete Verschmelzung der Tarsalia 2 und 3 findet sich auch bei den Embryonen II und I und auch hier nur auf den Schnitten, welche die beiden Tarsalia am meisten dorsal treffen. Es ist ohne weiteres klar, daß bei der mannigfachen Funktion der auffallend langen und schmalen Hinterextremität des Hyrax eine größere Festigkeit im Tarsus, welche aber die Beweglichkeit nicht hindert, nur von Vorteil sein kann.

Vergleich des Carpus und Tarsus von Hyrax mit denen anderer Tiere.

Wie schon oben erwähnt wurde, gleicht der Carpus des Hyrax am meisten dem des Elefanten, der Tarsus aber auffallenderweise dem des Rhinoceros und dem der subungulaten Nager, z. B. *Cavia*, ähnelt aber keineswegs dem Tarsus von *Elephas*.

Die Aehnlichkeit zwischem dem Carpus von *Elephas*, besonders *E. indicus* und dem des Hyrax ist eine größere, als es auf den ersten Blick erscheint. Beide zeigen den serialen Bau, die Abnahme der Größe der einzelnen Elemente von der ulnaren nach der radialen Seite, das Auftreten eines Praepollex, das Herabreichen des Carpale 1 bis in das Gebiet des Metacarpus und eine annähernd gleiche carpo-metacarpale Artikulation; besonders fällt auch auf, daß das *Mc_r* an der ulnaren Seite des Hamatum und kaum am distalen Ende desselben inseriert. Auch das Centrale ist bekanntlich bei *Elephas* vorhanden, nur trennt es hier Radiale und *c₂* vollständig und gewährt dem *c₁* Insertion. Als Unterschiede finden wir: ein Ueberwiegen der Ulna gegen den Radius am distalen Ende des Unterarms, die Artikulation des Pisiforme an der Ulna, die Ausbildung von kleinen distalen Gelenkfacetten am Intermedium für das Hamatum einerseits, das *c₂* andererseits und die Artikulation des *Mc_r* am Ulnare (cf. FLOWER'S Fig. 98 in seiner Einl. in die Osteologie der Säugetiere). Alle

diese Merkmale konnten wir nun bei Embryonen von Hyrax finden, mit Ausnahme der Gelenkfacette des Intermedium für das c_2 und der vollständigen Trennung des Radiale vom c_2 durch das Centrale. Jedoch zeigte sich die Tendenz dazu in der Reihe der Hyrax-Embryonen, wie oben gezeigt wurde (s. Fig. 1, Taf. XXXIII).

Wie soll man sich nun diese fast vollkommene Uebereinstimmung deuten? An eine direkte Verwandtschaft ist, wie auch schon COPE (s. o.) bemerkt, wohl nicht zu denken, ebenso kann diese Aehnlichkeit zwischen dem plumpen, nur scheinbar plantigraden (digiti-plantigraden) Elephas und dem behenden, vollständigen Sohlengänger, dem Hyrax, nicht durch gleiche Funktion erklärt werden. Es bleibt wohl nur die Annahme übrig, daß in diesen zwei, nachweislich primitiven Tieren der ursprüngliche Typus des Säugetiercarpus mit nur wenig Abänderungen erhalten geblieben ist. Dieser Annahme scheint die Verschiedenheit des Tarsus dieser beiden Tiere zu widersprechen, denn man kann wohl mit Recht fragen, warum sich nicht auch der Tarsus so konservativ verhalten hat. Dagegen läßt sich anführen, daß häufig das Fußskelet dem Handskelet bei fortschreitenden Veränderungen um einige Schritte vorseilt (siehe die Reduktion der Strahlen), und ferner, daß die Abänderungen, welche der Elefantentarsus aufweist, beim Hyraxtarsus noch weit fortgeschrittenere sind. Nur war es die Tendenz des Elefantfußes, sich in die Breite, die des Fußes von Hyrax, sich in die Länge auszudehnen; daher schon kurze Zeit nach der Entfernung von dem gemeinsamen Ausgangspunkt diese Verschiedenheit. So endete Elephas bei dem uralten Typus des Amblypodenfußes, und Hyrax behielt die seriale Anordnung im Fuß, das Tibiale und gleicht im Fußbau den Tieren, bei welchen die gleiche Tendenz obwaltete, den subungulaten Nagern, welche nach SCHLOSSER auch noch ursprüngliche Verhältnisse im Tarsus bewahrt haben.

