

# DIE STRUKTUR DER HAND- UND FUSSWURZEL DES HÖHLENBÄREN VON MIXNITZ.

Von

**WOLFGANG VON SIVERS**

(Dorpat).

Mit 15 Textfiguren und Tafel XXV—XXX.

## V o r b e m e r k u n g e n .

An osteologischen Material stand mir für diese Arbeit zur Verfügung:

Das gesamte Material der Mixnitzer Drachenhöhle.

Die osteologische Sammlung der Säugetierabteilung des Naturhistorischen Museums in Wien.

Die Skelettsammlung des II. zoologischen Instituts der Universität Wien.

Zur Untersuchung des Muskel- und Bandapparats konnten aus dem Karbolmaterial des II. zoologischen Instituts folgende Formen präpariert werden:

*Meles, Mustela, Paradoxurus, Nasua, Felis, Canis, Macacus, Talpa, Myopolamus.*

Außerdem konnte ich im Anatomischen Institut durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. RUPPRICHT Einsicht nehmen in die Extremitäten eines *Ursus arctos*, welche er auspräparierte. Die Zeichnungen sind von mir nach dem vorliegenden Material unter der Leitung des Herrn A. KASPAR, Lektors an der Universität Wien, angefertigt worden.

An dieser Stelle will ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. O. ABEL, meinen Dank aussprechen, für die Förderung, die er seinen Schülern angedeihen ließ, und insbesondere für die Art, wie er uns lehrte, auch in Teilfragen das Leben als Ganzes aufzufassen und zu achten. Desgleichen möchte ich Herrn Doktor

O. KOLLER, Kustos am Naturhistorischen Museum in Wien, danken, für das weitgehende Entgegenkommen, das mir ermöglichte, in der Skelettsammlung der Säugerabteilung zu arbeiten und auch Skeletteile zu zerlegen, was sonst doch mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Ebenso Herrn Prof. Dr. J. VERSLUYS, dem Vorstande des II. zoologischen Instituts, für die freundliche Überlassung des Karbolmaterials.

### Einleitung.

Beim Durchsehen des reichen Materials der Mixnitzer Drachenhöhle schien die Vorderextremität des Höhlenbären viel kräftiger und stärker zu sein als die hintere (1, S. 830; 18, S. 706)<sup>1)</sup>. Dieses Übergewicht festzustellen, war die Aufgabe vorliegender Arbeit. Auch sollte der Bau der Extremitäten im allgemeinen verglichen werden mit dem des Braunbären, um zu sehen, ob sich hier Unterschiede finden ließen, die einen Schluß auf die Lebensweise von *Ursus spelaeus* ermöglichten.

Nun liegen über die Veränderungen der Extremitäten in ihrer Anpassung an verschiedene Funktionen nicht genügend Arbeiten<sup>2)</sup> vor, daß hier die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten und Prinzipien gleich auf der Hand lägen. Besonders schwierig ist hierin der verhältnismäßig primitive Fuß der Carnivoren, der ja noch zu mehreren Funktionen gleichermaßen befähigt ist. Wir können in den meisten Fällen nur die Entwicklungsrichtung feststellen, in welcher sich eine Form von der andern entfernt, ohne sagen zu können, jene hätte einen extremen Grabfuß und diese einen Lauffuß. Dabei stützen wir uns auf Unterschiede in der osteologischen und morphologischen Ausbildung, indem wir annehmen, daß in genetisch zusammenhängenden Formenkreisen Unterschiede im Bau einer Extremität auf Unterschiede in der Funktion zurückgehen. Andererseits werden wir einem ähnlichen osteologischen Aufbau erst dann einen höheren Wert für die Funktion beimessen können, wenn er verschiedenen

---

<sup>1)</sup> Für die ausführlichen Zitate vergleiche stets das Literaturverzeichnis unter der betreffenden Nummer.

<sup>2)</sup> Die grundlegende Arbeit von R. LIPS, „Modifikationen im Zusammenhang von Funktion und Gelenkflächenbildung am Carpalsegment artoider Carnivoren“, Zeitschr. f. Säugetierkunde, Berlin 1930, H. 3/4, S. 106--210, erhielt der Verfasser erst nach Abschluß dieser Untersuchungen. Die Parallelstellen sind daher hier nicht zitiert worden.

Formenkreisen angehört. Wenn ich im wesentlichen auch mit diesem Analogieschluß arbeiten muß, so werde ich doch versuchen, osteologische Unterschiede und Tatsachen auf ihre mechanisch-physikalischen Gesetze zurückzuführen. Das wird aber in den wenigsten Fällen vollständig gelingen, da die allgemeine Mechanik der plantigraden Extremität nur sehr bruchstückweise bekannt ist. So wurden auch einige Sektionen unternommen, um an Muskel- und Bandpräparaten die allgemeinen Bewegungen kennen zu lernen und nicht auf osteologisches Material allein angewiesen zu sein.

Beim Vergleich der langen Extremitätenknochen von *Ursus spelaeus* und *Ursus arctos* ergaben sich nur geringe Unterschiede. Das war zu erwarten; denn dieselben Knochen weisen auch bei rezenten Bären außer verschiedener Größe wenig Unterschiede auf<sup>2)</sup>. Nach der Stärke der Muskel- und Bandansätze auf eine andere Funktion zu schließen, wäre verfehlt gewesen. Denn die individuelle Variabilität der Bären nach Alter und Größe scheint hierin sehr stark zu sein. Außerdem ist zu bedenken, daß die vollständigen Skelette, welche sich in Museen und Sammlungen befinden, größtenteils von Tieren stammen, welche eine kürzere oder längere Zeit in Gefangenschaft gelebt haben. Mit einem umfangreicheren Material, besonders aber durch Vergleich mit Exemplaren aus freier Wildbahn, wäre vielleicht auch hier eine Feststellung von Artunterschieden möglich gewesen. Dasselbe gilt auch von den Längen- und Größenverhältnissen der langen Extremitätenknochen. Dabei fällt noch ins Gewicht, daß im Mixnitzer Material kein vollständiges Skelett eines erwachsenen Höhlenbären vorhanden ist. Wir sind also beim Vergleich auf verschiedene Individuen angewiesen, wobei die Fehlergrenze ja noch weiter hinausgeschoben wird.

Die langen Knochen der Vorderextremität — Humerus, Radius und Ulna — zeigen bei *Ursus spelaeus* durchwegs einen sehr kräftigen Bau und sind, absolut gemessen, länger als die der von mir untersuchten Braunbären. Das hätte an und für sich noch nichts zu bedeuten, denn man könnte einwenden, die Knochen stammten von viel stärkeren Bären her. Dieser Einwand wird zum Teil auch sicher richtig sein, den *Ursus spelaeus* war bedeutend größer als

<sup>2)</sup> An Skeletten rezenter Bären konnten untersucht werden: *Thalassarctos maritimus* Desm., *Ursus arctos* L., *Ursus horribilis* Ord., *Tremarctos tibetanus* F. Cuv., *Helarctos malayanus* Horsf. und *Melursus ursinus* Shaw. In der Systematik der rezenten Bären habe ich mich an M. WEBER, „Säugetiere“, Jena 1928, II. Aufl., gehalten.

O. KOLLER, Kustos am Naturhistorischen Museum in Wien, danken, für das weitgehende Entgegenkommen, das mir ermöglichte, in der Skelettsammlung der Säugerabteilung zu arbeiten und auch Skelettteile zu zerlegen, was sonst doch mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Ebenso Herrn Prof. Dr. J. VERSLUYS, dem Vorstande des II. zoologischen Instituts, für die freundliche Überlassung des Karkolmaterials.

### Einleitung.

Beim Durchsehen des reichen Materials der Mixnitzer Drachenhöhle schien die Vorderextremität des Höhlenbären viel kräftiger und stärker zu sein als die hintere (1, S. 830; 18, S. 706)<sup>1)</sup>. Dieses Übergewicht festzustellen, war die Aufgabe vorliegender Arbeit. Auch sollte der Bau der Extremitäten im allgemeinen verglichen werden mit dem des Braunbären, um zu sehen, ob sich hier Unterschiede finden ließen, die einen Schluß auf die Lebensweise von *Ursus spelaeus* ermöglichten.

Nun liegen über die Veränderungen der Extremitäten in ihrer Anpassung an verschiedene Funktionen nicht genügend Arbeiten<sup>2)</sup> vor, daß hier die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten und Prinzipien gleich auf der Hand lägen. Besonders schwierig ist hierin der verhältnismäßig primitive Fuß der Carnivoren, der ja noch zu mehreren Funktionen gleichermaßen befähigt ist. Wir können in den meisten Fällen nur die Entwicklungsrichtung feststellen, in welcher sich eine Form von der andern entfernt, ohne sagen zu können, jene hätte einen extremen Grabfuß und diese einen Lauffuß. Dabei stützen wir uns auf Unterschiede in der osteologischen und morphologischen Ausbildung, indem wir annehmen, daß in genetisch zusammenhängenden Formenkreisen Unterschiede im Bau einer Extremität auf Unterschiede in der Funktion zurückgehen. Andererseits werden wir einem ähnlichen osteologischen Aufbau erst dann einen höheren Wert für die Funktion beimessen können, wenn er verschiedenen

<sup>1)</sup> Für die ausführlichen Zitate vergleiche stets das Literaturverzeichnis unter der betreffenden Nummer.

<sup>2)</sup> Die grundlegende Arbeit von R. LIPS, „Modifikationen im Zusammenhang von Funktion und Gelenkflächenbildung am Carpalsegment arcetolder Carnivoren“, Zeitschr. f. Säugetierkunde, Berlin 1930, H. 3/4, S. 106--210, erhielt der Verfasser erst nach Abschluß dieser Untersuchungen. Die Parallelstellen sind daher hier nicht zitiert worden.

Formenkreisen angehört. Wenn ich im wesentlichen auch mit diesem Analogieschluß arbeiten muß, so werde ich doch versuchen, osteologische Unterschiede und Tatsachen auf ihre mechanisch-physikalischen Gesetze zurückzuführen. Das wird aber in den wenigsten Fällen vollständig gelingen, da die allgemeine Mechanik der plantigraden Extremität nur sehr bruchstückweise bekannt ist. So wurden auch einige Sektionen unternommen, um an Muskel- und Bandpräparaten die allgemeinen Bewegungen kennen zu lernen und nicht auf osteologisches Material allein angewiesen zu sein.

Beim Vergleich der langen Extremitätenknochen von *Ursus spelaeus* und *Ursus arctos* ergaben sich nur geringe Unterschiede. Das war zu erwarten; denn dieselben Knochen weisen auch bei rezenten Bären außer verschiedener Größe wenig Unterschiede auf<sup>2)</sup>. Nach der Stärke der Muskel- und Bandansätze auf eine andere Funktion zu schließen, wäre verfehlt gewesen. Denn die individuelle Variabilität der Bären nach Alter und Größe scheint hierin sehr stark zu sein. Außerdem ist zu bedenken, daß die vollständigen Skelette, welche sich in Museen und Sammlungen befinden, größtenteils von Tieren stammen, welche eine kürzere oder längere Zeit in Gefangenschaft gelebt haben. Mit einem umfangreicheren Material, besonders aber durch Vergleich mit Exemplaren aus freier Wildbahn, wäre vielleicht auch hier eine Feststellung von Artunterschieden möglich gewesen. Dasselbe gilt auch von den Längen- und Größenverhältnissen der langen Extremitätenknochen. Dabei fällt noch ins Gewicht, daß im Mixnitzer Material kein vollständiges Skelett eines erwachsenen Höhlenbären vorhanden ist. Wir sind also beim Vergleich auf verschiedene Individuen angewiesen, wobei die Fehlergrenze ja noch weiter hinausgeschoben wird.

Die langen Knochen der Vorderextremität — Humerus, Radius und Ulna — zeigen bei *Ursus spelaeus* durchwegs einen sehr kräftigen Bau und sind, absolut gemessen, länger als die der von mir untersuchten Braunbären. Das hätte an und für sich noch nichts zu bedeuten, denn man könnte einwenden, die Knochen stammten von viel stärkeren Bären her. Dieser Einwand wird zum Teil auch sicher richtig sein, den *Ursus spelaeus* war bedeutend größer als

<sup>2)</sup> An Skeletten rezenter Bären konnten untersucht werden: *Thalassarctos maritimus* Desm., *Ursus arctos* L., *Ursus horribilis* Ord., *Tremarctos thibetanus* F. Cuv., *Helarctos malayanus* Horsf. und *Melursus ursinus* Shaw. In der Systematik der rezenten Bären habe ich mich an M. WEBER, „Säugetiere“, Jena 1928, II. Aufl., gehalten.

unser Braunbär. — Anders ist es aber mit der Hinterextremität (18, S. 706). Das Femur ist meist noch länger als beim braunen Bären. Es zeigt jedoch nicht den kräftigen Bau, den wir von einem Höhlenbärenknochen nach der Vorderextremität erwarten durften. Die Tibia aber hat entweder die gleiche Länge wie beim Braunbären oder ist sogar kürzer. Das ist schon ein sicheres Zeichen für ein anderes Verhältnis der Hinterextremität zur vorderen. Wir wollen später darauf zurückkommen. — Bei der weiteren Betrachtung ergaben sich größere Unterschiede im Aufbau der Hand- und Fußwurzel. Auch hierauf lege ich größeres Gewicht. Einmal scheint mir hier, wo wir hauptsächlich auf die Unterschiede der Gelenkflächen angewiesen sind, die wohl direkt durch mechanische Kräfte verändert werden, die Deutung leichter, weil Form und Funktion enger aneinander gebunden sind. Aus demselben Grunde ist auch die individuelle Variabilität, die sonst beim Mixnitzer Bären sehr groß ist (17, S. 537), geringer. Wir können z. B. aus der Größe und Lage einer Muskelcrista kaum einen Schluß auf die Funktion oder Bewegung der ganzen Extremität ziehen, weil hier andere Muskeln derselben Funktionsgruppe den Verlust oder Gewinn ausgleichen könnten. Dagegen zeigt das Fehlen eines Teiles einer Gelenkfacette direkt das Fehlen der dort stattfindenden Bewegung an. — Außerdem wird die Veränderung einer Gelenkfacette meist auch an der Gegenfläche festzustellen sein, wodurch die Kontrolle aller Annahmen und Beobachtungen eine schärfere ist. — Weitere größere Unterschiede fanden sich in den Metapodien. Die Metacarpalia waren, obgleich ihre Länge kaum größer oder gar geringer war als bei *Ursus arctos*, viel kräftiger und gedrungener. Sie machten daher einen geradezu plumpen Eindruck (Fig. 10, 12). Dieser Unterschied ist schon G. CUVIER aufgefallen (11, S. 364, 367). Ebenso betont ihn R. HENSEL in seinen Untersuchungen „Über die Unterschiede zwischen *Ursus arctos* und *Ursus spelaeus*“ (24, S. 50). Die Metatarsalia dagegen sind nicht plump, sondern in extremen Fällen eher direkt schwächlich<sup>3)</sup>. Gegenüber denen von *Ursus arctos* erscheinen sie auch verkürzt. Das Übergewicht der Metacarpalien fällt stark auf, so daß man aus einem Haufen unregelmäßig zusammenliegender Metapodien alle plumpen und überaus kräftigen

<sup>3)</sup> Unter dem Mixnitzer Höhlenbären schlechtweg ist in dieser Arbeit der Typus der Blütezeit verstanden. Die Entwicklung der Anpassungen innerhalb der Mixnitzer Formen wurde nicht berücksichtigt.

Exemplare, ohne auf die Gelenkflächen zu achten, als Metacarpalia herauslesen kann. Beim Braunbären dagegen unterscheiden sich Metacarpalia und Metatarsalia in Form und Größe nicht wesentlich.

### Die Verkürzung der Metacarpalia.

Wir wollen zuerst die Verkürzung und Verstärkung der Metacarpalia behandeln und vom Unterschied zwischen Hand und Fuß vorläufig absehen. — Betrachten wir zuerst den Metacarpus der primitiveren und mehr oder weniger plantigraden Carnivoren, so finden wir keine großen Unterschiede zwischen den einzelnen Formen. Immerhin läßt sich aber ein Metacarpus von *Herpestes* von einem Metacarpus von *Paradoxurus* oder *Meles* gut unterscheiden. Bei *Herpestes*, einer erdlaufenden Form, sind die Metacarpalia lang, schlank und schließen fest aneinander. Sie bilden gewissermaßen einen einheitlichen festen Stab. Beim vorwiegend baumbewohnenden *Paradoxurus* sind die Metacarpalien auch lang und dünn, schließen aber nicht aneinander, sondern lassen Zwischenräume zwischen den einzelnen Strahlen frei. Bei *Meles* endlich sind die Metacarpalien gedrungen und kürzer, schließen aber auch nicht aneinander. Wie wir wissen, gräbt und scharrt *Meles* mit seinen Vorderpfoten. Wenden wir uns nun anderen plantigraden Tiergruppen zu, so finden wir diese Typen wieder (Fig. 1). Wir sehen, daß mit dem Unterschied in der Lebensweise auch der Unterschied der Metacarpalien wächst. So bilden die Metapodien der extremen Lauftiere ein Gewölbe in der Querrichtung des Fußes, verlängern sich stark und schließen sich fest zusammen. Gleichzeitig erfolgt meist auch die Aufrichtung des Fußes. Diese Anpassung tritt an der hinteren Extremität früher und deutlicher auf. Denn bei Formen, die sich in langen Sätzen springend fortbewegen, hat die Hinterextremität die Hauptarbeit zu leisten. Beispiele für die extreme Ausbildung des Lauffußes finden wir unter den Nagern, so bei *Lepus timidus* (41, S. 103, 118) und *Dolichotis*. Andererseits finden wir unter den Nagern auch gut ausgebildete Kletterextremitäten, bei *Sciurus* und *Myoxus glis*. Hier wird scheinbar die Handfläche verbreitert, was durch die — gewissermaßen permanent gewordene — Spreizung der Metacarpalia erreicht wird. Auch werden — im Gegensatz zur nächsten Gruppe — an die Metacarpalien keine starken mechanischen Anforderungen gestellt. Den dritten Typ finden wir im Extrem bei *Talpa* und *Spalax*, ebenso bei *Phascolomys* unter den Marsupialiern. Bei *Talpa* z. B. sind

Metacarpalien und Phalangen kurz und gedrunge. Die Hand bildet gewissermaßen eine schaufelartige Platte. — Die Grabtiere, bei denen einzelne Finger eine Funktion des Aufreißens übernommen haben, dürfen wir hier zum Vergleich nicht heranziehen. Denn bei ihnen wirkt die Hand ja nicht mehr gleichmäßig als Ganzes (2, S. 379, 380).

