

Separatabdruck der Österreichischen Akademie der Wissenschaften

Das korr. M. Leuchs legt zwei vorläufige Mitteilungen für den Anzeiger vor, und zwar: „1. Über primäre und sekundäre Plantigradie bei Säugetieren“ von E. Thénius (Wien).

Eingehende Untersuchungen über die Entstehung und Ausbildung des Sohlenganges bei den Bären waren Anlaß, mich mit allgemeinen Fragen über die Plantigradie bei den Säugetieren auseinanderzusetzen¹.

Begriffe wie Sohlen-, Zehen- und Zehenspitzengang sind seit langem bekannt und fallen mit jenen wie Plantigradie, Digitigradie und Unguligradie zusammen. Solange man jedoch noch keine weitere, feinere Aufteilung vornahm und sich über die Art der Entstehung derselben keine Gedanken machte, schienen diese Fälle klar und eindeutig umrissen. Dieser Zustand änderte sich, als durch eingehende Untersuchungen Formen bekannt wurden, die sich keiner der drei Ausbildungsformen einordnen ließen und ferner Spezialfälle mit besonderen, jedoch vielfach nicht in gleichem Sinne gebrauchten Termini belegt wurden (pseudoplantigrad = digitiplantigrad, bei Elephas). Jedenfalls trug der mechanische Gebrauch dieser Bezeichnungen ebensowenig zur Klärung bei wie die Erkenntnis, daß zahlreiche Übergänge zwischen den einzelnen Stadien existieren.

Über die Entstehung der einzelnen Zustände konnte naturgemäß erst diskutiert werden, nachdem man erkannt hatte, was primitiv und was abgeleitet, d. h. spezialisiert ist. So wurde vielfach die Viverridenextremität als Ausgangspunkt betrachtet (Schlosser 1888). Spricht doch Schlosser (1888, 1899) bei Bären und gewissen Amphicyoniden von einer echten Plantigradie und meint damit jene Fälle, denen im Laufe der Stammesgeschichte

¹ Der hier zusammengefaßte, vorläufige Bericht stellt das Ergebnis einer mir von Prof. Dr. K. Ehrenberg als Thema gegebenen Untersuchung dar, die unter dem Titel: „Die Plantigradie der Bären; zugleich ein Beitrag zur Klärung der primären und sekundären Plantigradie“ als Dissertation von der Philosophischen Fakultät der Universität Wien 1945 genehmigt worden ist.

ein \pm digitigrades Stadium vorausgegangen ist. Schon daraus wird ersichtlich, daß das bloße Vorhandensein plantigrader Extremitäten nicht immer als Kennzeichen primitiver Organisation gelten kann.

A b e l (1912) unterscheidet demnach auch die Begriffe primäre und sekundäre Plantigradie und versteht unter ersterer den ursprünglich vorhandenen Sohlengang, unter letzterer jene Fälle, bei denen die Plantigradie zum zweitenmal (sei es durch vorhergehende Digitigradie, sei es durch eine abweichende Lebensweise), also sekundär eingetreten ist. Damit war vorläufig eine Grundlage geschaffen. A b e l (l. c.) zitiert die Bären, auf die sich meine Studien v. a. beziehen, als primäre Sohlengänger, S c h l o s s e r (1899) bezeichnet sie, wie erwähnt, als echte Sohlengänger, was einer sekundären Plantigradie im Sinne A b e l s entspräche.

Meine Aufgabe war es nun, die Natur der Plantigradie bei den Bären zu klären.

Diese sind, wie bereits L i p s (1930) darlegte, nur im Fuß plantigrad, in der Hand jedoch metacarpo-digitigrad, d. h. die Vorderextremität nimmt eine Stellung ein, bei der die Metacarpalia mit den distalen Enden noch auf dem Boden aufruhem. Im Anschluß an L i p s unterscheide ich folgende fünf verschiedene Stadien:

1. plantigrad
2. semiplantigrad
3. metapodioidigitigrad
4. digitigrad und
5. unguigrad

Von diesen ist die Plantigradie die primitivste, die Unguigradie der abgeleitetste Zustand.