Auch ist eine gewisse Aehnlichkeit im Bau des Tarsus mit dem von Hyrax bei den Rhinoceroten und Phenacodus nicht zu verkennen, wie dies auch schon von den meisten Forschern, welche über diesen Gegenstand gearbeitet haben, ausgesprochen worden ist. Jedoch ist der Tarsus der plumpen Rhinoceroten naturgemäß viel gedrungener, und es fehlen ihm, abgesehen von der ganz eigenartigen Gestaltung des Astragalus bei Hyrax und der abweichenden Artikulation, zwei morphologische Merkmale, das Tibiale und der Praehallux. Dem schlankeren Tarsus von Phenacodus,

obwohl seiner Form und der Artikulation nach dem Tarsus von Hyrax noch ähnlicher, fehlen diese beiden Elemente auch, und außerdem finden wir bei Phenacodus noch alle 5 Finger gut ausgebildet. Wohl aber finden wir sowohl das Tibiale, wie auch einen Praehallux bei den Nagern, und der Tarsus von Cavia z. B. gleicht dem des Hyrax in überraschender Weise. Die Ausbildung der einzelnen Elemente ist mit Ausnahme des Astragalus fast die gleiche, die Artikulation stimmt vollständig überein, und auch jener plantare Fortsatz des Naviculare zum *Mt_{II}*, den wir bei den Embryonen von Hyrax fanden, zeigt sich bei Cavia oder auch Hydrochoerus ausgebildet.

Zieht man aber beide Extremitäten in Betracht, so findet man unter den lebenden Tieren keinen Vertreter, dessen Carpus sowohl wie Tarsus gleich oder ähnlich denen des Hyrax gebaut ist. Wohl aber zeigt sich diese Aehnlichkeit bei Phenacodus. Allerdings ist es nur eine Aehnlichkeit, die an die zwischen Elephas bezw. den Nagern nicht heranreicht. Weiter oben wurden bereits die Unterschiede zwischen dem Tarsus des Hyrax und dem des Phenacodus gezeigt, und in Bezug auf den Carpus hat schon SCHLOSSER das Fehlen des Centrale und jeder Andeutung vom Vorhandensein eines solchen bei Phenacodus hervorgehoben.

Verwertung der Befunde für Systematik und Phylogenie der Hyracoidea.

Wissend, daß man aus den Befunden an nur einem Organ, und habe es auch einen so verhältnismäßig großen vergleichend-anatomischen Wert, wie Carpus und Tarsus, keine systematischen Schlüsse ziehen darf, fühle ich mich doch gezwungen, auf Grund meiner Untersuchungen zu der immer noch strittigen Frage der systematischen Einordnung der Hyracoidea Stellung zu nehmen. Denn einesteils hat man ja in letzter Zeit nur auf den Bau des Carpus und Tarsus hin diese Familie zu den Ungulaten gestellt (COPE), anderenteils wird ein späterer Monograph der Hyracoidea bei der Einordnung ins System neben anderen morphologisch wichtigen Organen auch die Extremitäten und deren Entwicklung stark in Betracht ziehen müssen. Außerdem giebt mir der Umstand eine Berechtigung, meine Ansicht über die systematische Stellung der Hyracoidea hier vorzutragen, daß meine aus der Entwicklungsgeschichte des Carpus und Tarsus er-

schlossene Ansicht erfreulicherweise mit den neueren Ergebnissen der Paläontologie übereinstimmt.