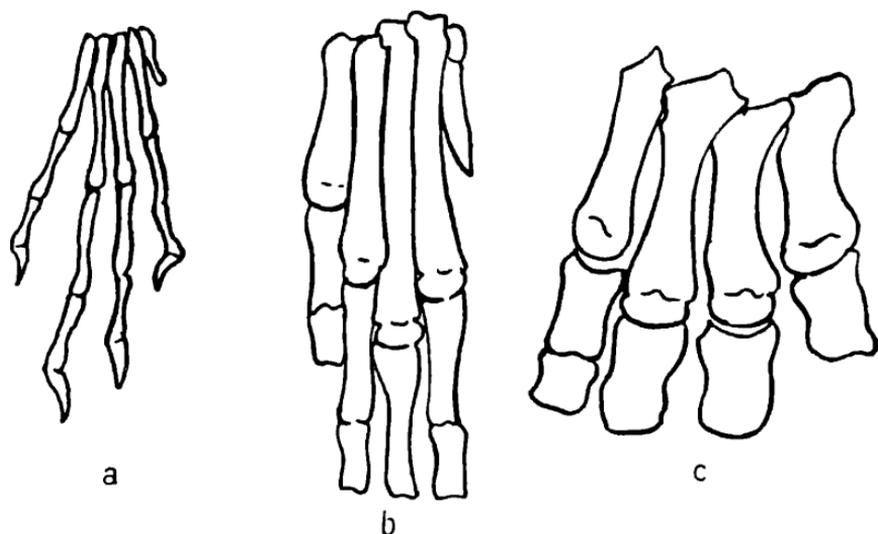


Fig. 1. Typen des Metacarpus, von dorsal.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.

a) Klettertyp. (*Sclurus vulgaris*) — b) Lauftyp. (*Lepus timidus*) — c) Grabtyp. (*Hyatrix javanica*).

Im allgemeinen werden wir unter den primitiven Carnivoren hauptsächlich Lauftypen finden. Denn die Baumbewohner, wie *Paradoxurus*, sind keine Kletterformen, sondern mehr Baumläufer, und die Grabanpassungen bei *Meles* und *Conepatus* sind auch gering<sup>4)</sup>. Bei den Nagern ist es umgekehrt; bis auf die extremen Laufformen haben die meisten die Fähigkeit zu graben. Eine Reihe, wo innerhalb einer ziemlich nahverwandten Gruppe sich Metacarpus und Lebensweise gleichermaßen ändern, bieten *Coelogenys*, *Dasyprocta* und *Dolichotis*. *Coelogenys* ist plantigrad, hat noch ziemlich kurze und gedrungene Metacarpalia und soll auch mehr graben, während *Dasyprocta* und *Dolichotis* schon vollständige Laufformen sind, mit langen, zusammengeschlossenen Metacarpalien und starker Aufrichtung des Fußes. Bei *Lepus cuniculus* und *Lepus timidus* sind

<sup>4)</sup> *Mellivora* und *Mydaus*, bei denen die Grabanpassungen stärker zu sein scheinen, standen mir nicht zur Verfügung.

die Unterschiede nicht groß, aber ein anderes Verhältnis der Länge der Hand zur Breite ist schon zu merken. Als weitere Beispiele für die Verkürzung der Metacarpalien und die gleichzeitige Steigerung der Grabtätigkeit könnte ich anführen: *Centetes* — *Talpa*, *Ornithorhynchus* — *Echidna*. Doch diese haben weniger Beweiskraft für uns, da es sich nicht um nahverwandte Formen handelt.

Ein Beispiel für den Unterschied zwischen Erdlaufen und Klettern bieten *Xerus* und *Sciurus*. Bei letzterem sind die Metacarpalia dünner und länger. Ebenso sind für die Ausbildung des Klettertyps charakteristisch die langen und dünnen Metacarpalia der Affen und Halbaffen. — Nachdem wir uns die Richtung der Entwicklung und ihre Endpunkte in einigen Beispielen vor Augen gehalten haben, gehen wir zu den Bären über. Wir sehen, daß der Metacarpus der Ursiden im allgemeinen als sehr primitiv und unspezialisiert bezeichnet werden darf. *Ursus spelaeus* weicht vom Braunbären nun in der Richtung ab, in welcher sich *Meles* und *Conepatus* von *Herpestes* entfernen. Beim Höhlenbären tritt im Metacarpus die Lauf- oder Gehfunktion im Verhältnis zum Braunbären zurück. Dabei müssen wir im Auge behalten, daß auch der Metacarpus des Braunbären keineswegs als ein Lauftypus bezeichnet werden darf. Die Verkürzung und gedrungene Form der Metacarpalien finden wir auch bei *Melursus ursinus*, dem Lippenbären, wenn auch nicht so stark ausgeprägt wie bei *Ursus spelaeus* (Fig. 11, 12). Bei *Helarctos malayanus*, dem vorwiegend kletternden Malayenbären, sind die Metacarpalia wohl kürzer als beim Braunbären, doch schlank und keineswegs gedrunge; ähnlich auch bei *Tremarctos thibetanus*, dem schwarzen Bären des Himalaya. Der Grizzlybär, *Ursus (arctos) horribilis*, unterscheidet sich aber von *Ursus arctos* — soviel ich gesehen habe — in keiner Weise. Es scheint also, daß bei den rezenten Bären, die nicht zur Arctos-Gruppe gehören, eine Verkürzung der Metacarpalien eintritt. Auch aus den Abbildungen der Branten, die Pozok gegeben hat, scheint mir das hervorzugehen, wenn wir das Verhältnis der Länge — gemessen von den Zehenballen zum Carpalballen — zur Breite bei *Ursus americanus* oder *Ursus horribilis* mit *Melursus ursinus* vergleichen (31, S. 931—934; 32, S. 380) (Fig. 13). Ich setze hier den Metacarpus im wesentlichen gleich der Brante und glaube darin nicht fehlzugehen, denn ich kenne keinen Fall, wo die Länge der Phalangen das aus dem Vergleich des Metacarpus gewonnene Bild wieder zerstört hätte. Im

Gegenteil, meist wird der Eindruck, den man durch die Metacarpalien empfängt, durch die Verkürzung der Phalangen noch verstärkt. Auch sind es die Metapodia, die zusammen mit den Knochen der Extremitätenwurzel das Gewölbe des Lauffußes bilden. Die Erscheinungen, welche wir hier unter den rezenten Bären, die nicht zur *Arctos*-Gruppe gehören und stärker noch beim Höhlenbären beobachteten, weisen auf eine Abnahme der Lauffunktion hin. Dazu kommt noch ein weiteres Merkmal: Vergleichen wir die Gelenkfacetten der einzelnen Metapodia zueinander, so werden wir beim Braunbären und auch beim Höhlenbären feststellen können, daß die Facetten im Metacarpus flacher und gleichmäßiger sind als im Metatarsus (Taf. XXIX, 3, 4). Im Metatarsus findet mehr eine Verkeilung der einzelnen Knochen ineinander statt. Diese Erscheinung führe ich zurück auf den Unterschied zwischen Hand und Fuß. Denn, wie schon erwähnt, hat der Metatarsus immer eher die Tendenz, eine unbewegliche Einheit zu bilden, als der Metacarpus. Das liegt in seiner Funktion als Organ der Fortbewegung. Wenn wir die Extreme in dieser Hinsicht betrachten wollen, so brauchen wir nur die Gelenkflächen zwischen den Metacarpalien eines Hundes zu vergleichen mit denen eines Bären oder eines Schweines mit denen des Menschen. Bei *Ursus spelaeus* und bei *Melursus ursinus* ähneln nun die Gelenkflächen der Metacarpalien und Metatarsalien zueinander viel mehr dem allgemeinen Handtyp als bei *Ursus arctos*. Das weist wieder darauf hin, daß sowohl Hand als Fuß beim Höhlenbären weniger Werkzeuge der Fortbewegung waren. Aus dem Unterschiede der Metacarpalien allein können wir aber nun nicht direkt schließen, daß ihre Verkürzung durch eine stärkere Grabtätigkeit von *Ursus spelaeus* bedingt gewesen sei. Obwohl uns die Beispiele in der Gruppe der Carnivoren auf eine Grabtätigkeit hinweisen, bleibt doch der Einwand bestehen, daß die Verkürzung der Metacarpalien durch eine stärkere Belastung der Vorderextremität hervorgerufen sei. Man könnte meinen, die Metacarpalia würden hier durch die ungeheure Last des Kopfes gewissermaßen zusammengedrückt und verkürzt. Nun liegen die Metacarpalia der Bären allerdings nicht horizontal, doch die Neigung ist keine sehr große. Als verkürzender Faktor könnte aber nur die Komponente der Körperlast in Frage kommen, welche dieser Neigung entspricht. Dabei sind im Handwurzelgelenk und in der Ausbildung der Facetten der distalen Knochen keine Anzeichen für eine Verminderung

der Plantigradie beim Höhlenbären vorhanden, sondern eher für das Gegenteil. Außerdem finden wir diese Verkürzung bei dem relativ kleinen Lippenbären, während beim Grizzlybären — so viel ich sehen konnte — keine Unterschiede gegenüber dem Braunbären gefunden wurden. Dabei würde der Grizzlybär nach seinem Gewicht und nach der Größe des Kopfes dem Höhlenbären wohl am ehesten entsprechen. Nun wissen wir ja auch, daß die Beanspruchung der Extremitätenknochen durch Muskelzug die Beanspruchung auch durch noch so großes Körpergewicht um ein vielfaches übersteigt (14, S. 35). Somit wird die Wahrscheinlichkeit unserer bisherigen Annahme durch diesen Einwand nicht wesentlich beeinträchtigt<sup>(\*)</sup>.

An diesem Abschnitt will ich einiges über die Krallenphalangen



Fig. 2. Krallenphalangen der vorderen Extremität.  $\frac{1}{8}$  nat. Gr.  
a) von *Ursus arctos* — b) von *Ursus spelaeus*.

anschließen. Durchgehende Unterschiede zwischen Braun- und Höhlenbär habe ich hier nicht gefunden. Wie es sonst aber sehr kleine Phalangen gibt, die wahrscheinlich zum Fuß gehören, und große plumpe von der Hand, so ist es auch mit den Krallenphalangen. Im Mixnitzer Material finden sich nicht sehr viele, aber auch diese sind eher stärker — soweit es sich um Krallen der Hand handelt — als beim Braunbären (Fig. 2). Trotzdem kann der Höhlenbär lange Hornkrallen besessen haben, da ich die knöchernen Endphalangen des Grizzlybären, der ja auch lange Hornkrallen hat, vom Braunbären nicht unterscheiden kann. Anders ist es bei *Melursus*, wo die knöchernen Krallenphalangen stärker gebogen sind.

<sup>(\*)</sup> An einigen sehr starken Eisbären des Zoologischen Museums in München fand der Verfasser auch plumpe Metapodia, so daß der Einwand, daß das größere Körpergewicht bei der Verkürzung eine Rolle spielt, nicht jeder Berechtigung zu entbehren scheint.

Im Handskelett des Höhlenbären bemerken wir weiter folgende Unterschiede vom Braunbären<sup>5)</sup>:

1. Eine gelenkige Verbindung des Triquetrum mit dem Metacarpale V.
2. Eine andere Ausbildung der Gelenkfacetten am Unciforme und Carpale III.
3. Eine Verstärkung der lateralen Metacarpalien gegenüber den medialen.

### Triquetrum und Metacarpale V.

Beim Vergleich des Carpus wurde beim Höhlenbären eine Ausbildung von Gelenkfacetten zwischen dem Triquetrum und Metacarpale V gefunden. Bei allen von mir untersuchten rezenten Bären standen Triquetrum und Metacarpale V wohl in unmittelbarster Nähe voneinander — bei x in Fig. 3 —, zeigten aber niemals Gelenk-

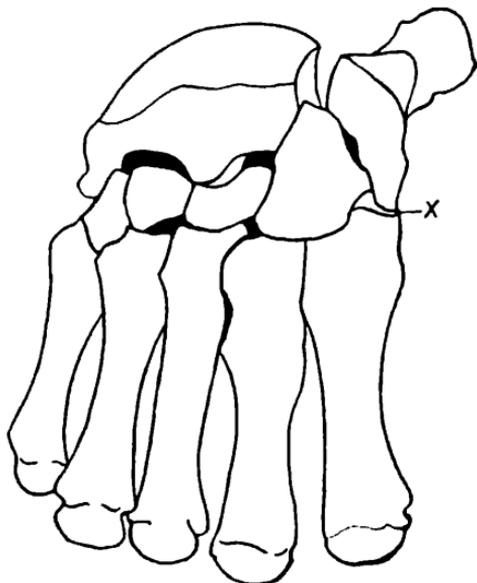


Fig. 3. Linkes Handskelett von *Ursus arctos*, von dorsal; lateral etwas gehoben.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

<sup>5)</sup> Um Mißverständnisse in der Nomenklatur der Hand- und Fußwurzelknochen zu vermeiden, gebe ich folgende Synonyma an: Im Carpus: Scaphoid = Radiale (Naviculare); Lunatum = Intermedium; Triquetrum Ulnare (Pyramidale); Scapholunatum = Radiale + Intermedium; Unciforme = Carpale IV + V (Hamatum, Uncinatum). Im Tarsus: Talus = Astragalus; Naviculare = Centrale (Scaphoid); Cuboid = Tarsale IV + V.

facetten, sondern waren durch ein Band verbunden<sup>a)</sup> (Fig. 3). Bei der Betrachtung des Carpus der primitiveren Carnivoren schien dieses Gelenk mit einigen anderen Merkmalen zu einer Formenreihe verbunden. Zur Untersuchung der einzelnen Merkmale und ihrer Bedeutung war ein Vergleich von Extremformen nötig. Als solche erwiesen sich *Canis* und *Felis*, weil unter den primitiveren Raubtieren die Arctoiden und Aeluroiden an den entgegengesetzten Enden der Reihe zu stehen schienen. Verglichen wurden der Carpus eines Neufundländers mit dem eines Tigers. Die Unterschiede im Handskelett wurden an größerem Caniden- und Felidenmaterial überprüft und die Bewegung der einzelnen carpalen Elemente an Karbolmaterial studiert. Wesentliche Anhaltspunkte lieferte auch die Arbeit von KNEIKAMP über die Gelenke einer Tigerhand (26, S. 722—748). Es ergab sich bei *Felis* im Vergleiche zu *Canis* eine Verminderung des Druckes auf der ulnaren Seite des Carpus und eine Zunahme auf der radialen Seite. Dieses geht aus folgenden Beobachtungen hervor:

1. Das Triquetrum hat im Verhältnis zu *Canis* an Bedeutung verloren (Fig. 4, Taf. XXV, 1—4). Seine Gelenkfläche zur Ulna ist viel kleiner. Es bildet kein Gelenk mit dem Metacarpale V aus (m). Auch kleine Gelenkfläche zum Scapholunatum fehlt (n).

2. Der Ansatz des zweiten Strahles am Scapholunatum hat an Bedeutung zugenommen. Die Gelenkfläche des Scapholunatums zum Carpale II (o) ist größer (Fig. 4, Taf. XXV, 1—4), so daß die carpale dritte Fläche am (p) Scapholunatum vorne (dorsal) einengt. Die Gelenkfläche zum Carpale II steht nicht mehr schräg nach lateral geneigt, sondern horizontal (Taf. XXV, 1—4). Das ist aus der veränderten Richtung des Hauptdruckes zu erklären, welcher bei senkrechtem Einfallen auf diese Gelenkfläche bei *Felis* direkt von oben (proximal), bei *Canis* schräg von lateral kommen müßte.

3. Auch das Unciforme empfängt einen geringeren Druck. Denn seine Gelenkfläche zum Scapholunatum, welche bei *Canis* nur etwas medialwärts geneigt liegt (r), steht bei *Felis* vertikal und kann als

---

<sup>a)</sup> Ein Überzug von Gelenkknorpel fand sich auch am Metacarpale V einiger Braunbären und eines thibetanischen Schwarzbären aus der Säugetiersammlung des Zoologischen Museums in München. Doch lagen zwischen dem Metacarpale V und Unciforme Bandmassen, so daß hier nicht von einer Gelenkverbindung gesprochen werden kann. Nie wurde auch am Unciforme die starke scharf abgesetzte und senkrecht auf dem lateralen Fortsatz stehende Gelenkfläche wahrgenommen wie bei *Ursus spelaeus*.

solche nur einen sehr geringen Teil des vertikal (proximo-distal) verlaufenden Hauptdruckes weitergeben. Die Gelenkfläche des Unciforme zum Triquetrum (q), die den Vertikaldruck der Ulna übernimmt, steht aus demselben Grunde bei *Felis* viel schräger (lateral geneigt) und verliert somit an Bedeutung (Fig. 4, Taf. XXV, 1—4).