Weiters erwies sich als notwendig, eine genaue Definition des Begriffes Plantigradie zu geben. Sie ist nur dann vorhanden, wenn die Sohlenfläche während einer bestimmten Phase (Aufsetzen des Autopodiums bis zur Abrollung desselben) innerhalb normaler Fortbewegung voll mit dem Boden in Berührung steht. Damit fallen alle jene Formen weg, die eine Art plantigraden Zustandes nur während des Ruhens (z. B. Hasen, Känguruh usf.) einnehmen.

Nach Klärung dieses Begriffes erwies sich eine präzise Definierung der Ausdrücke primärer und sekundärer Sohlengang als notwendig, wobei die Abhängigkeit desselben von der Vorstellung über die Lebensweise der Ursäuger, d. h. der ältesten Säugetiere, deutlich wurde.

Nun gehen gerade über diesen Punkt die Ansichten der einzelnen Autoren etwas auseinander. So stammen sämtliche Placentaler nach M a t t h e w (1909) von arboricolen, plantigraden

Formen ab, was allerdings nach W. Abel (1930) für die lipothylen Insectivoren nicht zutreffen soll, da diese keinerlei Anzeichen eines *Musculus abducens hallucis*, der bei einem Baumben stets vorhanden ist, besitzen.

Als Ahnen dieser und der als arboricol angesehenen *Creodontia* werden derzeit Insectivoren aus der Gruppe der *Deltatheridiidae* in Anspruch genommen (Abel 1934, p. 880), für die wohl eine semiarboricole Lebensweise anzunehmen ist. Ohne hier näher auf dafür, bzw. dagegen sprechende Argumente eingehen zu können, darf das Vorhandensein einer ursprünglichen Plantigradie dieser Formen als gesichert gelten.

Aus diesem Grund schien mir eine allzu enge Fassung des Begriffes der primären Plantigradie nicht gut durchführbar. Daher betrachte ich auch den bloßen Übergang von terrestrischer zur arboricole Lebensweise, bzw. umgekehrt, ohne Änderung der Plantigradie noch keineswegs als Anlaß, von sekundärem Sohlengang zu sprechen.

Primäre Sohlengänger sind demnach alle jene Säugetiere, bei denen die ursprüngliche Plantigradie noch vorhanden ist. Um aber andererseits auch jene Formen zu erfassen und besonders zu kennzeichnen, die unter Beibehaltung der Plantigradie bloß ihre Lebensweise änderten (nach Abel gleichfalls sekundäre Sohlengänger) und die dadurch etwas von dem primitiven Habitus ihrer Extremitäten eingebüßt haben, trenne ich derartige Fälle unter der Bezeichnung „scheinbar sekundär plantigrad“ ab und verstehe darunter bloß einen Spezialfall der primären Plantigradie.

Diesen beiden sind die „echt sekundären Sohlengänger“ gegenüberzustellen, bei denen die einst vorhandene Plantigradie aufgegeben wurde und welche erst sekundär wieder zu Sohlengängern geworden sind (= echte Plantigradie Schlossers) (z. B. bei *Nesodon*, *Cavia*, *Colpodon* u. a.).

Die rezenten Bären gehören zur Kategorie der „scheinbar sekundär plantigraden“ Säugetiere, da sie im Laufe der Stammesgeschichte als relativ junge Bodenbewohner ein sekundäres Klammerklettern (nach Art des Wickelbären) durchgemacht haben, was sowohl aus den Gliedmaßen-Proportionen der erwachsenen Tiere, wie deren Ontogenese beim Braunbären einwandfrei hervorgeht. Auf die nähere Begründung kann hier nicht eingegangen werden.