Nachdem die verschiedenen Forscher den Hyrax fast in alle Ordnungen der Säugetiere gestellt hatten, vorwiegend aber zu den Nagern und Huftieren, sprach BRANDT¹⁾ auf Grund seiner umfassenden und sorgfältigen vergleichenden „Untersuchungen über die Gattung der Klippschliefer“ die Ansicht aus, daß er sie als „Ungulata gliriformes oder gliroidea mit der Familie Hyracoidea als eine Unterordnung der Huftiere betrachte, die man zu Anfang der Ungulaten oder am Ende derselben in die Nähe der Naschörner setzen könnte“. Andere Forscher sahen in den wenigen bekannten Hyraxarten Vertreter der besonderen Ordnung „Lamnungia“. COPE²⁾ reihte sie, wegen des, wie er glaubte, mit Phenacodus vollkommen übereinstimmenden Baues des Carpus und Tarsus, den Ungulaten und zwar den Condylartha an, indem er die Hyracoidea als direkte Nachkommen der Phenacodontidae ansah, die ihre primitive Organisation bis in die Jetztzeit erhalten hätten.

Diese Ableitung wurde bald von SCHLOSSER³⁾ angegriffen, indem er zeigte, daß der Carpus des Phenacodus durch das Fehlen des Centrale schon einen modernisierteren Typus der Ungulatenextremität darstelle, und so leitet er die Hyracidae, wie die Phenacodontidae als zwei getrennte Zweige von den Protungulata MARSH's ab. Schon 1885 hatte WERTHEIMER⁴⁾, durch ähnliche Erwägungen veranlaßt, im Gegensatz zu COPE, die Hyraciden als „la forme ancestrale des Ongulés“ angesprochen. Auch OSBORN⁵⁾ betrachtet die Hyracoidea nicht als Nachkommen der Phenacodontidae, sondern als recente Vertreter der Taxeopoden mit allen Merkmalen der Protungulaten (in seinem Sinne). HAECKEL erkannte zuerst die Aehnlichkeit der Schädel der tertiären Toxodontia mit dem des Hyrax, und auch COPE änderte seine ursprüngliche Ansicht, als er die nordamerikanischen Taniodonten und Tillodonten kennen lernte, die er als Verwandte der Hyracidae ansprach, und wie NOACK⁶⁾ schreibt, „haben die glänzenden Funde von AMEGHINO in

1) l. c. p. 128.

2) l. c. p. 444.

3) l. c. p. 34.

4) l. c. p. 282.

5) l. c. p. 559.

6) NOACK, Neue Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna in Ost-Afrika. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. VII, p. 540.

den Pampas von Südamerika diese Vermutung zur Gewißheit erhoben“.

Kehren wir nun zu meinen Untersuchungen zurück. Wie wir sahen, war der Carpus des Hyrax entschieden dem des Elefanten, der Tarsus dem der subungulaten Nager am ähnlichsten, aber Hand- und Fußwurzel des Phenacodus stimmte mit den beiden bezüglichen Organen des Hyrax in vieler Beziehung überein. Unzweifelhaft muß man den Carpus und Tarsus des Hyrax gegenüber dem Carpus und Tarsus des Phenacodus als den ursprünglichen Typus ansehen. Das Vorhandensein aller 5 Strahlen bei Phenacodus und die Reduktion der Strahlen bei Hyrax hat wohl den gegenteiligen Irrtum veranlaßt. Carpus und Tarsus des Phenacodus und des Hyrax lassen sich aber wohl auf eine gemeinsame Grundform zurückführen, von der aus sich bei Phenacodus die weitere Umwandlung auf Carpus und Tarsus, Verlust des Centrale und des Tibiale, bei Hyrax aber auf die Reduktion der Strahlen erstreckt hat, wie dann bei den Descendenten der Phenacodontidae auch. Diese gemeinsame Grundform werden wir also bei noch primitiveren Formen als den Condylarthren zu suchen haben. Die Toxodontia, die in ihrem Schädel und im Zahnbau so viel Uebereinstimmendes mit den Hyraciden aufweisen, versagen bezüglich des Baues der Extremitäten. Nur die ältesten Formen zeigen nämlich noch den serialen Bau, und das Centrale erscheint (nach BAUR) bereits mit dem Radiale verwachsen (Typotherium).

