

Einige Bemerkungen über den Carpus der Proboscidier.

Von

K. Ant. Weithofer.

In seinem Werke über die tertiären Wirbelthiere des Westens der Vereinigten Staaten sagt COPE¹, dass bei den Proboscidiern im Carpus »the bones of the two rows do not alternate, but that the scaphoides, lunar, and cuneiform, rest directly on the trapezium and trapezoides, the magnum, and the unciform respectively«, und giebt dazu die Abbildung eines Vorderfußes von *Elephas Africanus* (angeblich nach BLAINVILLE), wo diese Verhältnisse auch thatsächlich zu herrschen scheinen, ja sogar das Scaphoid ein wenig auf das Magnum hintübergreift. An BLAINVILLE's (l. c. kopirter) Abbildung von *El. Africanus* liegt jedoch das Lunatum nebst auf dem Magnum auch noch mit einer verhältnismäßig sehr großen Fläche auf dem Trapezoid². Dies scheint auch das normale Verhalten zu sein. An der nebenstehenden Abbildung des Fußes von *El. Indicus* ist eine solche Gelenkung allerdings nicht klar ersichtlich, sicher findet wohl aber auch hier keine solche im Sinne der COPE'schen Zeichnung statt.

Skelette von recenten Elefanten konnte ich leider auf dieses Verhalten hin nicht untersuchen; die Figur in FLOWER's Osteologie zeigt jedoch genau dieselben Verhältnisse wie BLAINVILLE's Carpus des *El. Africanus*; CUVIER sagt von der Unterfläche des Lunatum, dass sie »répond presque entière au grand os³« und dass zwischen dem indischen und afrikanischen Elefanten im Carpus bloß Größen-

¹ E. COPE, *The Vertebrata of the Tertiary Formations of the West*. Book I. 1883. Rep. Un. Stat. Geol. Surv. Terr. Hayden. Vol. III. Washington 1884. pag. 375.

² BLAINVILLE, *Ostéographie*, G. *Elephas*. Taf. V.

³ CUVIER, *Ossemens fossiles*. Tom I. pag. 23.

unterschiede vorhanden wären¹; dasselbe Verhalten wie BLAINVILLE's und FLOWER's Abbildungen zeigen auch zwei solche von Carpen siwalischer Elefanten².

Im Florentiner Museum hatte ich weiter Gelegenheit, mehrere Carpen von *El. meridionalis* Nesti und *Mastodon Arvernensis* Croiz. et Jobert aus dem Arnothal zu sehen, und auch sie zeigten alle ein starkes Überlagertwerden des Trapezoids von Seiten des Lunatum. In folgender Tabelle sind einige diesbezügliche Maße zusammengestellt. Unter *A* befindet sich die transversale vordere Breite der unteren Gelenkfläche des Lunatum angegeben, unter *B* die Länge des das Trapezoid überlagernden Theiles des genannten Carpalknochens:

	<i>A</i>	<i>B</i>
Mastodon Arvernensis	I. 120 mm	35 mm
	II. 115 -	30 -
	III. 85 -	18 -
Eleph. meridionalis	140 -	22 -
Eleph. antiquus (?)	135 -	35 -

Die Überlagerungsfläche selbst wird nach hinten zu immer schmaler.

Wie sich diese Gruppierung bei den älteren Vertretern dieser Ordnung — *Mast. longirostris* Kaup, *Mast. angustidens* Cuv., *Dinotherium giganteum* Kaup etc. — verhält, ist noch unbekannt. Man kann aber vielleicht die Vermuthung aussprechen, dass sie nicht viel abweichen wird. Thatsächlich scheint auch eine Abbildung, die GAUDRY³ von einem ganzen Skelet von *Mast. angustidens* giebt, anzuzeigen, dass das Scaphoid nur zum geringen Theil auf das Trapezoid hinübergreift.

Die reihenweise Anordnung der Carpalknochen ist also nur auf die beiden äußeren, Pyramidatum und Hamatum, beschränkt, von denen keines mit dem benachbarten inneren Knochen der anderen Reihe in Berührung steht.

Diese Konstellation scheint sehr auffallend mit der Beschaffenheit des Vorderarmes und seiner Entwicklung im Zusammenhange zu stehen. Bei allen Thieren, bei denen auch die Vorderextremitäten nur zur Lokomotion benutzt werden, scheint, wie sonst an der Hin-

¹ CUVIER, l. c. pag. 68.

² FALCONER, Fauna antiqua Sivalensis. Taf. 50 Fig. 1 und 2.

³ GAUDRY, Les Enchaînements du Monde animal. Mammifères tertiaires. Paris 1878. pag. 171.

terextremität, das Bestreben vorgewaltet zu haben, nur einen Knochen des Vorderarmes — auf Kosten des anderen — auszubilden. Bei den Artiodactylen und Perissodactylen — *Diplarthra*, *Clinodactyla* — wurde die Resultirende der Körperlast durch den Radius verlegt. Es hat sich daher im Laufe der Zeit der Carpus auch dem entsprechend gestaltet. Aus dem ursprünglich jedenfalls taxepoden Carpus entwickelte sich nun ein solcher, wo jeder Knochen der oberen Reihe jetzt auch den zunächst nach außen gelegenen der unteren Reihe zum Theil zu überlagern suchte, um so auf ganz einfach mechanischem Wege eine größere Solidität des Carpus zu erzielen.