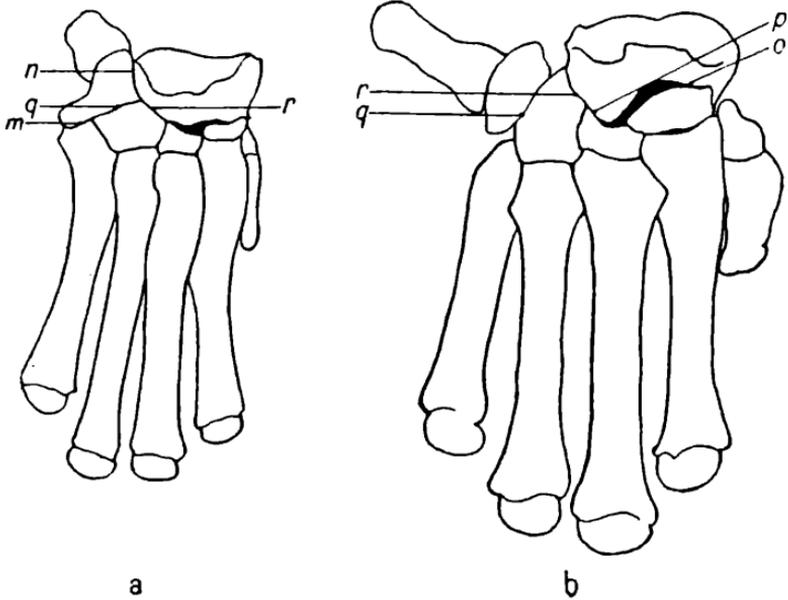


Fig. 4. Rechtes Handskelett von *Canis familiaris* (a) und *Felis tigris* (b) von dorsal (vorne).  
 $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Außerdem finden wir noch einige Unterschiede zwischen *Canis* und *Felis* in der Gelenkung des Carpus mit dem Metacarpus und der Metacarpalia untereinander. Diese Unterschiede gehen zum Teil auf die Beweglichkeit der einzelnen Strahlen zurück und haben für uns hier keine Bedeutung. Die Ursache der Druckverlegung in der Hand von *Felis* liegt in ihrer Ausbildung als Waffe und Werkzeug zum Reißen und Schlagen. Dabei halten wir uns am ehesten die Großkatzen vor Augen, die ihre Pranken doch recht intensiv benutzen. Dagegen dient die Vorderextremität von *Canis* nur der Fortbewegung. Sie läßt kaum seitliche Bewegungen (Adduktion und Abduktion) und gar keine Drehungen (Pronation und Supination) zu, während *Felis* außer einer viel stärkeren lateralen Beweglichkeit auch eine starke Pronation und Supination hat. Bei diesen Drehungen hängt die Hand fast ganz am Radius oder stützt sich auf den-

selben. Das Distalende der Ulna scheint, wie aus seiner relativ kleinen Gelenkfacette hervorgeht, nur einen sehr geringen Druck zu übertragen (26, S. 727). Diese Verdrängung der Ulna aus ihrer Stützfunktion, deren Ursache die raschen Bewegungen der Schlagtätze sind, mache ich wenigstens im Vergleich von *Felis* und *Canis*, für die Verlegung des Druckes auf die mediale Seite des Carpus verantwortlich. Nach diesen Gesichtspunkten wollen wir nun den Carpus der primitiveren Raubtiere betrachten. Zuerst scheinen die Merkmale, die wir für eine Verlagerung des Hauptdruckes nach medial angaben, vorwiegend bei den Aeluroiden vorhanden zu sein. Bei genauerem Zusehen bemerken wir aber auch unter den Arc-toiden eine Abstufung. Nach der Größe und Stellung des Carpale-II-Gelenkes am Scapholunatum und nach dem gut ausgebildeten Gelenk zwischen Triquetrum und Metacarpale V stehen *Meles*, *Gulo*, *Nasua* und *Procyon* am Anfang der Reihe, welche von *Canis* zu *Felis* führt. Die Aeluroiden haben wieder größtenteils kein Triquetrum-Metacarpale-V-Gelenk. Auch ist die Gelenkfacette des Scapholunatums für das Carpale II viel katzenähnlicher, so daß wir nach diesen beiden Merkmalen *Arctitis*, *Viverra* und *Viverricula* ans Ende der Reihe stellen würden. Die Veränderungen am Unciforme ziehe ich hier weniger in Betracht, weil sie im allgemeinen sehr gering sind. Wir sehen, daß die Betrachtung der Endglieder dieser Reihe nicht dem Eindruck, welchen wir von *Felis* und *Canis* empfangen, widerspricht. Uns interessiert aber hauptsächlich das Triquetrum-Metacarpale-V-Gelenk als das Merkmal dieser Reihe, welches uns Schlüsse auf *Ursus spelaeus* erlaubt. Ich führe hier die untersuchten Formen an:

Das Gelenk ist vorhanden	Das Gelenk ist im Verschwinden	Das Gelenk ist nicht vorhanden
bei <i>Gulo</i>	bei <i>Ictyonix</i>	bei <i>Conepatus</i>
<i>Meles</i>	<i>Galictis</i>	
<i>Procyon</i>	<i>Putorius</i>	<i>Mustela</i>
<i>Nasua</i>		
<i>Mephitis</i>		
<i>Ursus spelaeus</i>		anderen Ursiden
<i>Herpestes</i>		<i>Viverra</i>
		<i>Viverricula</i>
		<i>Arctitis</i>
		<i>Paradoxurus</i>

Das Gelenk ist  
vorhanden

allen Caniden  
Proteles  
allen Robben

Das Gelenk ist im  
Verschwinden

den meisten Insec-  
tivoren

Das Gelenk ist nicht  
vorhanden

allen Feliden  
Hyaena  
allen Affen und  
Halbaffen

Das betreffende Gelenk verschwindet einmal innerhalb der nahverwandten Gruppen der Iltisse und Marder. Dann finden wir als einzigen Aeluroiden den erdlaufernden *Herpestes* unter der Gruppe, welche das Gelenk besitzt. Auch in der Ausbildung der Scapholunatumfläche nähern sich *Putorius* und *Mustela* dem Typ der Aeluroiden. Das sind die Formen, an die wir später anknüpfen werden. Im übrigen ist bei *Arctitis*, *Viverricula* und *Paradoxurus* die Reduktion des Triquetrum noch lange nicht soweit fortgeschritten wie bei *Viverra*. *Conépatas* hat die langen, stumpfen Krallen eines Grabtieres; doch sehen Hand und Fuß bei ihm sehr beweglich aus, so daß dadurch das Fehlen des Gelenkes, welches wir bei ihm als Grabtier eigentlich nicht erwarteten, gerechtfertigt scheint. Befriedigend ist diese Formenreihe keineswegs. Denn, wenn auch *Procyon* und *Nasua* relativ plumpere Formen sind und *Nasua* längere Grabkrallen hat, so entspricht ihre Stellung neben *Gulo* und *Meles* durchaus nicht der Beweglichkeit ihrer vorderen Extremität. Denn ich möchte bezweifeln, daß der erdlaufernde *Putorius* eine größere Beweglichkeit der Hand besitzt als *Procyon*. — Eine genauere Feststellung der Bewegungsmöglichkeiten könnte allerdings nur an reichlichen frischen Material durchgeführt werden, doch einen gewissen Hinweis gibt uns die Lebensweise. Wenn hier also wohl noch mir unbekannt Faktoren mitspielen und die Untersuchung nicht als vollständig gelten kann, so glaube ich folgendes doch aufrecht halten zu können: Unter den primitiveren Carnivoren zeigt sich eine Verlegung des Hauptdruckes im Carpus von ulnar nach radial. Ein Merkmal dieser Druckverlegung ist auch das Verschwinden der gelenkigen Verbindung zwischen Triquetrum und Metacarpale V. Am Anfang dieser Formenreihe stehen erdlebende, am Ende mehr baumlaufernde Formen. Beispiele dafür sind: *Putorius*—*Mustela*, *Herpestes*—*Paradoxurus* und *Arctitis*. Die wahrscheinliche Ursache dieser Druckverlegung ist eine größere Beweglichkeit der Hand. Dafür spricht auch, daß bei Hunden, Robben und den meisten In-

sektenfressern, bei welchen die Vorderextremität nicht stark gedreht und gewendet werden kann, das betreffende Gelenk vorhanden ist. Dagegen fehlt es den Katzen, Affen und Halbaffen, bei denen Pro- und Supination ja gut ausgebildet sind. Die Hyänen haben einen äußerlich sehr katzenähnlichen Carpus, obgleich die Reduktion des Triquetrum mit der jetzigen Funktion ihrer Extremitäten nicht im Einklang zu stehen scheint. Das Verschwinden des Gelenkes müßte bei ihnen noch vor die Annahme der jetzigen Lebensweise fallen. Bei *Proteles* ist aber das Gelenk noch nicht reduziert. Stammesgeschichtliche Spekulationen auf Grund dieses einen Merkmales wären jedoch verfehlt und gehören auch nicht in den Rahmen dieser Arbeit. Die Veränderungen im Carpus der Nager sind mit diesen Erwägungen nicht direkt in Zusammenhang zu bringen. Denn bei den Nagern handelt es sich bei der Reduktion des Triquetrum und dem Verschwinden des Triquetrum-Metacarpale-V-Gelenkes um eine Verengung des Carpus, welche zum Lauffußtypus führt. —

Wenden wir uns nun den Bären selber zu (Taf. XXVI, 1—4), so scheint die Frage: — Warum haben die rezenten Bären keine Gelenkverbindung zwischen Triquetrum und Metacarpale V — mehr Berechtigung zu haben, als die nach der Ursache des Gelenkes bei *Ursus spelaeus*<sup>9)</sup>. Nach den vorigen Erwägungen müssen wir als wahrscheinliche Ursache die Beweglichkeit und wohl speziell die stärkere Fähigkeit zur Pro- und Supination beim Braunbären hinstellen. Die Einwärtsdrehung der Vorderextremität beim Gang, die in kleinerem Maße ja allen Bären eigen ist, als Ursache der Reduktion des Gelenkes zu betrachten, halte ich für verfehlt. Man könnte sich schließlich vorstellen, daß durch die Einwärtsdrehung die lateralen Metacarpalia vom Triquetrum entfernt würden und das Gelenk damit verschwinde. Doch nun gehen *Nasua* und *Meles*, die das betreffende Gelenk besitzen, auch einwärts. *Ursus spelaeus* müßte demnach weniger einwärts gegangen sein als die rezenten Braunbären. Das ist aber bestimmt nicht der Fall. Das Fehlen der gelenkigen Ver-

<sup>9)</sup> Ob die betreffende Gelenksverbindung bei der gemeinsamen Ahnenform des Braun- und Höhlenbären vorhanden war, entzieht sich meiner Kenntnis und fällt auch nicht in den Rahmen dieser Untersuchung. Jedenfalls dürften auch einem Neuerwerb bei *Ursus spelaeus* keine Hindernisse entgegengestanden haben, da beim Braunbären, und daher jedenfalls auch beim gemeinsamen Ahnen, das Triquetrum noch sehr nahe vom Metacarpale V liegt.

bindung zwischen Triquetrum und Metacarpale V würde also bei den rezenten Bären als Zeichen einer Verlegung des Hauptdruckes nach radial aufgefaßt werden können. Bei *Ursus spelaeus* wäre der ulnare Teil somit stärker belastet gewesen. Welche Schlüsse wir in betreff der Beweglichkeit der Hand von *Ursus spelaeus* ziehen können, will ich aber erst zum Schlusse der Carpusuntersuchung erörtern.

### U n c i f o r m e.

Das Unciforme weist beim Höhlenbären eine viel breitere Gelenkfläche zum Scapholunatum auf. Besonders deutlich tritt dieser Unterschied zutage, wenn wir die Reihe der distalen Carpalia im Verband vergleichen. Beim Höhlenbären muß ein solcher Carpus allerdings aus Resten mehrerer Individuen zusammengesetzt werden (Taf. XXVII, 1, 2). Wir sehen, daß die Grenzlinie zwischen den Gelenkfacetten des Scapholunatum und Triquetrum am Unciforme von *Ursus spelaeus* weiter lateral abgerückt ist. Oder: das Unciforme hat sich gewissermaßen unter das Scapholunatum nach medial zu ausgebreitet und als Baustein der ulnaren Seite des Carpus an Bedeutung gewonnen. Ein gleiches können wir bei *Meles* und *Myrmecophaga* beobachten, wo das Unciforme auch vergrößert ist (2, S. 368). Gewöhnlich bildet es bei Carnivoren mit dem Carpale III zusammen den Scheitel eines Führungskammes, mit welchem die distale Reihe scharnierartig in die proximale hineingreift. Bei Bären und einigen anderen Formen ist dieser Kamm durch die etwas vorspringende Leiste vom Rande des Scapholunatum geteilt, so daß mehr oder weniger zwei parallele Kämmen entstehen. Diese liegen beim Braunbären noch ziemlich nah voneinander, während sie beim Höhlenbären durch die mediale Ausdehnung des Unciforme schon weiter gerückt sind. Beim Dachs (Fig. 5s) liegt der Einschnitt, in welcher das Scapholunatum hineingreift, nicht mehr an der Grenze von Unciforme und Carpale III, sondern vollkommen im Unciforme. Außer dem gewöhnlichen Kamm mit dem Carpale III (k) bildet also das Unciforme hier noch allein einen lateralen (l). Diese Ausdehnung des Unciforme glaube ich in Zusammenhang bringen zu können mit der stärkeren Belastung der ulnaren Seite, die sich beim Dachs auch in der stärkeren Entwicklung des Metacarpale V zeigt und auf die Einwärtsstellung seiner Vorderextremitäten zurückzuführen ist (8, S. 143, Fig. 33). Ebenso ist bekannt, daß *Myrmecophaga* sich

beim Gehen auf die Außenkante seiner Hand stützt. Bei den Robben, bei welchen der erste Strahl an Größe und Bedeutung zugenommen hat, bemerken wir einen analogen Vorgang. Außer dem gewöhnlichen Führungskamm der distalen Carpusreihe, der aus Unciforme und Carpale III gebildet ist, ist bei ihnen noch ein zweiter Kamm

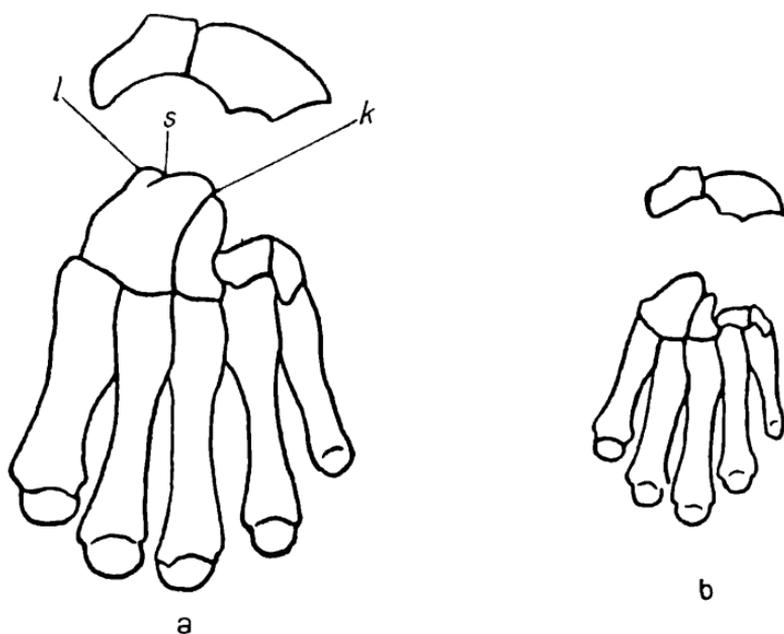


Fig. 5. Rechtes Handskelett von *Meles* (a) und *Paradoxurus* (b) von dorsal. Proximale Carpalia abgehoben.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr.

vorhanden, der aus Carpale I und II zusammengesetzt ist. Auch hat hier das Carpale I an Bedeutung gewonnen. Wenn wir schließlich eine Formenreihe vom Menschen über *Simia* hinunter zu *Hapale* aufstellen, so sehen wir ebenfalls, wie mit der Größe und medialen Ausdehnung des Unciforme die Bedeutung des fünften Strahles wächst. Auch unter einem anderen Gesichtswinkel können wir die Vergrößerung und stärkere Horizontalstellung der Facette für das Scapholunatum am Unciforme (Taf. XXVII, 2, r) betrachten. Nehmen wir an, daß bei *Ursus spelaeus* der Druck der Körperlast in demselben Verhältnis auf Scapholunatum und Triquetrum verteilt wird wie bei *Ursus arctos*. Dann würde die größere Stützfläche des Unciforme vom Scapholunatum auch einen größeren radialen Teildruck empfangen. Es würde außer diesem den ulnaren Teildruck, den es gleichermaßen wie *Ursus arctos* vom Triquetrum empfängt, auf die beiden

lateralen Metacarpalia weiterleiten. Diese würden also stärker belastet sein. Ebenso wird auch die stärkere Horizontalstellung der Stützfläche, abgesehen von deren Größe, wirken, denn die Komponente, welche parallel der Fläche geht und das Unciforme nach lateral zu verschieben sucht, ist kleiner (Fig. 6). Diese Komponente wird durch die Bänder, die den Carpus zusammenhalten, aufgehoben. Beim Vergleich von *Canis* und *Felis* hatten wir einen ähnlichen Fall. Das Unciforme von *Canis* empfing auch einen größeren Teildruck

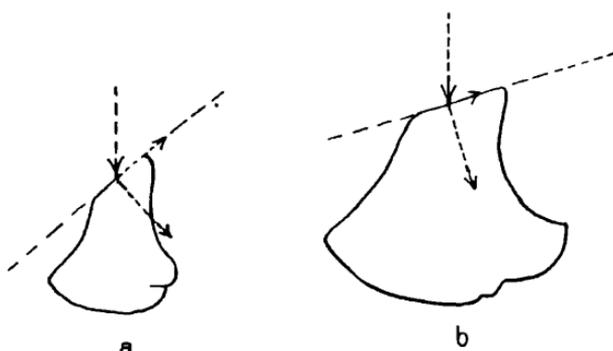


Fig. 6. Schema der Verteilung des vertikalen Druckes auf das linke Unciforme von vorne (dorsal) gesehen. a) bei *Ursus arctos* — b) bei *Ursus spelaeus*.

vom Radius her durch seine mehr horizontal gestellte Fläche vom Scapholunatum. Wir haben beim Höhlenbären keine Berechtigung, anzunehmen, daß der Druck der Ulna kleiner gewesen sei als beim Braunbären. — Die Fläche des Unciforme gegen das Triquetrum zeigt eine etwas abweichende Gestalt (Taf. XXVII, 1, 2). Doch der Unterschied ist gering. Beim Braunbären bildet die Gelenkfacette proximal einen Buckel (q) und läuft lateral in einen kaum angedeuteten Vorsprung aus. Beim Höhlenbären fällt sie gleichmäßig steil ab, während der laterale Vorsprung (n) vergrößert ist. Auch an der Gegenfläche des Triquetrum ist dieser Vorsprung zu bemerken. Das mag mit der Gelenkverbindung Triquetrum—Metacarpale V zusammenhängen. Denn das Metacarpale V ist ebenso eine lateral liegende Stützfläche für das Triquetrum wie die vorspringende laterale Ecke des Unciforme. Beim Braunbären, bei dem diese beiden lateralen Stützpunkte für das Triquetrum nicht vorhanden sind, ruht es mehr auf dem proximalen Buckel des Unciforme. — Aus diesen Erwägungen über das Unciforme geht hervor, daß die ulnare Seite des Carpus beim Höhlenbären stärker belastet war. Wir kommen darauf noch zurück.