Denkt man aber daran, daß den Ungulaten, auch den fossilen, sowohl das Centrale, wie auch das 2. Centrale fehlt, daß mit Ausnahme des serialen Baues sich alle für Hyrax und die Ungulaten aufgestellten Vergleichungspunkte auch bei Nagern finden, denkt man ferner an die große Uebereinstimmung im Bau des Tarsus zwischen Hyrax und Nagern, an das Auftreten des nur bei wenigen fossilen Ungulaten gefundenen, bei recenten gänzlich fehlenden Tibiale, so wird man zu dem Schluß gedrängt, daß Hyrax nach seinem Hand- und Fußskelet eine Mittelstellung zwischen den Nagern und fossilen Ungulaten einnimmt. Jene gemeinsame Grundform der Phenacodus- und Hyraxextremität werden wir also wohl bei uralten Typen zu suchen haben, welche die Ungulaten mit den Nagern verknüpfen. Dies aber thun nach COPE, STEINMANN¹⁾ und LYDEKKER²⁾ die Bunotheria, bzw. Tillodontia,

1) STEINMANN, Elemente der Paläontologie, Leipzig 1890, p. 728.

2) LYDEKKER, Die geographische Verbreitung und geographische Entwicklung der Säugetiere, 2. Aufl., Jena 1901, p. 510.

von denen Extremitäten leider noch nicht gefunden worden sind, die man dicht vor die Toxodontia stellt und die nach NOACK (s. o.) von den Paläontologen auch als die Vorfahren der Hyracoidea angesprochen werden. Wenn NOACK¹⁾ schreibt, „daß wir in den Hyracoidea relativ wenig veränderte Nachkommen einer längst untergegangenen Familie besitzen, aus der sich wahrscheinlich noch sehr weit entfernte Ordnungen, wie Suina, Nasicornia und einzelne Familien der Nager herauskrystallisiert haben“, so kann ich mich dieser Ansicht auf Grund meiner Untersuchungen nur anschließen.

Zusammenfassung.

1) Die Annahme der Paläontologie, daß der seriale Bau des Säugetiercarpus eine primitive Organisation darstelle, findet durch die Entwicklungsgeschichte ihre Bestätigung.

2) Da sich bei Embryonen auch im Skelet der Hinterextremitäten Spuren des 1. und 5. Fingers nachweisen lassen, müssen wir die Extremitäten des Hyrax von einer Urform ableiten, welche 5 Finger besaß.

3) Die jetzt allgemein angenommene Deutung der Carpalelemente des Hyrax ist die richtige.

4) Eine Teilung des Hamatum oder die Andeutung einer solchen konnte nicht beobachtet werden.

5) Bei Hyrax trat bei einem Embryo ein 2. gut ausgebildetes Centrale zwischen Intermedium und Carpale 3 auf.

Nachdem man im embryonalen Carpus bei Vertretern fast aller Säugetierordnungen ein derartig gelagertes 2. Centrale gefunden hat, wird man der Urform des Säugetiercarpus 2 Centralia zusprechen müssen. Damit nähert sich die Urform des Säugetiercarpus dem embryonalen Carpus der Schildkröten und dem des „Promammals“ oder Reptils Theriodesmus.

6) Von anderen accessorischen Elementen ließ sich nur eines, der centralen Reihe angehöriges, zwischen Radiale, Carpale 1 und Carpale 2 nachweisen.

7) Hyrax hat als einziges Tier mit reduzierten Strahlen einen dem gleichen Gebilde bei Nagern außerordentlich ähnlichen „Praepollex“, der schon auf frühen embryologischen Stadien nachzu-

1) NOACK, l. c. p. 541.

weisen war. Bei Embryonen war auch ein „Praehallux“ deutlich zu erkennen.

8) Bei Hyrax findet sich manchmal bei den erwachsenen Tieren, stets bei Embryonen am inneren Rande der ersten Tarsalreihe ein kleines Element, das Tibiale BAUR's, wie es die Nager und einige fossile Taxeopoden (Meniscotherium, Bathmodon, Pantolambda u. a. m.) aufweisen.

9) Carpus und Tarsus von Hyrax sind nicht von denen des Phenacodus abzuleiten, sondern von einer primitiveren Form als dieser. Da der Carpus und Tarsus von Hyrax ebenso viele Beziehungen zu den Nagern, wie zu den fossilen Ungulaten aufweist, wird man diese primitivere Form bei den Tieren suchen müssen, bei welchen sich die Charaktere von Nagern und Ungulaten vereinigen, also am Anfang der Toxodontia oder vor diesen, vielleicht bei den Tillodontia.