Damit sei nur kurz darauf hingewiesen, daß die Entwicklung von Vorder- und Hinterextremität und damit ihres Anpassungszustandes korrelativ erfolgt, eine Tatsache, die uns in gewissen Fällen ermöglicht, bereits von vorneherein entscheiden zu können, ob ein Fall von primärer oder sekundärer Plantigradie vorliegt.

So ist z. B. bei *Coryphodon anax* Cope die Vorderextremität digitigrad, die hintere aber plantigrad, ein Beweis für die sekundäre Entstehung der Plantigradie im Hinterfuß, da ein Erreichen der Digitigradie unter Beibehaltung des plantigraden Fußes unmöglich ist.

Der nebenstehende „Stammbaum“ über die Entstehung der verschiedenen Extremitätenstellungen bei den Säugetieren soll zugleich zeigen, auf welcher verschiedenen Weise die „echte sekundäre Plantigradie“ entstehen kann (s. Schema, Fig. 1).

Naturgemäß sind die Veränderungen, wie sie beim Aufgeben des plantigraden Zustandes eintreten, umso tiefgreifender, je weiter der Organismus seine Extremitäten spezialisiert, ein Grund, der uns das Erkennen sekundärer Sohlengänger wesentlich erleichtert, da die einmal erworbenen Spezialisierungen auch bei Rückkehr zur Plantigradie nicht wieder rückgängig gemacht werden können, wenn auch der Organismus weitgehend bestrebt ist, diese Umkonstruktion wieder aufzuheben². Von einer Rückkehr zu einstigen, bei den Ahnen vorhandenen Zuständen, also von einer Reversibilität der Entwicklung, kann deshalb nicht gesprochen werden. Wäre dies der Fall, so wäre es praktisch unmöglich, sekundäre Sohlengänger als solche zu erkennen und von primären zu trennen.

Sind die hier behandelten Umgestaltungen meist nur Spezialisierungen, die das Extremitätenskelett betreffen³, d. h. völlig in den Bereich der Adaptiogenese fallende Erscheinungen, so zeigen sie in ihrer Gesamtheit aber meines Erachtens doch, daß derartige Differenzierungen direkt zur Entstehung von Rassen und Arten, ja selbst höherer systematischer Kategorien, führen können.

Abgesehen davon, erlauben derartige Fälle dem Paläobiologen oft wertvolle Rückschlüsse auf die Biologie der betreffenden For-

² Ein sehr schönes Beispiel bietet *Cavia porcellus* (L.), das Meerschweinchen, das ich im Gegensatz zu Spuhler (1938) als einen sekundären Sohlengänger betrachte, bei dem im normal dreizehigen Hinterfuß öfters eine vierte Zehe, nämlich die fünfte, auftritt, die, da die Anlagen noch vorhanden sind, jetzt wiederum zur Verbreiterung der Sohlenfläche benötigt wird. Allerdings bildet gerade dieser Fall für den Paläontologen, dem die embryonalen Stadien, in dem die fünfte Zehe, die auch im normalen Fall, d. h. beim dreizehigen Fuß, angelegt wird, praktisch nie überliefert sind, eine Schwierigkeit, bzw. einen scheinbar gegen das „Dollo'sche Irreversibilitätsgesetz“ (in der Abelschen Fassung) sprechenden Faktor. Würden sich die (normal) dreizehige Form und die mit vier Zehen fossil nebeneinander finden, so würde selbstverständlich eine Ableitung der letzteren von der ersteren für den Paläontologen, der nicht überprüfen kann, ob die Anlagen noch vorhanden sind, nicht möglich.

³ Obzwar selbstverständlich die Spezialisationshöhe der Extremitäten auch auf die übrigen Organe in dem Sinne wirkt, daß dieselben korrelativ dazu sich umbilden (Proportionen der Wirbelsäule, Darmtrakt und Ernährungsweise usw.).