## Carpale III.

Wie schon erwähnt, bildet das Carpale III einen dorsal-plantar — das heißt von vorne nach hinten — gekrümmten Kamm, welcher in einer Führungsrinne des Scapholunatum liegt. Dieser Kamm ist bei *Ursus spelaeus* flacher. Der Unterschied ist aber so gering, daß ich nicht darauf eingehen möchte. Auf der Dorsalseite (vorne) läuft die Erhöhung in eine dammartige Fläche (Fig. 7, Taf. XXVII, 2, p) aus. Diese ist eine Stützlfläche für das Scapholunatum in extremer Dorsalflexion der Hand. Sie ist bei *Ursus spelaeus* durchwegs stärker

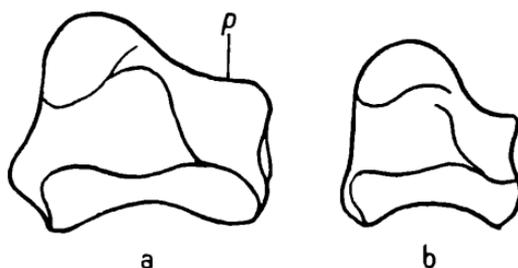


Fig. 7. Rechtes Carpale III von medial gesehen. Nat. Gr.  
a) von *Ursus spelaeus* — b) von *Ursus arctos*.

entwickelt. Wenn nun auch die Bedeutung dieses Unterschiedes schon damit ausgesprochen ist, so möchte ich hier doch einige Beobachtungen über die Bewegungen im Carpus einflechten. — Aus einer Untersuchung von Band- und Muskelpräparaten einiger Carnivoren ergab sich folgendes (Fig. 8):

Eine Bewegung des Unterarms verursacht auch eine Bewegung der proximalen und distalen Carpalreihe in derselben Richtung. Der Bandapparat, der Radius und Scapholunatum verbindet, zieht das Scapholunatum mit sich. Dieses bewirkt wieder eine Bewegung der distalen Carpalia, mit denen es verbunden ist. Bei einer Dorsalflexion, wo sich der Unterarm dem Handrücken nähert, werden also auch die proximale und distale Carpusreihe zum Handrücken zu gedreht werden. Von dieser Bewegung, die auf die Lage zur Hand bezogen ist, müssen wir noch Bewegungen der einzelnen Gelenkkörper gegeneinander unterscheiden. Letztere verlaufen entgegengesetzt der vorigen Bewegung. So wird bei Dorsalflexion das Scapholunatum sich unter dem Radius nach plantar (hinten) drehen. Es wird gegenüber dem Radius in der allgemeinen Bewegung zum Handrücken zurückbleiben. Denn der Bandapparat, der es mit dem

Radius verknüpft und mitzieht, ist ja keine starre Verbindung. Dieses Zurückbleiben ist die eigentliche Bewegung, welche wir zwischen proximaler und distaler Reihe beobachten können. Sie wird um so kleiner sein, je straffer die Bandverbindung ist. Folglich finden wir auch den größten Bewegungsumfang im ersten Handgelenk, zwischen Unterarm und Carpus, weil die Bandverbindung dort die lockerste ist. Es handelt sich natürlich hier nur um die Bänder, welche die Bewegung eines Gelenkkörpers auf den anderen

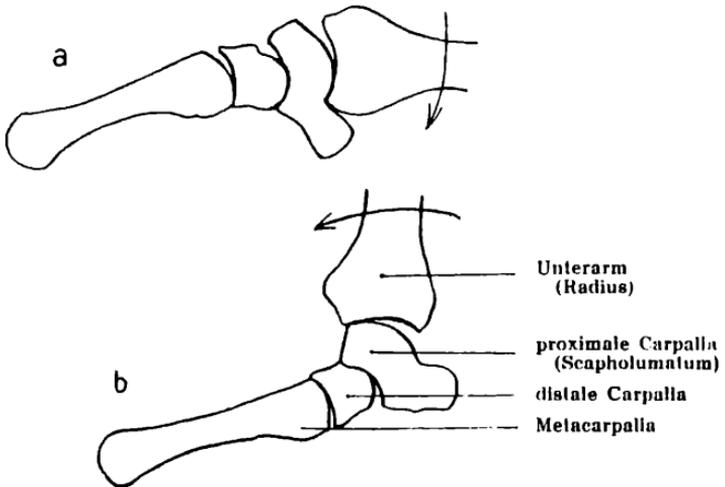


Fig. 8. Schema der Handbewegung, gedachter Sagittalschnitt durch den III. Strahl.  
a) Plantarflexion — b) Dorsalflexion.

übertragen; nicht um solche, die als Sicherung der Bewegung wirken, wie etwa rein seitliche Bänder bei Flexionen. Auf die Frage, welche Knochen funktionell die „proximale und distale Reihe“ bei den verschiedenen Formen bilden, will ich hier nicht eingehen. Aus diesen Überlegungen folgt auch, daß bei Dorsalflexion die vorderen Ränder der Gelenkflächen im zweiten Handgelenk, also zwischen proximaler und distaler Reihe, fest aufeinander gepreßt werden, was wir auch an jedem Bandpräparat sehen können. Eine stärkere Ausbildung der betreffenden Fläche beim Höhlenbären würde also auf eine stärkere Beanspruchung in extremer Dorsalflexion hinweisen. Sie würde als Anschlagfläche einen gewissen Schutz gegen Überstreckung bilden. Nun wissen wir aus der menschlichen Anatomie, daß Knochenhemmungen verhältnismäßig selten sind und daß vorher meistens eine Hemmung der Bewegung durch den Bandapparat eintritt (20. S. 251 ff.). Diese „Anschlagfläche“ beim Höhlenbären

würden wir deshalb eher als eine Sicherung und Entlastung der Bänder zu werten haben. Dabei handelt es sich um eine extreme Dorsalflexion, welche zugleich eine stärkere Neigung des Unterarmes gegen die Hand bedeutet. Diese Neigung ist bei einer vollkommen plantigraden Form stärker als bei einer solchen, deren Metacarpalia etwas aufgerichtet stehen. Ebenso sind Grabformen durch sehr starke versehnte Flexoren und Faszien gegen Überstreckung geschützt, wie z. B. *Talpa* (3, S. 605, 606) oder haben direkte Anschlagflächen in ihrem Carpus, wie *Dasyopus* und *Myrmecophaga*. Wir könnten uns auch vorstellen, daß das große Gewicht des Kopfes, welches die vordere Extremität zu tragen hat, mit der Ausbildung dieser Stützfläche im Carpus zusammenhängt (9, S. 614). Doch ein einigermaßen sicheres Urteil über die Ursache dieses Unterschiedes zum Braunbären können wir nicht angeben, da analoge Fälle in der Reihe der übrigen plantigraden Formen nicht gefunden wurden.

Der Vollständigkeit halber wäre hier zu erwähnen, daß beim Höhlenbären das Pisiforme im allgemeinen größer zu sein scheint.

#### Verstärkung der lateralen Metacarpalia.

Beim Durchsehen der Metacarpalia von *Ursus spelaeus* fallen die Metacarpalia V und IV durch ihren ungeheuer starken und klobigen Bau auf. Wenn wir auch im Mixnitzer Material nur einen zusammengehörigen Metacarpus besitzen (16, S. 296), so können wir doch hierin einen Unterschied zum Braunbären sehen. Auch sind Metacarpale I und II im Verhältnis zum Braunbären reduziert. Das Überwiegen der ulnaren Metacarpalia finden wir in geringerem Maße auch beim Braunbären. Stärker ist es bei *Tremarctos thibetanus*, dem schwarzen Bären des Himalaya und dem Lippenbären, *Melursus ursinus*. Das Metacarpale V des letzteren erinnert in der Form außerordentlich an *Ursus spelaeus* (Fig. 11, 12). Eine Verstärkung von Metacarpale V finden wir auch bei *Meles*. Wie schon erwähnt setzen alle Bären — ausgenommen der Eisbär — und *Meles* die Hand beim Gehen mit etwas einwärts gekehrter Spitze auf. Die Beanspruchung des ulnaren Teiles der Hand ist dadurch eine stärkere. Dafür finden sich auch Hinweise in der Literatur (31, S. 936, 937; 37, S. 806—810). Durch die Drehung des Fußes nach medial würden die Stellen stärksten Druckes, welche beim gerade gestellten Fuß auf den mittleren Metapodien liegen, auf die laterale Seite

rücken. Denn mit der Einwärtsstellung der Fußspitze, der Adduktion, geht auch eine Drehung der Planta nach medial. Der Fuß ruht mehr auf der lateralen Kante. — Auf diese Koppelung von Adduktion und Entoversion kommen wir bei der Besprechung des Tarsus noch zurück. Beispiele dafür finden wir auch in der Hinterextremität von *Phascolomys* und *Diprotodon*, bei welchen die lateralen Metacarpalia auch verstärkt sind (2, S. 226). Für kleinere Unterschiede in der Fußstellung, wie sie in der Reihe der plantigraden Carnivoren vorkommen, ist das Stärkeverhältnis der Metapodien kein sicheres Zeichen. Das mag wohl auch mit dem starken Wechsel der Fußstellung in verschiedener Gangart zusammenhängen. Um so mehr Gewicht müssen wir auf die hier auftretenden Unterschiede legen. Wir können beim Höhlenbären in Übereinstimmung mit der stärkeren Belastung der ulnaren Seite des Carpus wohl eine ziemlich starke Einwärtsstellung der Hand annehmen. Außerdem wird die Brante mehr auf die ulnare Kante aufgestützt worden sein. Auch das Vorkommen der gelenkigen Verbindung zwischen Metacarpale V und Triquetrum spricht dafür.

Es liegt nahe, diese Beobachtung in Zusammenhang zu bringen mit der Grabtätigkeit des Höhlenbären, die nach den Untersuchungen im Metacarpus bei ihm wahrscheinlich stärker ausgebildet war. Denn auch *Meles* ist eine Grabform und der Lippenbär, welcher von allen Bären seine Vorderextremität am stärksten einwärts stellt, soll seine Vorderextremitäten am meisten zum Graben und Aufreißen von Termitenbauten gebrauchen. Wenn wir uns aber nun *Talpa*, die extreme Grabform, deren Lebensweise wir am besten kennen, vor Augen führen, so sehen wir, daß er seine Hand auf die Außenkante stellt. Die Erklärung dieses scheinbaren Widerspruches scheint mir die verschiedene Art der Grabtätigkeit dieser Formen zu sein. *Talpa* gräbt von innen nach außen und muß dabei die Handfläche nach außen kehren. *Meles* und die Bären graben meines Wissens aber von außen nach innen. Auch *Myrmecophaga*, der seine Hand auf die Außenkante stellt, gräbt von außen nach innen (2, S. 368). Dagegen bemerken wir bei den Nagern, die ja alle mehr oder weniger scharren und graben, wie *Arctomys* und *Lepus cuniculus*, keine Drehung der Handfläche. Denn sie graben von vorne nach hinten. Die Drehung der Handfläche ist also nur eine Fixierung in der Arbeitsstellung, welche am meisten gebraucht wird. Wäre nun das Graben die einzige Betätigung, die diese Stellung erfordert,

so könnten wir apodiktisch aus der Handstellung für den Höhlenbären eine größere Grabtätigkeit folgern. Denn die Tätigkeit des Gehens erfordert einen Fuß, der parallel zur Richtung der Fortbewegung steht und sich gleichmäßig auf den Boden stützt. Nun aber stellen *Tremarctos thibetanus* und *Helarctos malayanus*, die beide vorwiegend kletternde Bären sind, auch ihre Vorderextremitäten einwärts. Und es ist auch ersichtlich, daß beim Klettern, wie es die Bären ausüben, die Hand in eine stärkere Pronationsstellung gehen muß (31, S. 935, 936). Da aber nach dem großen Körpergewicht (1, S. 890) und nach der plumpen Ausbildung der Metacarpalien *Ursus spelaeus* kein vorwiegend kletternder Bär gewesen sein kann, so wird die stärkere Einwärtsstellung der Hand wohl als ein Anzeichen stärkerer Grabtätigkeit zu deuten sein.

#### Zusammenfassung der Untersuchung von Carpus und Metacarpus.

Wir wollen nun die Resultate, welche sich aus der Untersuchung der einzelnen Teile der Vorderextremität ergaben, zusammenfassen zu einem Ganzen:

Aus den Metacarpalien geht hervor, daß die vordere Extremität von *Ursus spelaeus* mehr Werkzeug als Lauffuß war im Vergleich zu *Ursus arctos*.

Die stärkere Ausbildung der ulnaren Seite des Carpus und Metacarpus ergibt eine einwärts gekehrte Stellung der Hand mit stärker medial gedrehter Planta. — Dabei ist nicht die Fußstellung allein die Ursache der Verstärkung der ulnaren Seite. Denn eine Gelenkverbindung zwischen Metacarpale V und Triquetrum ist nur durch einen stärkeren Druck der Ulna zu erklären, weil das Triquetrum nur mit einer unbedeutenden Gelenkfacette am Scapholunatum gelenkt. Einen größeren Teildruck vom Radius her kann das Triquetrum daher nicht empfangen. Die Veränderungen am Triquetrum beruhen also auf einem stärkeren Teildruck der Ulna. Dieser würde aber nach den Erwägungen, die wir bei *Canis* und *Felis* angestellt haben, mit einer kleineren Drehungsmöglichkeit (Pro- und Supination) der Hand zusammenhängen.

Dafür spricht auch die sehr weit hinunterreichende Crista interossea der Unterarmknochen beim Höhlenbären (9, S. 613), welche ich aber als Argument hier nicht anführen will, aus denselben Gründen, die ich gegen den Vergleich von Muskelansätzen aufge-

zählt habe. Ein direktes Hindernis für Drehbewegungen bietet die Gelenkverbindung von Triquetrum und Metacarpale V nicht. Denn auch die Drehbewegungen finden — soweit sie das Handgelenk betreffen — hauptsächlich zwischen Ulna und Triquetrum statt. Durch die lockere Verbindung zwischen ihnen wird das Triquetrum kaum in der Bewegungsrichtung der Ulna mitgenommen. Es ist deshalb nicht einzusehen, warum eine Gelenkverbindung mit dem Metacarpale V diese Bewegung eher hindern soll als eine Bandverbindung. Auch die Adduktion und Abduktion der Hand in der Horizontalebene stört dieses Gelenk nicht, wie aus Bandpräparaten hervorgeht. Denn auch hier erfolgt die Hauptbewegung im ersten — proximalen — Handgelenk. Überdies ist sie noch geringer. Man könnte sich denken, daß bei Abduktion der Hand das Metacarpale V gegen das Triquetrum gepreßt wird. Doch auch bei Formen, bei denen das betreffende Gelenk vorhanden ist, wie bei *Meles*, zeigt sich am Bandpräparat bei Ulnarabduktion dort keine besondere Zusammensetzung. Die biologische Bedeutung der Adduktion und Abduktion ist viel geringer als die der Drehbewegungen. Bei den Aeluroiden scheint sie größer zu sein als bei den Arctoiden. Das Gelenk zwischen Metacarpale V und Triquetrum werden wir beim Höhlenbären deshalb nicht als ein Hindernis für die Beweglichkeit der Hand betrachten, sondern nur als ein Anzeichen einer geringeren Bewegungsmöglichkeit.

Dabei möchte ich betonen, daß in diesem Punkte meine Untersuchungen nicht als vollständig gelten können. Für eine Hand mit verminderter Drehmöglichkeit kommt bei einem Bären — meines Erachtens — nur eine stärkere Scharr- und Grabtätigkeit in Betracht. Dafür sprechen auch die Verkürzung und Verstärkung der Metacarpalien und die erwähnte Stützfläche am Carpale III als Schutz gegen Überstreckung.

\*

Im Metatarsus haben wir zwei Probleme auseinander zu halten:

1. Die Verkürzung der Metatarsalien, welche wir aus dem Vergleich der Metatarsalien des Höhlenbären mit denen des Braunbären ersehen können.
2. Das Überwiegen der Metacarpalien über die Metatarsalien beim Höhlenbären.

Die letzte Frage führt uns in das Problem der Überbauung selbst hinein und soll mit ihm im Zusammenhang erörtert werden.

## Die Verkürzung der Metatarsalien.

Die Verkürzung der Metatarsalien ist, verglichen mit dem Braunbären, bei *Ursus spelaeus* nicht besonders stark. Die Verstärkung ist noch viel geringer. Wir werden daraus folgern, daß die Anpassungen an das Graben in der Hinterextremität weniger umfangreich sind als in den Vordergliedmaßen. Das steht im Einklang mit der allgemeinen Tatsache, daß die Hinterextremität eines grabenden Tieres noch lange kein Grabfuß zu sein braucht. Sie dient ja höchstens zur Fortschaffung der aufgelockerten Erde. Aus der Form und Ausbildung der Metatarsalien geht hervor, daß die Hinterextremität von *Ursus spelaeus* noch weniger an Laufen und Zurücklegen größerer Strecken angepaßt war als bei *Ursus arctos*. Denn auch hier gilt das von den Typen der Metacarpalien Gesagte. Einen Lauffuß repräsentieren die kurzen, schwächlichen Metatarsalia bei *Ursus spelaeus* noch weniger als bei *Ursus arctos*.