Erklärung der Tafel.

Sämtliche Figuren stellen Längsschnitte durch den Carpus oder Tarsus von *Hyrax syriacus* dar und sind mit dem Winkel'schen Zeichenapparat für schwache Vergrößerungen gezeichnet.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

R Radius, *U* Ulna, *rad* Radiale, *uln* Ulnare, *int* Intermedium, *C* Centrale, *c*₁, *c*₂, *c*₃ Carpale 1, 2, 3, *c*₄₊₅ Hamatum, *pis* Pisi-
forme, *Mc*_{I, II-V} Metacarpale I, II—V, *T* Tibia, *F* Fibula, *calc* Cal-
caneus, *astr* Astragalus, *nav* Naviculare, *cub* Cuboid, *t*₁, *t*₂, *t*₃
Tarsale 1, 2, 3, *Mt*_{I, II-V} Metatarsale I, II—V.

Tafel XXXIII.

Fig. 1. Embr. V. Carpus der linken Hand. $\frac{30}{1}$.

Fig. 2. Embr. V. Carpus der linken Hand. $\frac{30}{1}$. Tiefer ge-
führter Schnitt als der in Fig. 1 dargestellte. Das Centrale ist
nicht mehr getroffen, dafür aber das Carpale 1. *ac* das zwischen
Radiale und Carpale 1 liegende accessorische Element, das Centrale 1.

Fig. 3. Embr. IV. Carpus der linken Hand. $\frac{12}{1}$.

Fig. 4. Embr. IV. Carpus der rechten Hand. $\frac{12}{1}$. Fig. 3
und 4 zeigen das ursprüngliche Verhalten des Carpale 1, in Fig. 4
ist sein Verhältnis zum schon rudimentär erscheinenden 1. Finger
dargestellt. *phal*₁ 1. Phalange des Daumens.

Fig. 5. Embr. IV. Carpus der linken Hand. $\frac{15}{1}$. Schnitt
durch das 2. Centrale. Diese Figur zeigt auch die seitliche In-
sertion des Metacarpale V am Hamatum und die Beziehungen des
Pisiforme zum Carpus. *2. Ce* das 2. Centrale.

Fig. 6. Embr. III. Carpus der linken Hand. $\frac{12}{1}$. Der Schnitt
ist oberflächlich geführt, daher ist bei der Wölbung des Carpus
das Carpale 1 und das Metacarpale V nicht getroffen. Das Centrale
ist noch verhältnismäßig groß. Die Figur zeigt das typische Ver-
halten des Metacarpale II und III zum Carpale 3 bzw. Carpale
4 + 5.

Fig. 7. Embr. III. Carpus der linken Hand. $\frac{15}{1}$. Die Figur
entspricht einem Schnitt aus der palmaren Region des Carpus und
stellt den Praepollex und seine Lagebeziehungen zum Pisiforme und
dem 1. Finger dar. *Pp* der Praepollex, *phal*₁ 1. Phalange des
Daumens.