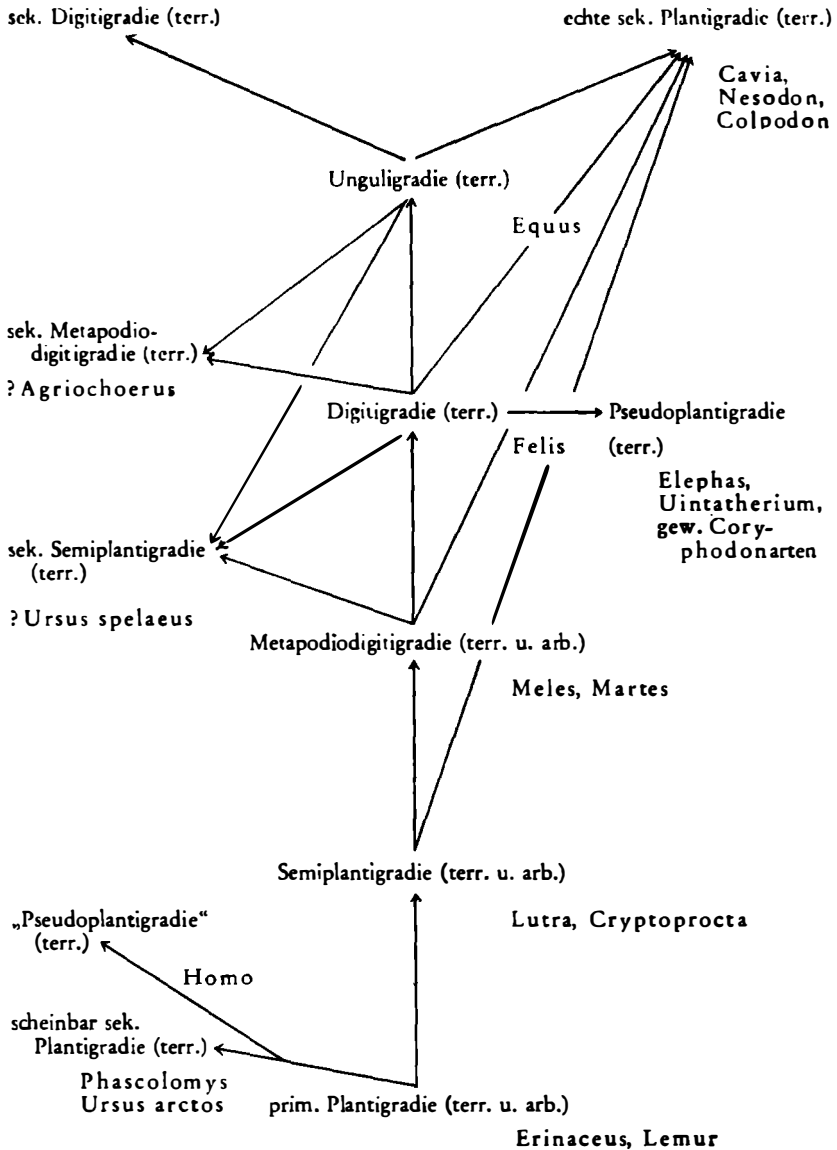


Abb. 1. Stammbaum der Entstehung der verschiedenen Gangarten (Original)
 (terr. = terrestrisch, arb. = arboricol)