## Metacarpus und Metatarsus.

Überraschend klar wird uns die Überbauung, wenn wir das Verhältnis von Metacarpus zu Metatarsus bei *Ursus spelaeus* mit anderen Formen vergleichen. Während beim Höhlenbären der Metatarsus beträchtlich schwächer und kürzer ist als der Metacarpus, finden wir bei den meisten plantigraden Carnivoren das Gegenteil. Besonders deutlich tritt das hervor bei Formen, welche sich in langen Sätzen fortbewegen, wie zum Beispiel *Mustela*. Hier finden wir wieder die eng zusammengeschlossenen Metapodien, welche beim Fortschnellen des Tieres wie ein Stab wirken. Wenn wir uns einen springenden Marder vorstellen, können wir ermessen, wie sehr die Funktion der Fortbewegung die Hinterextremitäten mehr belastet als die vorderen. Das gilt auch für die meisten plantigraden Carnivoren, die — meines Wissens alle — bei rascher Fortbewegung in Galopp fallen. Diese stärkere Beanspruchung der Hinterextremität zur Fortbewegung drückt sich auch im Verhältnis der Metapodien zueinander aus. Wir werden also bei Lauf- und Springformen die Metatarsalia relativ am stärksten ausgebildet finden. Uns interessieren aber als Analogie zum Höhlenbären, gerade die Formen, bei denen das Übergewicht der Metatarsalien zugunsten der Metacarpalien zurücktritt. Unter den plantigraden Carnivoren sind es *Meles*, *Canepatus*, *Nasua*, *Procyon* und *Paradoxurus*, die uns da auffallen. Also

einmal Grabformen und dann Baumbewohner. Wir können sie vielleicht zusammenfassen als Formen, bei denen die Vorderextremität außer der Funktion der Fortbewegung noch eine andere Tätigkeit, wie Graben oder Greifen, erhält. Wir wollen uns klar sein, daß hier zwei Faktoren nicht auseinandergelassen werden. Denn einmal wird die Reduktion der Fortbewegungstätigkeit auf die Metatarsalien, die ja — wie gesagt — bei plantigraden Tieren hauptsächlich der Fortbewegung dienen, reduzierend wirken. Dann aber wird auch eine jegliche stärkere Tätigkeit der Vorderextremität — abgesehen von einer Veränderung der Metatarsalien — das Verhältnis der Metapodien zuungunsten der Metatarsalien verschieben. Aus diesem Grunde finden wir unter den Nagern auch nur *Arctomys*, *Spalax*

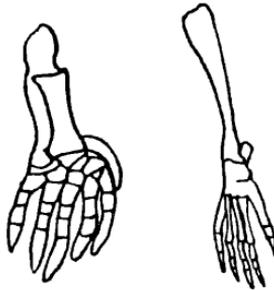


Fig. 9. Rechte Hand und rechter Fuß von *Talpa* von dorsal. Nat. Gr.

und *Hystrix* als brauchbare Beispiele für das relative Überwiegen der Metacarpalien. Es gibt wohl auch sonst viele Grabformen unter den Nagern, doch oft wird bei ihnen die Funktion der Hinterextremität vermehrt, sei es nun durch stärkere Sprungtätigkeit und ein gewisses Aufrichten des Körpers, wie bei *Spermophilus* und *Lepus cuniculus*, oder durch die neu hinzukommende Funktion des Schwimmens, wie bei *Castor fiber* und *Fiber zibethicus*. Auch eine stärkere Betätigung des Hinterfußes beim Graben wirkt in dieser Richtung, wie bei *Cricetus* (45, S. 386, 388). Andererseits werden wir unter den Kletter- und Grabformen, die ihre Hinterextremität weder zum Graben noch zu einer anderen Funktion gebrauchen — wie zum Fortschnellen des Körpers beim Springen —, die stärkste Verschiebung des Verhältnisses zugunsten der Metacarpalien finden. So sehen wir auch ein absolutes Überwiegen bei *Talpa* (Fig. 9), *Mymecophaga* und *Manis*, etwas geringer bei *Dasyurus*. Dann bei dem grabenden *Phascolomys* und bei *Sarcophilus*, *Phalanger* und *Phascolarctos*, die nur kletternde und nicht baumlaufende oder

springende Formen sind. Als letztes Beispiel möchte ich noch die Affen im allgemeinen anführen, bei denen die Vorderextremität auch eine größere Rolle spielt. Unter diesen sind es wieder *Hylobates* und *Simia*, die die stärkste „Überbauung der vorderen Extremität“ — wenn dieser Ausdruck hier erlaubt ist — zeigen. Auch bei diesen Formen ist das Verhältnis des Metacarpus zum Metatarsus so stark zuungunsten der Metatarsalien verschoben, weil sowohl die Armtätigkeit bei ihrer Art zu klettern zunimmt, wie die Tätigkeit der Hinterextremität als Organe der Fortbewegung abnimmt (2, S. 413).

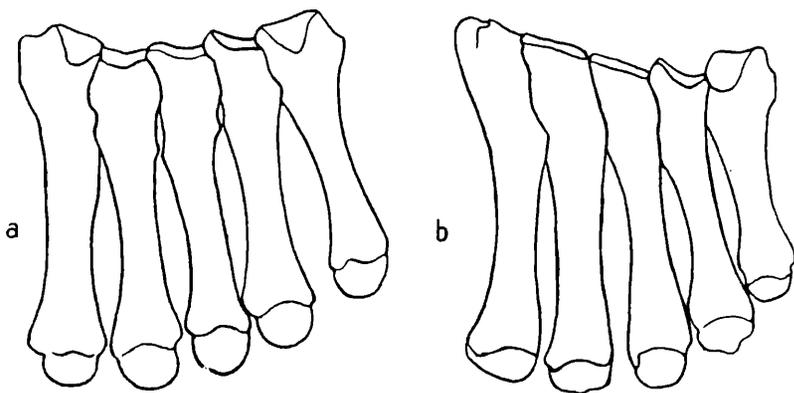


Fig. 10. Rechter Metacarpus (a) und Metatarsus (b) von *Ursus arctos*, von dorsal.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.

Das Überwiegen der Hand beruht hier allerdings mehr auf einer Längenzunahme, die ihre Erklärung wieder in der Wirkung des Zuges findet, welcher auf die Hand beim Hängen ausgeübt wird. Insofern ist die Überbauung, die doch sowohl Längenzunahme als kräftigere Ausbildung bedeutet, nicht so stark, wie sie auf den ersten Blick zu sein scheint. — Zusammenfassend können wir jedenfalls aussagen, daß das Überwiegen der Metacarpalien gegenüber den Metatarsalien unter Grab- und Kletterformen zu finden ist, die wir beide als Tiere mit stärkerer Tätigkeit der Vorderextremität bezeichnen können. Auf die Übereinstimmung von Grab- und Kletterformen im Bau ihrer Hinterextremität komme ich noch später zurück. Nicht verschweigen will ich aber, daß sich hier auch Formen finden, die dieser Annahme nicht zu entsprechen scheinen. So sehen wir zum Beispiel bei *Canis* wohl etwas stärkere Metacarpalia als Metatarsalia, doch für eine so stark ans Laufen angepaßte Form scheint der Unterschied gering.

Es mag sein, daß beim Traben, welches — meines Wissens — die vorwiegende Gangart der Hunde ist, die Vorderextremitäten stärker teilhaben an der Fortbewegung. Bei *Hyaena* ist der Metacarpus sogar stärker als der Metatarsus und die ganze Vorderextremität zeigt eine nicht geringe Überbauung. O. ABEL hat in seinen Vorlesungen über allgemeine Paläozoologie das als eine Spezialanpassung zum Herauszerren von Fleischstücken aus dem Beutetier erklärt, wobei die Vorderextremitäten stark gegen den Boden gestemmt werden.

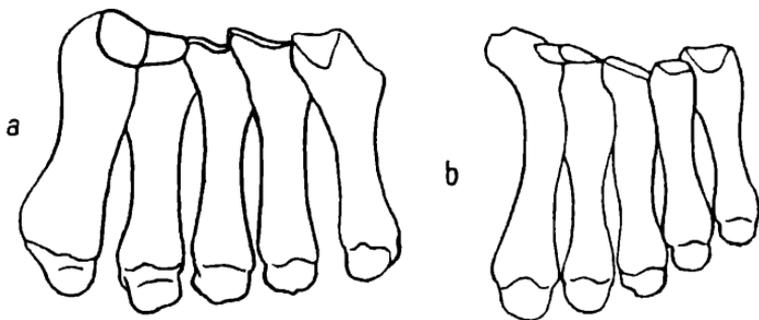


Fig. 11. Rechter Metacarpus (a) und Metatarsus (b) von *Melursus ursinus*, von dorsal.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Auf diese Spezialfragen will ich hier nicht eingehen. Sie zeigen uns aber, daß das gegenseitige Verhältnis von Metacarpalia und Metatarsalia auch durch andere Funktionen als Graben und Klettern verschoben werden kann. —

Gehen wir nun zu den Ursiden über. Bei der *Ursus-arctos*-Gruppe halten sich Metatarsalia und Metacarpalia ungefähr die Waage. Meistens sind die Metatarsalia sogar etwas länger. Bei *Tremarctos* aber und *Melursus* nimmt das Übergewicht der Metacarpalien zu (Fig. 10, 11, 12). Eine Stütze dieser Beobachtungen finden wir in den Abbildungen von POZOK (31, S. 931—934; 32, S. 380). Dort können wir sehen, daß die Überbauung der vorderen Extremität bei *Melursus ursinus* und *Tremarctos thibetanus* größer ist als bei den Angehörigen der Arctos-Gruppe (Fig. 13).

POZOK selbst hat allerdings diese Formenreihe aus ganz anderen Gründen aufgestellt. Er geht von der Größe der unbehaarten Ballen aus. Diese sind bei *Thalassarctos* am geringsten und nehmen dann von der Arctos-Gruppe über *Tremarctos* und *Melursus* zu. Auch die Frage der Einwärtsstellung berührt POZOK. Nach ihm soll sie bei *Helarctos malayanus* und *Melursus ursinus* am stärksten sein.

Als vermutliche Ursache dieser Unterschiede stellt er die Fähigkeit zu klettern hin, die von *Thalassarctos* bis zu *Melursus* steigen soll. Nun steht aber der am besten kletternde Bär, *Helarctos malayanus*, nach POZOK, in der Ausbildung seiner Ballen nicht am Ende dieser

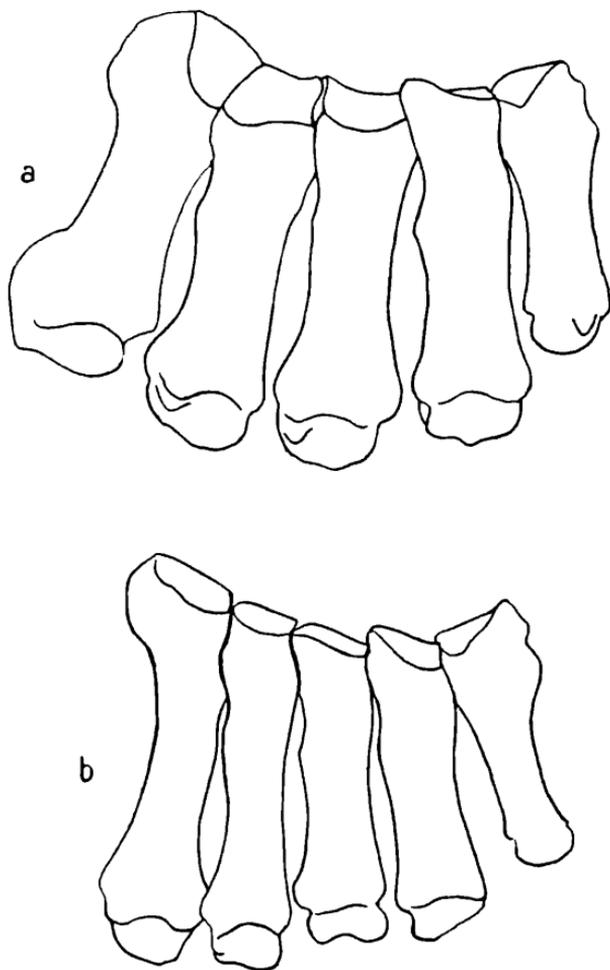


Fig. 12. Rechter Metacarpus (a) und Metatarsus (b) von *Ursus spelaeus*, von dorsal.  $\frac{1}{3}$  nat. Gr. Metacarpus von einem Individuum, Metatarsus aus mehreren Individuen zusammengesetzt.

Reihe, sondern nähert sich der *Arctos*- und *Tremarctos*-Gruppe. Auch wird man von *Melursus* nicht sagen können, daß er ein so vorwiegend kletternder Bär sei wie *Helarctos malayanus*, obwohl er die Fähigkeit auf Bäume zu klettern, wohl besitzt. Denn er hält sich auch nach den Angaben von REGINALD GILBERT (23, S. 688, 690) und anderen (37, S. 806—810) mehr in dichtem Busch und

Felsgewirr auf, wo er die Möglichkeit auf Bäume zu gehen, gar nicht zu haben scheint. Mir scheint vielmehr die Ursache der Veränderungen, die von *Thalassarctos* und der Arctos-Gruppe zu *Melursus* führen, eine stärkere Verwendung der vorderen Extremität zu sein<sup>7)</sup>. Im Zusammenhang damit nimmt ihre Funktion als Organ der Fortbewegung auf dem Erdboden ab. Das zeigt die osteologische Ausbildung der Metapodien wie die Fußstellung. Denn — wie schon erwähnt — ein Lauffuß steht immer mehr oder weniger parallel zur Fortbewegungsrichtung wie z. B. bei *Thalassarctos*.

Auch aus der Literatur scheint mir hervorzugehen, daß *Melursus* seine Branten mehr zur Arbeit verwendet als die anderen Bären (4, S. 164—165; 25, S. 167—168; 44, S. 67—83; 28, S. 356—380). Abgesehen davon, daß er scheinbar mehr scharrt und Termitenbaue aufreißt, soll er sich auch beim Angriff ihrer mehr bedienen. Diese Reihe „die auf die Veränderungen der Extremitäten gegründet ist, glaube ich für *Ursus spelaeus* aufrecht erhalten zu können. Denn er stimmt nicht nur im Verhältnis des Metacarpus zum Metatarsus und in der Verkürzung der Metacarpalien mit *Melursus* überein, sondern zeigt auch im Bau der langen Extremitätenknochen Anklänge an ihn. Auf diese will ich hier nicht eingehen, wohl aber will ich betonen, daß die Übereinstimmung — wohl durch Korrelation der Merkmale — oft erstaunlich weit geht. Daraus ist nun nicht etwa der Schluß zu ziehen, daß zwischen *Ursus spelaeus* und *Melursus ursinus* ein näherer genetischer Zusammenhang besteht. Denn wir wissen, daß *Ursus spelaeus* zweifellos zur Arctos-Gruppe gehört. Wohl aber besteht im Bau der Extremitäten und in ihrer Funktion eine starke Ähnlichkeit zwischen *Ursus spelaeus* und dem Lippenbären, die ich als eine konvergente Anpassung an eine ähnliche Lebensweise deuten möchte.

Ja, der Höhlenbär geht sogar über den Grad der Anpassung, den wir beim Lippenbären finden, teilweise hinaus. Wenn wir auch schon hier demnach sagen können, daß die Überbauung der vorderen Extremität bei *Ursus spelaeus* mit ihrer stärkeren Funktion als Werkzeug zusammenhängt, so wollen wir doch die biologische Auswertung dieser Ergebnisse auf den Schluß der Arbeit verschieben.

---

<sup>7)</sup> Das ist nur eine allgemeinere Fassung, welche ja die Kletterfunktion auch einschließt.

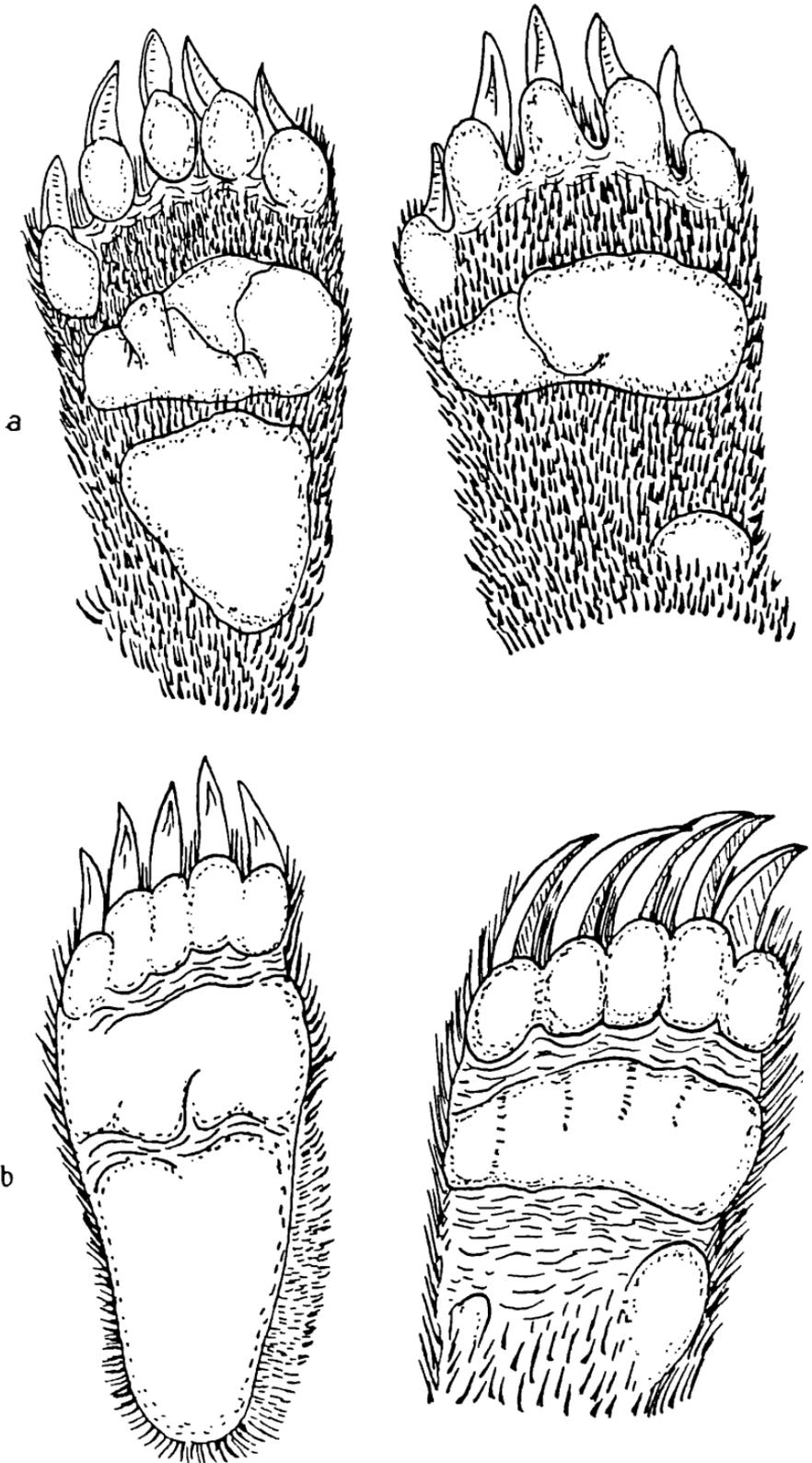


Fig. 13. Linke Hand und linker Fuß von *Ursus americanus* (a) und von *Melursus ursinus* (b). Umgezeichnet nach Pozok; der Fuß von *Melursus* soll etwas zu schmal sein.