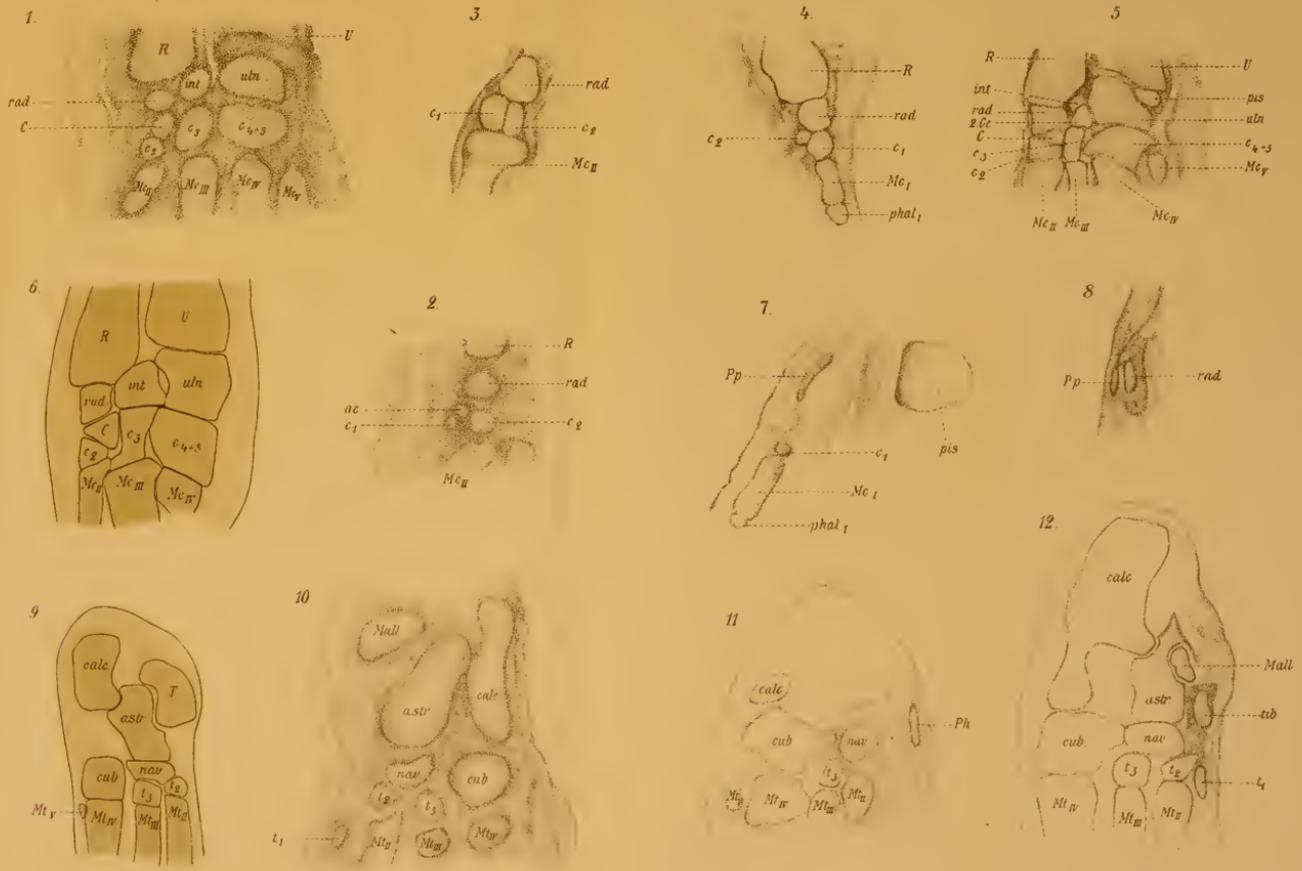
Fig. 8. Embr. II. Carpus der linken Hand. $15/1$. Der Schnitt hat die dorsalste Schicht des Praepollex und die volarste des Radiale getroffen, er zeigt die Lage des Praepollex zum Radiale. *Pp* der Praepollex.

Fig. 9. Embr. IV. Tarsus des linken Fußes. $12/1$. Der Schnitt ist dorsal geführt, daher ist das Tibiale und das Tarsale 1 nicht und vom Rudiment des Metacarpale V nur der oberste Teil getroffen. Dieses erscheint daher hier verhältnismäßig klein.

Fig. 10. Embr. V. Tarsus des linken Fußes. $30/1$. *Mall* der Malleolus der Tibia.

Fig. 11. Embr. III. Tarsus des linken Fußes. $12/1$. Der Schnitt ist durch eine tiefer liegende Schicht des Tarsus geführt, er zeigt die Lagebeziehungen des Praehallux. *Ph* der Praehallux.

Fig. 12. Embr. II. Tarsus des linken Fußes. $12/1$. Die Figur zeigt das Tibiale und das Tarsale 1. *tib* das Tibiale, *Mall* der Malleolus der Tibia.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [NF_30](#)

Autor(en)/Author(s): Fischer Erich

Artikel/Article: [Bau und Entwicklung des Carpus und Tarsus vom Hyrax. 691-726](#)