men und damit auch auf den Lebensraum. Während Abel (1912) noch den Standpunkt vertritt, daß *Nesodon* und *Colpodon*, zwei echt sekundäre Sohlengänger aus der Gruppe der Notoungulaten aus dem Miozän Südamerikas, erst durch den Übergang zu einer paludinen, d. i. sumpfbewohnenden Lebensweise zu sekundären Sohlengängern geworden sind, scheint mir eine derartige Annahme nicht erforderlich. Gerade das Meerschweinchen zeigt in überaus klarer Weise, daß eine solche Annahme nicht notwendig ist. Wohl steht diese Änderung der Lebensweise in Wechselbeziehung zur Umwelt, es braucht aber bloß mit den beiden Lebensräumen von Wald und Steppe gerechnet werden. Damit möchte ich auch noch kurz auf einen sowohl für den Zoologen als auch Paläontologen und Geologen so wichtigen Fragenkreis hinweisen, der durch die Begriffe „Wald- und Steppenformen“ klar umrissen sein dürfte. Eine Gegenüberstellung zweier nahe verwandter Arten, von denen die eine ein typischer Waldbewohner, die andre auf der Steppe zu Hause ist, zeigt nämlich, daß erstere stets primitiver ist als letztere (z. B. Rund- und Spitzohrelefant, Wald- und Warzenschwein, Rot- und Kaffernbüffel, Anchitherium und Hipparion, Cervus und Antilope, Spitzmaul- und Breitmaulnashorn, um nur einige Beispiele zu nennen). Der Urwald erhält seine Bewohner konservativ; daher finden sich eine große Zahl von „lebenden Fossilien“ unter den Säugetieren im Urwald (z. B. Okapia, Tapirus, Hyaemoschus usw.). Die Steppe ermöglicht schnellere Fortbewegung, die sich in einer Steigerung der Extremitätenspezialisation, des Gebisses (brachy- zu hypsodont) und damit in Korrelation stehender Organe ausdrückt. Für den Geologen ist die Tatsache insofern von Bedeutung, als Regressionsphasen explosive Entfaltung, bzw. Verbreitung (z. B. Hipparionienfauna) auszulösen vermögen, wobei ich jedoch nicht die Entstehung neuer Typen, sondern bloß Anpassungsformen, die allerdings — wie erwähnt — bis zu Gattungscharakter besitzen können, im Auge habe (Schindewolf 1937).

Was nun das Meerschweinchen betrifft, so scheint es sich, wie gesagt, um eine Übergangsform vom Zehen- zum Sohlengänger zu handeln. Wie bereits Böker (1928) annimmt, dürfte die Rückkehr zur Plantigradie möglicherweise in Zusammenhang mit der Eiszeit stehen, die sich in S.-Amerika bekanntlich durch sogenannte Pluvialzeiten bemerkbar machte und Steppengebiete teilweise in Wälder umwandelte.

Analog dazu könnte für *Nesodon* und *Colpodon*, denen auch *Astrapotherium* anzureihen wäre, an ähnliche Ursachen gedacht werden.

Damit würde sich auch der scheinbare Widerspruch erklären, daß manche Waldbewohner spezialisierter sind oder zumindest keine geringere Entwicklungshöhe aufweisen wie nahe verwandte Steppenformen.

Zitierte Arbeiten:

- Abel, O.: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart (Schweizerbart) 1912.
- Säugetiere. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 2. Aufl. Jena (Fischer) 1934.
- Abel, W.: Beiträge zur Kenntnis der Anpassungserscheinungen der distalen Hinterfußmuskulatur der Säugetiere bei einem Wechsel der Lebensweise. Morphol. Jahrb., 64, H. 3/4, 1930.
- Lips, R.: Modifikationen im Zusammenhang von Funktion und Gelenkflächenbildung am Carpalsegment arctoider Säugetiere. Zeitschr. f. Säugetierkunde, 5, 1930.
- Matthew, W. D.: The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., 9, pt. 6, 1909.
- Schindewolf, O. H.: Geologisches Geschehen und organische Entwicklung. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, 27, p. 166, Upsala 1937.
- Schlösser, M.: Die Affen, Lemuren, Chiropteren usw. des europäischen Tertiärs. Beitr. Geol. u. Paläont. Österr.-Ungarns, 7, 1888.
- Über Bären und bärenähnliche Formen aus dem europäischen Tertiär. Paläontographica, 46, 1899.
- Spuhler, V.: Das Skelett von *Cavia porcellus* (L.). Morphol. Jahrb., 81, 1938.