## Untersuchung des Tarsus.

Im Tarsus liegen die größten Unterschiede von *Ursus spelaeus* gegenüber dem Braunbären in der Ausbildung der Gelenkflächen von Calcaneus und Talus (Taf. XXVIII, 1—6). Eine vergleichende Studie über den Calcaneus hat uns ja schon SOERGEL (36, S. 145—154) gegeben. Sowohl laterale (l) als mediale (m) Facetten sind im Calcaneus und Talus von *Ursus spelaeus* in proximo-distaler Richtung, also parallel der Längsachse des Calcaneus, weniger gewölbt und flacher. Auch in mediolateraler Richtung ist die Krümmung kleiner, das heißt, die beiden Flächen liegen mehr in einer Ebene und die laterale steigt am Calcaneus nicht so stark an wie bei *Ursus arctos*. — Die mediale Facette bildet proximal keinen scharf abgeknickten Rand wie bei *Ursus arctos*, sondern verläuft mit schwacher, plantarer Neigung (o, o'). Dieser letzte Unterschied — das Fehlen der Facette für die sogenannte Crista Capsulae tali (40, XIV, S. 257) — zeigt sich auch deutlich an der medialen Gelenkfläche des Talus. Nach distal dehnt sich die mediale Facette beim Höhlenbären stärker aus. Am Talus erreicht sie sogar die Gelenkfläche für das Cuboid (p). Ihre Fortsetzung nach lateral — die sogenannte vordere Gelenkfläche bei Tornier (40, XIV, S. 255), scheint reduziert. — Der Kopf des Talus (Taf. XXVII, 3, 4), welcher beim Braunbären außer am Naviculare (n) auch, mit seiner lateralen Ecke, am Cuboid (l) gelenkt, ist beim Höhlenbären mehr oder weniger auf das Naviculare beschränkt. Die Verbindung des Taluskopfes mit dem Cuboid, einem Knochen des lateralen Carpus, ist also verschwunden.

\*

Außerdem finden wir noch folgende kleinere Unterschiede im Tarsus, auf die ich nicht eingegangen bin: Die Calcaneus-Gelenkfläche des Cuboid zeigt beim Höhlenbären eine stärkere Neigung lateralwärts.

Die Gelenkung des Cuboid mit Tarsale III, welche bei *Ursus arctos* aus zwei getrennten Facetten besteht, hat sich vergrößert. Beide Facetten sind verschmolzen. Ebenso die Facetten zwischen Tarsale III und II.

Das Metatarsale I ist wohl verkürzt, aber sehr kräftig

\*

Fassen wir die wichtigsten Unterschiede noch einmal zusammen, so finden wir: Einmal die flachere Ausbildung der Talus- und Calcaneusfacetten; dann die Reduktion der Gelenkung des Taluskopfes am Cuboid.

\*

### Lage des Talus zum Calcaneus.

Die Reduktion der Gelenkung des Taluskopfes im lateralen Tarsus legt die Annahme nahe, daß beim Höhlenbären der Taluskopf vom Calcaneus weiter absteht. Er ist sozusagen vom Calcaneus nach medial hinuntergeglitten. Diese Annahme bestätigt sich auch an einem Tarsus vom Mixnitzer Material, der zusammen gefunden wurde und wahrscheinlich von einem Individuum stammt. — Sehen wir uns unter diesem Gesichtswinkel den Tarsus der plantigraden Carnivoren an.

Wir müssen dabei im Auge behalten, daß auch beim Braunbären der Taluskopf fast neben dem Calcaneus liegt. Die Überschiebung des medial gelegenen Taluskopfes auf den Calcaneus, der den lateralen Tarsus repräsentiert, ist noch gering. Wenn wir, um die Ursache dieser Verschiedenheit aufzufinden, unter den primitiveren Carnivoren Umschau halten, so bemerken wir, daß dieselben sich leicht in zwei Gruppen teilen lassen.

Der einen gehören *Gulo*, *Mustela*, *Putorius* und *Herpestes* an, der anderen *Meles*, *Conepatus*, *Mephitis*, *Paradoxurus* und *Arctitis*. Formen, die auf der Grenze beider Gruppen stehen und so den Übergang vermitteln, will ich nicht besprechen. Die erste Gruppe, repräsentiert durch *Mustela*, zeichnet sich durch eine stärkere Überlagerung des Calcaneus durch den Taluskopf aus. Auch steht das Naviculare in einem ziemlich großen Winkel zum Cuboid<sup>6)</sup>. Die distalen Tarsalia und die Metatarsalia bilden dadurch ein queres Gewölbe, wie es schon in der Untersuchung des Carpus erwähnt wurde<sup>6)</sup>. Nach ihrer Lebensweise sind es Formen, deren Hinterfuß

<sup>6)</sup> Diese Stellung des Naviculare zum Cuboid erkennt man am besten, wenn man den distalen Tarsus und Metatarsus — nach Entfernung des Talus und Calcaneus — von proximal betrachtet.

<sup>7)</sup> Eine Gelenkfläche des Taluskopfes am Cuboid kommt hier als Anzeichen stärkerer oder schwächerer Wölbung nicht in Betracht, da diese Gelenkung bei den meisten hier angeführten Formen überhaupt nicht vorhanden ist.

doch eine beträchtliche Arbeit beim Fortschnellen des Körpers leisten muß. Auch in der Ausbildung der Metatarsalien finden wir diese Tatsache ausgedrückt. Die andere Gruppe — am besten vielleicht gekennzeichnet durch *Conepatus* oder *Arctitis*, zeigt das Gegenteil (Taf. XXIX, 1, 2). Die Metatarsalia sind kurz, liegen in einer Ebene und bilden kein Gewölbe. Ebenso die distalen Tarsalia. Auch stehen Naviculare und Cuboid in einem viel kleineren Winkel zu einander und auch der Taluskopf liegt fast neben dem Calcaneus. Wir können diesen Formen — im wahrsten Sinne des Wortes — Plattfüße zuschreiben. Ihrer Lebensweise nach sind es Grabtiere und Baumformen. *Mephitis* soll wohl iltisartig leben, aber nach der ganzen Ausbildung des Fußes kann er kein so schneller Läufer sein wie *Putorius*. Wieder haben wir einen Fall, wo baumlaufende und grabende Carnivoren sich im Bau ihrer Hinterextremität ähneln. Beide weichen vom typisch ausgebildeten Lauffuß — soweit ein solcher bei plantigraden Formen überhaupt zur Ausbildung kommt — ab und besitzen eine relativ breitere Fußsohle. Diese dient einerseits wohl zum Anschmiegen beim Klettern, andererseits bildet sie wieder eine breitere Stützfläche, welche die Last des ganzen Körpers tragen muß, wenn die Vorderextremitäten mit Graben beschäftigt sind. Es ist ja eine bekannte Tatsache, daß Grabformen und Kletterformen enge Beziehungen aufweisen (2, S. 383, 384). Nicht zum geringsten Teil wird die Verlegung des Körpergewichtes auf die Hinterextremitäten dazu beitragen. Denn das ist die Vorbedingung für das Freiwerden der Hände. Auch beim Aufrichten des Körpers spielt dieser Faktor mit. Daraus erklärt sich auch der ähnliche Aufbau im Fußwurzelgelenk der mehr grabenden und mehr kletternden Bären, also *Melursus* und *Ursus spelaeus* einerseits und *Tremarctos* und *Helarctos* andererseits (Taf. XXVIII, 1—6). Demnach wäre die Reduktion der Gelenkung des Taluskopfes im Cuboid ein weiterer Beweis für die Reduktion des Lauffußes. Sehen wir uns aber nun die plantigraden Carnivoren in bezug auf die Unterschiede an, welche die Gelenkfacetten von Calcaneus und Talus zeigen, so bemerken wir fast genau dieselbe Verteilung in zwei Gruppen. Bei den Formen (Taf. XXX, 1—4), deren Fuß eine gewisse Gewölbebildung aufweist, ist die laterale Facette (l) stärker gekrümmt in proximo-distaler Richtung, fällt auch steiler zur medialen (m) ab, so daß in medio-lateraler Richtung die Krümmung größer ist. Bei den For

men ohne ein Fußgewölbe ist die Krümmung in beiden Richtungen geringer, die Ebenen der Facetten liegen also mehr parallel zu einander. Auch zeigt die Krümmungsachse der lateralen Facette eine stärkere Neigung zur Längsachse des Calcaneus; ein Unterschied, den wir in geringem Maße auch bei *Ursus spelaeus* beobachten können. Die laterale Facette ist auch bei der zweiten Gruppe meist breiter, was besonders am Talus ersichtlich ist. Die Erstreckung

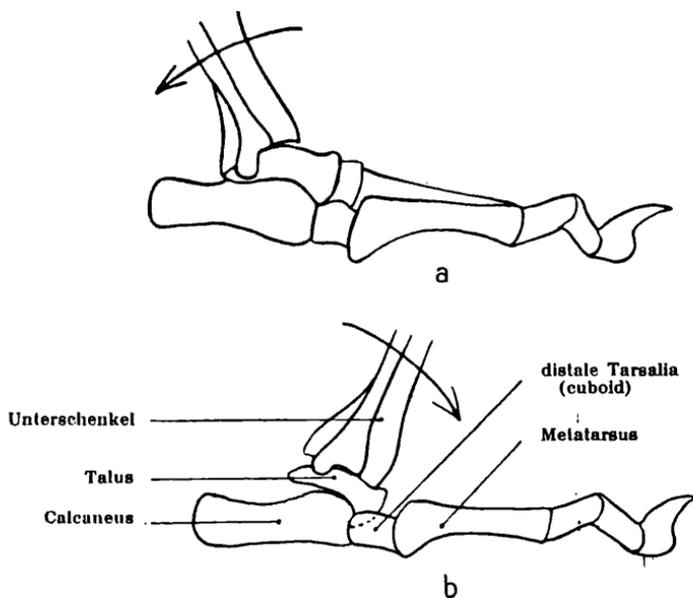


Fig. 14. Schema der Flexionsbewegung an der Hinterextremität, vereinfachte seitliche Ansicht. a) Plantarflexion — b) Dorsalflexion.

der medialen Facette in proximo-distaler Richtung, also parallel zur Längsachse des Calcaneus, ist größer. — Diese Koppelung von Plattfuß und flacher Ausbildung der Gelenkflächen von Talus und Calcaneus finden wir nicht nur durchgehend bei den plantigraden Carnivoren, sondern ebenso bei den Nagern. Als Beispiel möchte ich *Coelogenys* mit einer stärkeren Querwölbung des Fußes und Talus-Calcaneus-Facetten von stärkerer Krümmung gegenüber *Hystrix* anführen. Bei den extremen Laufformen unter den Nagern ändern sich diese Verhältnisse, indem der Taluskopf den Calcaneus zurückdrängt und, wie bei den Paarhufern, den größten Teil der Gelenkung

übernimmt. — Um auf die Bedeutung dieser Koppelung eingehen zu können, muß einiges über die allgemeinen Bewegungen und die Mechanik des Talus-Calcaneus-Gelenkes vorausgeschickt werden. Die Flexionen oder Beugebewegungen des Fußes erfolgen hauptsächlich im oberen Sprunggelenk, also zwischen Tibia und Talus. Analog den Verhältnissen in der vorderen Extremität findet auch hier in extremster Beugung oder Streckung eine kleine Bewegung des Talus in der Bewegungsrichtung der Tibia statt. Der Talus wird von der Tibia mitgenommen und würde bei einer Annäherung der Tibia an den Fußrücken, also bei Dorsalflexion, eine Drehung plantar erfahren (Fig. 14).

Am deutlichsten sehen wir diese Funktion in den Calcaneus-facetten von *Canis* ausgeprägt. Hier steht die Linie stärkster Krümmung der letzten Facette parallel der Längsachse des Calcaneus (Fig. XXX, 5). Die Krümmung verläuft also nicht wie beim Bären von schräg oben — medio-proximal — nach schräg unten — latero-distal —, sondern direkt von oben nach unten. Die laterale Facette ist bei *Canis* so stark gekrümmt, daß sie fast eine dachartig zusammenstoßende gewinkelte Fläche bildet (1) (40, XIV, S. 271—275). Das sind sozusagen die Angeln, um welche die Dreh- — oder richtiger — Kippbewegung des Talus erfolgt. Auch bei Laufftieren anderer Gruppen finden wir analoge Verhältnisse. Ich will mich aber hier nur auf die Carnivoren und nach Möglichkeit unter diesen nur auf die plantigraden Formen beschränken. Beim Hund ist diese Bewegung gering, weil bei ihm Calcaneus und Talus ziemlich starr miteinander verbunden sind. In der Gruppe der Formen mit stärker gekrümmten Flächen, wie bei *Mustela*, finden als Folge von Flexionen der Hand gegen den Unterarm auch solche Kippbewegungen des Talus statt. Doch auch ihr Bewegungsumfang ist unbedeutend, weil die Krümmung und Längserstreckung der lateralen Facette des Calcaneus nicht mehr in der Sagittalebene liegt, in welcher die Flexionsbewegung erfolgt, sondern sich schräg zu dieser Ebene einstellt. Stärker sehen wir diese Neigung bei den Bären und bei der Gruppe mit flacher Ausbildung der Gelenkflächen. Wir sehen, daß hier die Bewegung des Talus eine andere sein muß. Das bestätigt auch die Beobachtung am Bandpräparat. Die sagittale Drehbewegung des Talus beginnt sich hier in eine horizontale zu verwandeln. Die laterale Facette des Talus gleitet also nicht nur distal und plantar

wie beim Hunde, sondern bewegt sich zugleich auch auf der schräg nach medial geneigten Facette des Calcaneus medialwärts. Dabei gleitet aber der Taluskopf, weil er ja mit der lateralen Facette in starrer Verbindung steht, auch nach medial und entfernt sich so vom Calcaneus. Bei einer Streckung des Fußes findet nun die entgegengesetzte Bewegung statt: Der Taluskopf rückt nach lateral und schiebt sich also auf den Calcaneus. Wir können diese Bewegungen des Taluskopfes auch von einem anderen Standpunkte betrachten,

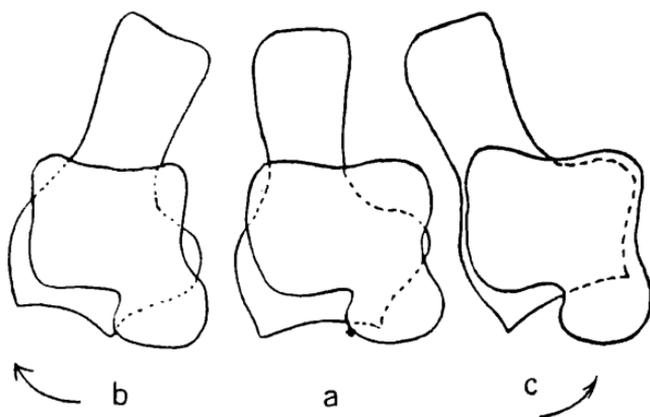


Fig. 15. Schema der Ab- und Adduktion und der Drehbewegungen des Fußes im Talus-Calca-neus-Gelenk, vereinfachte Dorsalansicht.

- a) Talus und Calcaneus in Ruhestellung — b) Abduktion und Ektoversion (= Supination) —  
c) Adduktion und Entoversion (= Pronation).

wenn wir bedenken, daß am Taluskopf durch das Naviculare der mediale Teil des Fußes hängt und am Calcaneus der laterale (Fig. 15). Stellen wir uns nun vor, daß wir bei feststehendem Talus die lateralen Metatarsalia erfassen und nach lateral ziehen. Einmal werden dann die anderen Metatarsalia folgen müssen und der ganze Fuß wird eine Abduktion erfahren. Aber durch das Cuboid wird der Zug auch auf den Calcaneus übertragen werden. Der Calcaneus wird sich nach lateral und distal bewegen und gewissermaßen unter dem Talus hinausgleiten. Oder — was dasselbe ist — der Talus wird zurückbleiben und der Taluskopf sich nach medial vom Calcaneus entfernen.

Bei einer entgegengesetzten Bewegung der lateralen Metatarsalia, also einem Zug nach medial, wird der Taluskopf auf den Calcaneus hinaufgeschoben, wobei der Fuß in Adduktionsstellung geht. Es ist nun verständlich, daß ein Hinaufschieben des Talus-

kopfes auf den Calcaneus auch eine Einwärtsdrehung der Planta, also eine Entoversion zur Folge haben wird. Denn der laterale Teil des Fußes mit dem Calcaneus kommt dabei ja unter den medialen zu liegen. Bei Abduktion ist es umgekehrt: Der laterale Teil mit dem Calcaneus gleitet unter dem Talus hinaus, wodurch der mediale gewissermaßen seine Stütze verliert, sich senkt oder flach an den Boden drückt. Diese Senkung ist aber eine Drehung der Planta im Sinne einer Ektoversion.

Dabei wird durch Drehung im queren Fußwurzelgelenk, also durch Drehung des Taluskopfes im Naviculare und des Cuboid am Calcaneus, erst die ab- und adduzierende Bewegung des Taluskopfes in die Drehbewegung des distalen Fußes verwandelt. Diese Bewegungen, welche wir durch Zug am lateralen oder medialen Teil des Metatarsus hervorbrachten, entsprechen einigermaßen den natürlichen. Denn die die Planta drehenden und add- und abduzierenden Muskeln greifen auch am distalen Tarsus oder am proximalen Metatarsus an (3, S. 589—592). Dabei liegt der Talus auch mehr oder weniger fest in der Klammer, welche durch den Malleolus externus und internus der Unterschenkelknochen gebildet wird. Aus diesen Erwägungen geht hervor, daß Abduktion mit Ektoversion (= Pronation) und Dorsalflexion des Fußes gekoppelt ist, während zwischen Adduktion, Entoversion (= Supination) und Plantarflexion der gleiche Zusammenhang besteht. Das hat sowohl TORNIER erkannt, wie R. FICK am menschlichen Fuß (21, S. 618; 40, XVI, S. 402). Entgegengesetzt den Verhältnissen in der Vorderextremität kommt hier dem unteren Sprunggelenk zwischen Talus und Calcaneus und dem queren Fußwurzelgelenk eine viel größere biologische Bedeutung zu. Denn die Ab- und Adduktionen des Fußes und vor allem die Drehbewegungen können nur in diesem Gelenk ausgeführt werden.

TORNIER geht in seiner Arbeit über das Talus-Calcaneus-Gelenk von den Veränderungen der Facetten aus. Bei der Besprechung der Unterschiede von *Ursus arctos* und *Ursus ornatus*, der wahrscheinlich ein *Tremarctos ornatus* oder *thibetanus* ist, nimmt er für den letzteren die Fähigkeit zu größeren Abduktionsbewegungen des Taluskopfes an (40, XVI, S. 412—416). Seine Argumente können wir zum größten Teil auf *Ursus spelaeus* übertragen. Denn die Calcanei von *Tremarctos*, *Helarctos*, *Melursus* und *Ursus spelaeus* zeigen

eine große Ähnlichkeit. So begünstigt das Verschwinden der Gelenkfläche für die *Crista capsulae tali* (Taf. XXVIII, 1—6, ö, ö') sicher eine stärkere Horizontalbewegung. Denn bei einer Entfernung des Taluskopfes vom Calcaneus — der „Hyperabduktion“ nach TORNIER — rückt der Talus mit seiner medialen Fläche nicht nur medial, sondern auch proximal, weil der Mittelpunkt dieser horizontalen Drehung sich lateral von der medialen Fläche befindet<sup>10)</sup>. Die Distalbewegung der lateralen Facette muß sich auf der anderen Seite vom Mittelpunkt als proximale Bewegung äußern. Ebenso ist die Verlängerung der medialen Facette des Talus weiter distalwärts beim Höhlenbären als ein Anzeichen einer stärkeren Entfernung des Taluskopfes vom Calcaneus anzusehen (Taf. XXVIII, 4, 6 p). Denn beim Hinaufrücken des Taluskopfes, die ja mit der Entfernung vom Calcaneus verbunden ist, tritt gerade der distale Teil der medialen Gelenkfacette des Talus in Funktion. TORNIER hat bei den Bären nur Calcaneus und Talus untersucht. Den Schluß, daß bei stärkerer Entfernung des Taluskopfes auch eine stärkere Ektoversion der Planta eintreten muß, hat er nicht gezogen. Wir werden das vom Höhlenbären wohl sagen dürfen. Biologisch gedacht, bedeutet das nicht die Fähigkeit, die Planta nach außen zu kehren, sondern nur sie dem Boden fester anzupressen. Denn auch beim Braunbären ist die Ektoversionsmöglichkeit gering. Sein Fuß liegt durch die — wenn auch orimentäre — Gewölbbildung und Überschiebung des Taluskopfes auf den Calcaneus etwas mehr auf der Außenkante. Die Kantung ist aber scheinbar noch geringer als an der Vorderextremität. Ähnlich liegt auch der Fuß vom Marder.

Wahrscheinlich erfolgt bei jedem Schritt eine kleine ektovertierende Bewegung mit Anpressung der ganzen Sohlenfläche an den Boden. Besonders stark aber wird diese Anpressung und Ausnützung der ganzen Sohlenfläche sein, wenn — wie z. B. beim Graben — die Vorderextremitäten mehr oder weniger entlastet sind und so das ganze Gewicht auf die Hinterextremität verlegt wird. Darin scheint mir auch die biologische Bedeutung einer stärkeren Abduktionsfähigkeit von *Tremarctos*, *Helarctos*, *Melursus* und *Ursus*

<sup>10)</sup> G. TORNIER setzt den Mittelpunkt dieser Bewegung an die laterale Seite der lateralen Fläche (Bd. XVI, S. 416). Ich möchte darauf hier nicht eingehen, würde ihn aber nach meinen Untersuchungen an Bandpräparaten an die mediale Seite der lateralen Fläche setzen.

*spelaeus* zu liegen<sup>11)</sup>. Ebenso liegt darin — meiner Ansicht nach — die Bedeutung für *Conepatus*, *Meles*, *Paradoxurus* und *Arctitis*. Besonders deutlich sehen wir die Abduktion, wenn sich eines dieser Tiere, z. B. ein Bär, aufrichtet. Er dreht dann die Fußspitze stark auswärts. Im Zusammenhange mit dieser Abduktion muß auch eine Ektoversion oder Anpressung des medialen Teiles der Planta an den Boden erfolgen. Denn im Bandpräparat oder am Kadaver eines Tieres sind diese Bewegungen unlöslich miteinander verbunden (40, XVI, S. 413).

TORNIER folgert aus der Lage der beiden Facetten am Calcaneus bei *Ursus ornatus* (= *Tremarctos*), wo sie mehr in einer Ebene liegen, das Überwiegen der Horizontalbewegungen<sup>12)</sup>.

Dasselbe könnten wir auch auf *Ursus spelaeus* übertragen, bei dem ja die Krümmung der Flächen in Quer- und Längsrichtung kleiner ist. Nun fragen wir uns, könnten wir nicht von einer Zunahme der Horizontalbewegungen allein auf eine stärkere horizontale Verschiebung des Taluskopfes und damit direkt auf eine stärkere Drehmöglichkeit bei *Ursus spelaeus* schließen? Dann müßten wir allerdings allen Formen mit flacheren Gelenkflächen ebenso eine stärkere Drehmöglichkeit zusprechen als denen mit gekrümmteren Facetten.

*Paradoxurus* und *Meles* müßten dann eine größere Drehmöglichkeit haben als *Mustela*. Das trifft bei *Paradoxurus* wohl zu, aber bei *Meles* keineswegs. Dieser Fehlschluß erklärt sich folgendermaßen: Die Krümmung und Drehbewegung erfolgt sowohl bei *Ursus arctos* wie bei *Gulo* und *Mustela* nicht in der Sagittalebene. Sie bewirkt also nicht nur eine Hebung und Senkung des Taluskopfes, was geschehen würde, wenn der Taluskopf genau in der Bewegungsebene läge. Nun verläuft die Drehung auf der lateralen Facette gemäß ihrer Krümmung zur Sagittalebene geneigt. Durch diese Neigung steht der Taluskopf schon in einem gewissen Winkel zur Bewegung. Auch wird dieser Winkel bei *Gulo* und *Mustela* noch vergrößert, dadurch, daß sich der Taluskopf seitlich auslegt (Taf. XXX, 2).

<sup>11)</sup> Am Bandpräparat konnten die Bewegungen bei verschiedenen Bären nicht nachgeprüft werden: wohl aber fand sich bei *Paradoxurus* eine stärkere Abduktionsfähigkeit und Ektoversion als bei *Mustela*.

<sup>12)</sup> G. TORNIER (Bd. XVI, S. 413) drückt die gegenseitige Lage der beiden Facetten durch das Verhältnis des medialen Durchmessers zum lateralen aus

Wenn wir uns nun vorstellen, daß der Winkel zwischen der Drehbewegung der lateralen Facette und Taluskopf so weit vergrößert werden würde, daß der Taluskopf senkrecht zur Drehbewegung stünde, so würde die Drehung des Talus nicht mehr eine Hebung und Senkung des Kopfes bewirken, sondern eine Drehung. Wir sehen also, daß bei einer Vergrößerung des Winkels zwischen Taluskopf und der ursprünglich sagittalen Drehbewegung der lateralen Facette eine solche Drehung oder Kippung, verbunden mit einer relativ kleinen Horizontaldrehung, auch schon eine Drehung des Fußes bewirken kann. Wie am Bandpräparat von *Mustela* würde der Kopf des Talus sich abrollend dann ein ganzes Stück medial oder lateral gleiten. Die flachere Ausbildung der Gelenkfacetten am Calcaneus und Talus bedingt daher nicht eine größere Möglichkeit der Fußdrehung, sondern nur eine andere Mechanik derselben. Hier wird die Entfernung oder Näherung des Taluskopfes durch eine Horizontalbewegung auf der lateralen Facette bewirkt. Dort mehr durch eine Drehbewegung um eine schräge Achse. Noch deutlicher ist die letzte Art der Fußdrehung bei den Affen (Taf. XXX, 6), z. B. bei *Macacus*. Dort finden wir eine sehr stark gekrümmte laterale Calcaneusfacette (1); die Richtung ihrer stärksten Krümmung liegt aber nicht in der Sagittalebene, also parallel der Längsachse des Calcaneus, sondern zu ihr geneigt.

Aus der Ausbildung der medialen Facette können wir beim Höhlenbären, wie vorher besprochen wurde, schon auf eine stärkere Abduktions- und Ektversionsfähigkeit schließen. Doch die flachere Ausbildung der Facetten, die zuerst als Hauptunterschied ins Auge fiel, weist uns nur auf eine andere Mechanik, nicht aber auf eine stärkere Drehmöglichkeit hin. — Im Bandpräparat finden wir nirgends reine Dreh- oder Gleitbewegungen. Der Unterschied mußte hier nur unterstrichen werden, um einigermaßen verständlich zu sein. Warum in der Gruppe, welche ein etwas stärkeres Fußgewölbe ausbildet, die Bewegungen des Talus mehr Drehbewegungen sind, und in der anderen mehr horizontales Gleiten, blieb ungeklärt. Es ist möglich, daß der festere Bau des Fußes, der sich ja auch an der Querwölbung zeigt, eher Drehbewegungen zuläßt als ein Gleiten. Auch ist es möglich, daß bei Horizontalbewegungen die reine Ab- und Adduktion des Fußes relativ zu den Drehungen größer ist. Doch dazu bedarf es noch weiterer Untersuchungen an frischem Material. —

Fassen wir die Resultate, welche wir aus der Untersuchung des Fußes gewonnen haben, noch einmal zusammen, so können wir folgendes sagen:

Nach der Ausbildung der Metatarsalien und dem Aufbau des Tarsus gehört der Höhlenbär zu Formen, die nicht auf Laufen oder längeres Gehen, sondern auf Graben und Klettern eingestellt sind.

Ebenso zeigt uns das Verhältnis vom Metacarpus zu Metatarsus und die Fähigkeit den Fuß stärker zu ektovertieren und zu abduzieren, daß wir es hier mit einer Form zu tun haben, die ihre Hinterextremität mehr als Stütze als zum Gehen gebrauchte und deren Vorderextremität somit stärker als Werkzeug verwendet wurde als beim Braunbären.

### Tibia.

Wie schon anfangs erwähnt wurde, ist die Tibia beim Höhlenbären auch absolut gemessen oft kürzer als bei *Ursus arctos*, obwohl die anderen Extremitätenknochen bei ihm länger und kräftiger sind (18, S. 706). Wir finden hier einen ähnlichen Fall wie im Vergleich der Metapodien und werden auch ähnlich vorgehen. Als Vergleichsobjekt wählen wir den Radius, weil die Unterschenkel und Unterarme bei einer plantigraden Form vergleichbare Funktionen haben. Wie am Metatarsus sehen wir, daß bei den meisten Formen die Tibia länger ist als der Radius, während *Ursus spelaeus* ein umgekehrtes Verhältnis zeigt. Bei den übrigen Bären hat die Tibia — abgesehen von individuellen Schwankungen — die gleiche Länge wie der Radius. *Melursus* scheint sich *Ursus spelaeus* am meisten zu nähern. Außer bei den Bären kommen unter den primitiveren Carnivoren Radius und Tibia wieder bei *Conepatus* und *Meles* dem Verhältnis 1 : 1 am nächsten. Dabei möchte ich auf eine Berechnung hinweisen, die MIVART aufgestellt hat. Er gibt in einer Tabelle 29, S. 404) das Verhältnis von der ganzen Hinterextremität zur vorderen bei einer großen Zahl von Carnivoren an. Auch aus dieser Berechnung können wir ersehen, daß bei den extremsten Grabformen unter den Raubtieren, *Mydaus* und *Mellivora*, die Hinterextremität relativ am kürzesten ist. Ebenso zeigt diese Tabelle eine relativ längere Vorderextremität bei *Melursus ursinus* als bei *Ursus horribilis*. Für *Meles* finden wir darin kein Zeichen einer weitgehenderen Überbauung. — Wenden wir uns wieder dem Vergleich von Tibia und Radius zu. Unter den übrigen Tiergruppen finden wir dieselben

Beispiele wie bei der Untersuchung der Metatarsalien. Es sind wieder Affen und Halbaffen, wobei bei letzteren die Tibia noch relativ länger ist. Dann *Myrmecophaga*, *Phascolomys*, *Phascolarctos*, *Sarcophilus*, *Phalanger* und *Echidna*. Doch möchte ich noch ein Beispiel näherstehender Formen bringen, wo wir den Zusammenhang zwischen Fortbewegung und relativer Länge der Tibia vielleicht noch deutlicher sehen können. So ist bei *Coelogenys* die Tibia im Verhältnis zum Radius kleiner als bei *Dasyprocta*, einer mehr ans Laufen angepaßten Form. Auf die Auswertung will ich nicht weiter eingehen, denn die Problemstellungen und Fragen sind dieselben wie beim Metatarsus. Wir werden deshalb wie im Metatarsus die Verkürzung der Tibia als ein Anzeichen der Reduktion des Fortbewegungsvermögens auffassen müssen, obwohl der relativ sehr große Unterschied auch auf die Zunahme der Vorderextremität zurückzuführen sein wird.

#### Schlüsse auf die Lebensweise des Höhlenbären.

Zum Schlusse soll hier noch einiges über die vermutliche Lebensweise des Höhlenbären gesagt werden (1, S. 885—921). Dabei will ich mich aber der größten Zurückhaltung belleißigen. Denn das Leben von Bären in freier Wildbahn kenne ich persönlich nicht. Um aber nur nach der Literatur eine Lebensweise zu rekonstruieren, bedarf es einer umfassenden und intensiven Kenntnis der Lebensweise nahestehender Formen. Auf einzelne Funktionen können wir schon durch den Vergleich mit anderen Formen kommen, doch die Lebensweise scheint mir mehr als eine Summe einzelner Funktionen. Wer Braunbär und Lippenbär aus eigener Erfahrung kennt, wird sich auch eine Vorstellung von der Lebensweise des Höhlenbären machen können. Weiter möchte ich einen Umstand erwähnen, der uns zur Vorsicht mahnt. Eisbär und Braunbär unterscheiden sich doch stark in Gestalt, Gang und scheinbar auch in ihrer Lebensweise. Dabei sind die osteologischen Unterschiede im Bau der Extremitäten gering; ja geringer als zwischen Braunbär und dem schwarzen Bären des Himalaya (*Tremarctos thibetanus*). Dieser aber unterscheidet sich in der Lebensweise nicht sehr stark vom braunen Bären. LYDEKKER sagt, *Ursus arctos* grabe mehr, *Tremarctos* sei ein besserer Kletterer (28, S. 368). Wir könnten diesen Widerspruch vielleicht auf mangelhafte Kenntnis der Lebensweise zurückführen.

Doch mir scheint, daß die Intensität, mit der verschiedene Funktionen verändernd auf das Skelett einwirken, doch recht verschieden ist. Wir wissen eben noch recht wenig über den Verlauf und die Wirkung auch recht häufig vorkommender Funktionen.

Alle Bären benutzen ihre Arme als Werkzeuge und alle haben die Fähigkeit zu scharren und zu graben. Wahrscheinlich tun sie es häufiger als allgemein angenommen wird. So berichtet BIGELOW nach SETON THOMPSON von einem *Ursus americanus*, welcher nach dem Extremitätenskelett eher zur Arctos-Gruppe gehört, daß er auf einem Gang mehr als hundert Ameisenbaue aufgerissen habe (5, S. 49—50). Ebenso zeigen alle Bären eine gewisse Überbauung der vorderen Extremität, verglichen mit anderen plantigraden Formen, wie etwa *Gulo*. Beim Lippenbären ist nun Überbauung und scheinbar auch Grabtätigkeit am stärksten ausgebildet. Wir werden deshalb nicht fehlgehen, wenn wir dem Höhlenbären, der noch stärker überbaut ist und auch sonst gewisse Merkmale mit dem Lippenbären gemein hat, auch eine stärkere Scharr- und Grabtätigkeit zuschreiben. Über das Gehvermögen der rezenten Bären ist wenig bekannt. Man weiß höchstens, daß *Ursus arctos* imstande ist, ziemlich weite Strecken auf seinen Streifzügen zurückzulegen. Trotzdem wird ihn niemand nach seiner plumpen Gestalt für ein Lauftier ansprechen. Dem widerspricht nicht, daß der Braunbär zuweilen ungemein schnell sein kann. Denn nur die Bewegungen der ständigen Gewohnheiten prägen sich im Skelett aus. Was die plumpe Gestalt anbetrifft, geht der Lippenbär noch über *Ursus arctos* hinaus. Eine solche werden wir wohl auch noch in höherem Maße dem Höhlenbären zuschreiben müssen. In seinen Bewegungen soll der Lippenbär aber nach H. WIELE sehr rasch und gewandt sein können (44, S. 67, 68). Er liegt tagstüber in Felshöhlen und geht meist zu Beginn der Dämmerung auf Nahrungssuche aus. Wieweit er seine Streifzüge ausdehnt, ist aus der Literatur nicht ersichtlich. Im felsigen Gelände soll er ein sehr guter Kletterer sein. Dazu eignet sich sein Fuß auch nach seinen osteologischen Merkmalen. Das werden wir auch von *Ursus spelaeus* annehmen können, der dem Lippenbären im Fuß ja sehr ähnlich ist. Denn bei beiden ist die Hinterextremität noch weniger Lauffuß als bei *Ursus arctos*, sondern ein Fuß einer grabenden oder kletternden Form. Das Besteigen von Bäumen kann man, was den Bau der Gliedmaßen betrifft, höchstens aus der geringen Beweglichkeit der Hand für *Ursus*

*spelaeus* ablehnen. Doch eine sichere Aussage kann man hierüber auf dieser Grundlage nicht machen. Viel eher wird der Höhlenbär durch sein großes Körpergewicht im Besteigen von Bäumen gehindert gewesen sein. Am ehesten wird sich diese ganze Untersuchung in dem Satz zusammenfassen lassen, daß *Ursus spelaeus* in der Entwicklung seiner Extremitäten am weitesten gegangen ist, in der Richtung, in welcher alle Bären gehen. Der Höhlenbär hatte — was seine Gliedmaßen anbetrifft — gewissermaßen die bärenartigsten Gliedmaßen von allen Bären.

### Literaturverzeichnis.

1. ABEL, O., Das Lebensbild der eiszeitlichen Tierwelt der Drachenhöhle von Mixnitz, in: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläol. Monogr. VII bis IX, S. 885—920.
2. — Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.
3. ABEL, W., Beiträge zur Kenntnis der Anpassungserscheinungen der distalen Hinterfußmuskulatur der Säugetiere bei einem Wechsel der Lebensweise. Morph. Jahrb., Bd. 64, 1930, H. 3/4, S. 558—635.
4. AITKEN, E. H., Savagery of the Indian Sloth-bear. Journ. Bombay Nat. Hist. Sec. XI, p. 164.  
BIGELOW, N. K., Popular and Practical Entomology. Insect Food of the Black Bear (*Ursus Americanus*) Canadian Entomol. LIV, p. 49—50.
6. BLAINVILLE, H. D., Sur le Paresseux à cinq doigts (*Ursus labiatus*). Isis 1818, S. 313.  
BOAS, Der Fuß der Carnivoren. Zool. Anz. 1909, S. 529.
8. BRANDT, KARL, Fährten- und Spurenkunde. Berlin 1922.
9. BREUER, R., Patholog.-anat. Befunde am Skelette des Höhlenbären, in: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläol. Monogr. VII—IX, S. 613, 614.
10. BREHMS Tierleben, IV. Aullage 1915.
11. CUVIER, G., Sur les ossements du genre de l'ours qui se trouvent en grande quantité dans certaines cavernes d'Allemagne et de Hongrie. Annales du Museum d'histoire Nat. Paris 1806. Tom 7, p. 351—368.
12. DÖNITZ, ALFRED, Die Mechanik der Fußwurzel. Dissertation Berlin 1909.
13. DELAMÉTHÉRIE, J. C., Description d'un grand Quadrupède inconnu jusqu'en ici aux Naturalistes. 1792. Journal d. Physique. Tom. 40, p. 136—138.
14. DU BOIS, REYMOND, Über Dicke und Festigkeit der Knochen bei großen und kleinen Tieren. Zeitschr. f. wissent. Zoologie, 132. Bd., 1928, S. 1—36.
15. — Körpergröße und Knochenfestigkeit. Sitz.-Ber. d. Gesell. Naturforsch. Freunde, Berlin 1925, S. 23—40.



16. EHRENBERG, K., Vorkommen, Bergung und Konservierung der Fossilreste, in: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläol. Monogr. VII—IX, S. 236.
17. — Die Variabilität der Backenzähne beim Höhlenbären, in: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläol. Monogr. VII—IX, S. 537.
18. — Über die ontogenetische Entwicklung des Höhlenbären, in: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläol. Monogr. VII—IX, S. 706.
19. ELLENBERGER, W., und BAUM, H., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 10. Aufl. Berlin 1903.
20. FICK, R., Allgemeine Gelenk- und Muskelmechanik. II. Teil, S. 251 ff. in Bardeleben. Handbuch d. Anatomie d. Menschen II/1/2.
21. — Handbuch d. Anatomie und Mechanik d. Gelenke. III. Teil. Jena 1911. S. 357—395, 596—635 in Bardeleben. Handbuch d. Anatomie des Menschen II/1/3.
22. GRAY, J. E., A Revision of the Genera and Species of Ursina Animals (Ursidae) founded on the collection in the British Museum. Proc. zool. Soc. London 1864, p. 699.
23. GILBERT, REGINALD, Notes on the Indian Bear (*Melursus ursinus*) Journ. Bombay Nat. Hist. Soc. X, p. 688—690.
24. HENSEL, R., Über die Unterschiede zwischen *Ursus arctos* und *Ursus spelaeus*. Sitz.-Ber. d. Gesell. Naturforsch. Freunde. Berlin 1876, S. 50.
25. HILL, F. J. A., The Indian Sloth-Bear. Journ. Bombay, Nat. Hist. Soc. XI, p. 167.
26. KNEKAMP, W., Die Gelenke der Tigerhand. Zeitschr. f. mikr.-anatom. Forschung, V. Bd., Leipzig 1926, S. 722—748.
27. LUTHE, W., Über die Fußwurzelknochen der Fischottern. Archiv für Naturgesch., 1924, Jg. 90, Abt. A 4, S. 93—96, 115, 116, 119—121, 136.
28. LYDEKKER, R., Great and Small Games of India, Burma and Tibet. London 1900 (Rowland Ward), p. 356—380.
29. MIVART, ST. GEORGE, On the anatomy, classification and distribution of the Acretoidea. Proc. zool. Soc. London 1885, p. 404.
30. NOACK, TH., Asiatische Bären der *Arcetos*- und *Thibetanus*-Gruppe. Zool.-Anz. XXVII, 1903, S. 87—96.
31. POZOK, R. S., On the Feet of the Canidae and Ursidae. Proc. zool. Soc. 1914, II, p. 923—942.
32. — Further Notes on some External Characters of the Bears, *Annals and Magaz. of Nat. Hist.* (9) Vol. 1, 1918, p. 375—384.
33. ROCKWELL, R., Hunting the Big Brown Bear in the Alaska Grounds. *Brooklyn Museum Quarterly*, Vol. 9, 1922, p. 1—28.
34. SCHLOSSER, M., Die Bären- oder Tischkoferböhle im Kaisertal bei Kufstein. *Abhandl. d. Akademie d. Wissensch. München phys.-math. Abt.*, 24. Bd., S. 412—421.

35. — Über Bären und bärenähnliche Formen des europäischen Tertiärs. *Palacontographica* XLVI, 1899, S. 98—103, 134—140, 141—146.
36. SOERGEL, W., Der Bär von Süßenborn. *Neues Jahrb. f. Mineralogie, Geologie und Paläontologie*. LIV Beilage-Bd. Abt. B, S. 145—154.
37. TICKELL, S. R., Über *Ursus labiatus*. *Isis* 1843, S. 806—810 (Ref.).
38. TORNIER, G., Das Fußgewölbe in seinen Hauptmodifikationen. *Sitz.-Ber. d. Gesellsch. Naturforsch. Freunde*. Berlin 1894, S. 67—80.
39. — Das Entstehen der Gelenkformen. *Arch. f. Entwicklungsgesch.*, Bd. I, 1895, S. 124—158.
40. — Die Phylogenese des terminalen Segments der Säugetiere-Hintergliedmaßen. *Morph. Jahrb.* XIV, S. 223—326, XVI, S. 401—483.
41. VIRCHOW, H., Anatomie und Mechanik des Hasenfußes. *Zeitschr. für Säugetierkunde*. Bd. 3 (Festschrift f. LUDWIG HECK), Berlin 1928, S. 98—121.
42. WEBER, M., *Die Säugetiere*. Jena 1928, II. Aufl.
43. Prinz MAX VON WIED, Über die Selbständigkeit der Spezies. *Ursus ferox*. *Verhandl. d. kaiserl. Leopold. Carolin. Akademie d. Naturfr. Freunde*. XXVI, S. 39—52, 70, 71.
44. WIELE, H., Für Hagenbeck in den Urwäldern Indiens. Leipzig 1927, S. 67—83.
45. ZDRAWA, TODOROWNA, Entstehung der Grabanpassungen bei *Talpa europaea*. *Morph. Jahrb.* 57, 3, 1927, S. 381—409.

### Tafelerklärungen.

#### Tafel XXV.

Rechtes Scapholunatum von plantar und schematische Darstellung des rechten Carpus bei *Canis* (1, 2) und *Felis* (3, 4) von vorne.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. (Text S. 267.)

#### Tafel XXVI.

Fig. 1, 3. Triquetrum von unten (distal) gesehen.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. Von *Ursus spelaeus*, rechts (1) — von *Ursus arctos*, links (3). (Text S. 271.)

Fig. 2, 4. Metacarpale V schräg von oben (proximal) gesehen.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. Von *Ursus spelaeus*, rechts (2) — von *Ursus arctos*, links (4). (Text S. 271.)

#### Tafel XXVII.

Fig. 1, 2. Carpale III und Unciforme von der linken Hand von vorne und oben (dorsal)  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. Von *Ursus arctos* (1) — von *Ursus spelaeus* (2). (Text S. 272—275.)

Fig. 3, 4. Naviculare und Cuboid des linken Fußes von oben (proximal) gesehen.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. Von *Ursus arctos* (3) — von *Ursus spelaeus* (4). (Text S. 288.)

## Tafel XXVIII.

Fig. 1, 3, 5. Linker Calcaneus von oben (dorsal) gesehen.  $\frac{3}{8}$  nat. Gr. Von *Ursus arctos* (1) — von *Melursus ursinus* (3) — von *Ursus spelaeus* (5). (Text S. 288—290, 295.)

Fig. 2, 4, 6. Linker Talus von unten (plantar) gesehen.  $\frac{3}{8}$  nat. Gr. Von *Ursus arctos* (2) — von *Melursus ursinus* (4) — von *Ursus spelaeus* (6). (Text S. 288—290, 295.)

## Tafel XXIX.

Fig. 1, 2. Skelett des linken Fußes von *Mustela* (1) und *Arctitis* (2) Dorsalansicht.  $\frac{1}{6}$  nat. Gr. (Text S. 290, 296.)

Fig. 3, 4. Linkes Metacarpale IV (3) und Metatarsale IV (4) von *Ursus arctos*, von medial.  $\frac{3}{8}$  nat. Gr. (Text S. 264.)

## Tafel XXX.

Fig. 1—4. Calcaneus von dorsal und Talus von plantar bei *Gulo borealis* (1, 2) und *Arctitis binturong* (3, 4).  $\frac{1}{6}$  nat. Gr. (Text S. 290.)

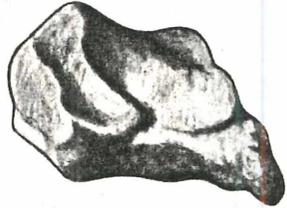
Fig. Linker Calcaneus von *Canis* von oben (dorsal) gesehen.  $\frac{1}{6}$  nat. Gr. (Text S. 292.)

Fig. 6. Calcaneus eines *Macacus* von oben (dorsal) gesehen.  $\frac{3}{8}$  nat. Gr. (Text S. 297.)

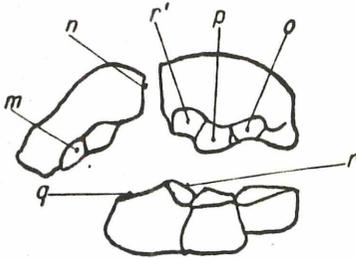
---



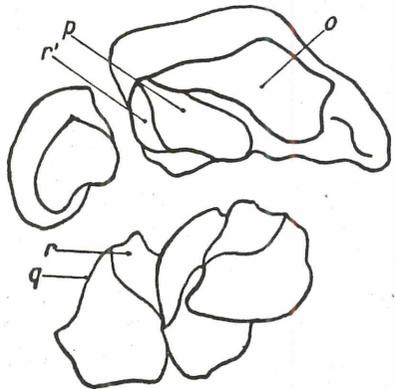
1



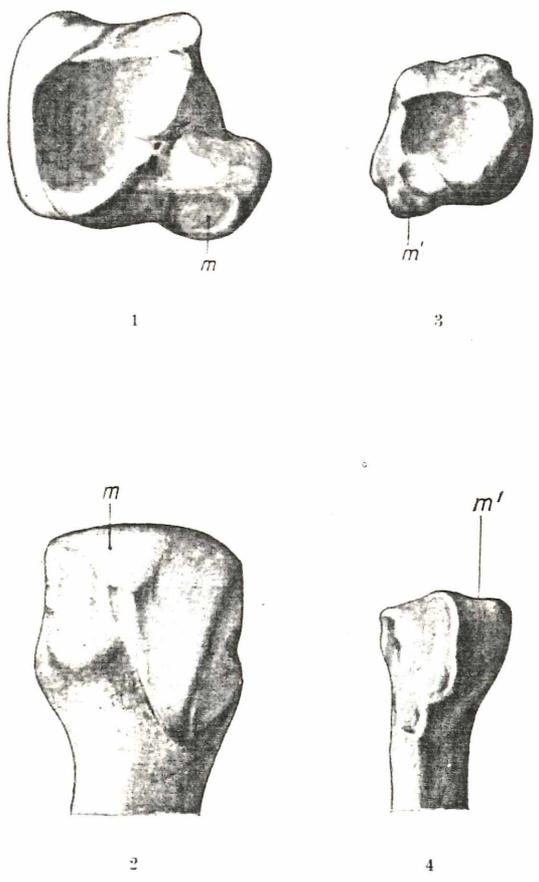
3

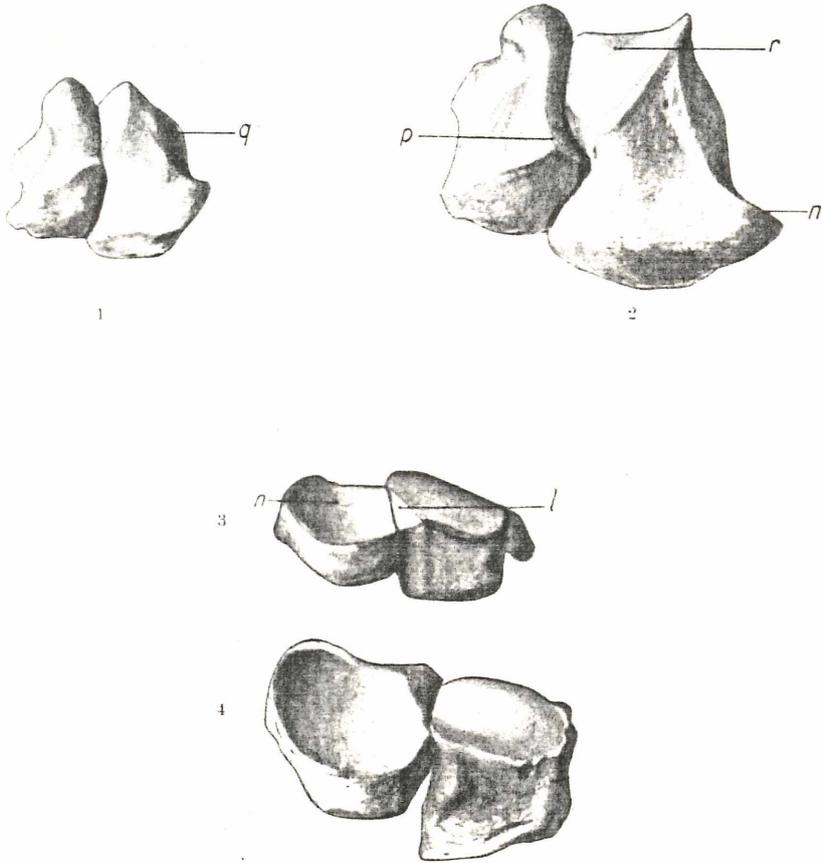


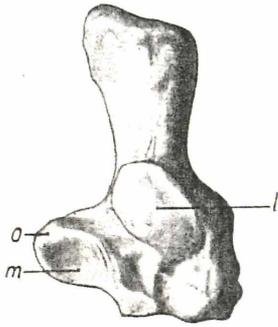
2



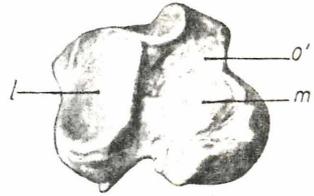
4



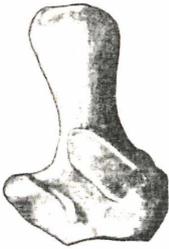




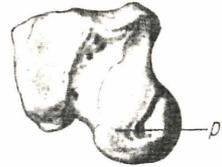
1



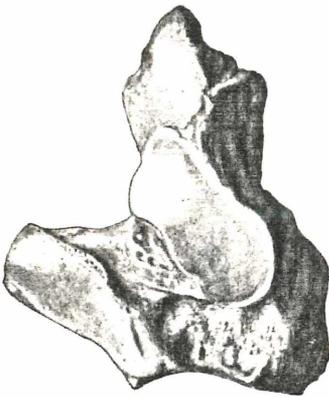
2



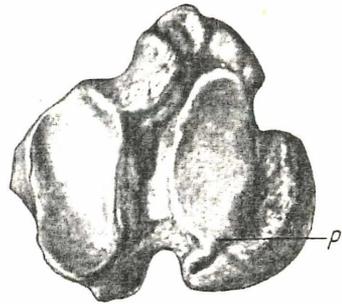
3



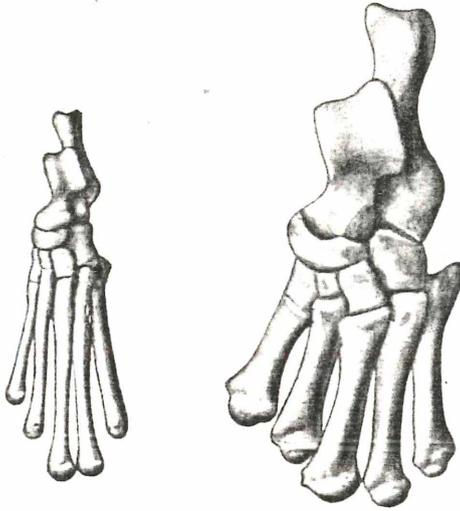
4



5

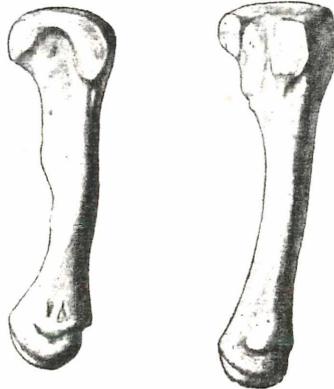


6



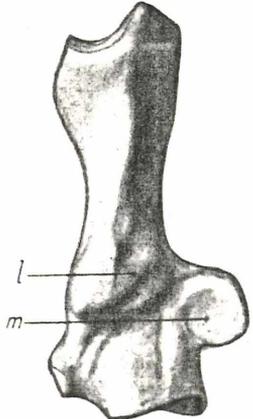
1

2

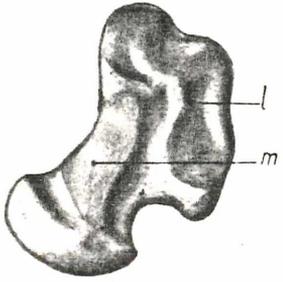


3

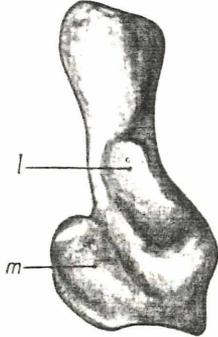
4



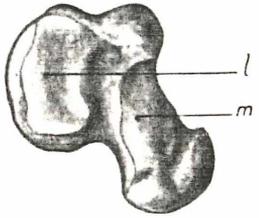
1



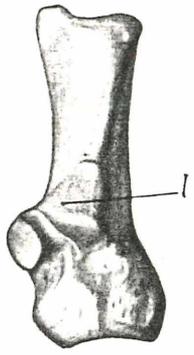
2



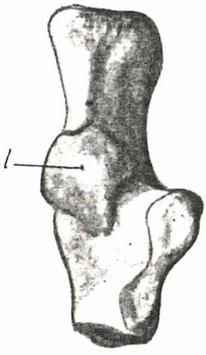
3



4



5



6

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Sivers Wolfgang von

Artikel/Article: [Die Struktur der Hand- und Fusswurzel des "Höhlenbären von Mixnitz. 257-304](#)