Dass der überlagerte Knochen immer der zunächst nach außen und nicht etwa nach innen zu gelegene war, hat seinen Grund darin, dass sich eben hier der interne Knochen des Vorderarmes in so außerordentlicher Weise entwickelte und sämtlichen Metapodien seine Last zu übertragen bestrebt war. Geschähe bei einer solchen Verschiebung der beiden Carpalreihen die Überlagerung nach innen zu, so blieben in diesem Falle die Metacarpalia V und IV, ja zum Theil sogar III, durch das Uncinatum ausschließlich auf das Pyramidatum beschränkt und würden so der nur unwesentlichen Ulna unterlagert werden, die einen nur sehr geringen Theil der Körperlast übernimmt. Es würde dies insbesondere für die Artiodactylen verhängnisvoll werden, da ja bei diesen dann das so wichtige Metacarpale IV nach oben (am Radius) jede Stütze verlieren würde.

Es sind daher hier — zwischen Vorderarm und erster Carpalreihe und zwischen erster und zweiter Carpalreihe — dieselben Principien wirksam, die KOWALEVSKY auch für die Gelenkung der zweiten Carpalreihe mit den Metapodien nachgewiesen hat.

Bei den Proboscidiern ist jedoch anscheinend der entgegengesetzte Weg eingeschlagen worden, um dieser Anforderung zu entsprechen. Nicht der Radius war es, der das Körpergewicht fast ausschließlich zu tragen auf sich nahm, sondern die Ulna. Daher erhält sie auch eine besondere Stärke, ihr distales Ende sucht auf dem Lunatum energisch Fuß zu fassen, während bei den Diplarthren diese Gelenkung immer sehr nebensächlich und unbedeutend bleibt; sie verschwindet auch ganz oder kann sogar in bedeutendem Maße der entgegengesetzten — Radius mit Pyramidatum — Platz machen. Die breiteste Überschiebung ist dann wieder vorn und nimmt nach hinten mehr oder weniger rasch ab. Der Carpus bildet dann ein fast vollkommenes Spiegelbild zu dem der Proboscidiar.

Durch diese Bevorzugung der Ulna bei letzteren wird nun auch eine Änderung in der Stellung der Carpalia hervorgebracht, diame-
 tral entgegengesetzt jedoch — wenn auch nach genau demselben
 Princip — wie bei den Ungulaten mit stark entwickeltem Radius.
 Da es jetzt der äußere Vorderarmknochen ist, der der Hauptträger
 geworden war, trachteten die Glieder der oberen Carpusreihe nebst
 dem unterliegenden auch das zunächst nach innen befindliche Car-
 pale zu übergreifen, um so zur Festigung des Fußes zu demselben
 Ziele zu gelangen wie bei den Diplarthren.

Es ist aber von vorn herein klar, dass dieses Übereinander-
 greifen gewisser Handwurzelknochen der oberen und der unteren
 Reihe sich besonders für jene Carpalia als nothwendig herausstellen
 musste, die unmittelbar unter der Radio-Ulnarfuge lagen und für jene,
 die in entgegengesetzter Richtung zum bevorzugten Vorderarmkno-
 chen sich befanden. Es waren dies daher für die Ungulaten mit
 sich verstärkendem Radius: Lunatum über Magnum und Uncinatum,
 für die Proboscidier: Lunatum über Magnum und Trapezoideum.
 Die Nothwendigkeit einer gleichen Konstellation auch für die un-
 mittelbar unter dem bevorzugten Vorderarmknochen gelegenen Car-
 palia machte sich natürlich weit weniger fühlbar, da letzterer ja
 ohnedies, ob eine solche Überlagerung stattfindet oder nicht, beide
 Knochen der unteren Reihe — i. e. Magnum und Trapezoideum im
 ersteren, Uncinatum und Magnum im zweiten Falle — beherrscht.
 Sie ist daher bei den Proboscidiern auch nie erreicht worden, bei
 den Formen mit sich verstärkendem Radius aber erst später, indem
 ja die *Amblypoda Cope* (= *Amblydactyla Marsh*) nur eine Über-
 lagerung des Uncinatum von Seite des Lunatum, noch nicht aber
 eine solche des Magnum von Seite des Scaphoideum aufzuweisen
 haben.

Zieht man nun auch noch die bei den Proboscidiern vollständig
 abweichenden Artikulationsverhältnisse im Tarsus in Betracht, so er-
 giebt sich als nothwendige Folge der auch ganz allgemein anerkannte
 Schluss, dass die Proboscidier von allem Anbeginn an eine von den übrigen
 Hufthieren divergente Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben
 müssen, dass deren Ähnlichkeit mit gewissen Gliedern der letzteren
 — z. B. *Amblypoda* — nur eine rein zufällige, als Reaktion auf
 gleiche äußere Agentien beruhende, durch gleiche Lebensweise viel-
 leicht bedingte Erscheinung sein kann.

Als Vorfahren der Proboscidier können wir jedenfalls ein in
 seinen Carpus- und Tarsusverhältnissen *taxeopodenartig* organisirtes

Thier betrachten, wenn wohl auch keines der bis jetzt bekannten auf dieses Recht Anwartschaft haben dürfte. Die Ähnlichkeit gewisser Skelettheile des *Pteriptychus* mit Elefanten dürfte eine bloß angezogene sein. Gerade der Astragalus, der nach COPE¹ »is much like that of the Proboscidea in form«, zeigt vielleicht durch seine Artikulationsverhältnisse schon das Bestreben sich in dipylarther Richtung — i. e. wie bei den *Amblypoda* und *Diplarthra* — zu entwickeln², indem genannter Autor von ihm sagt³: »On the external side it (i. e. the head of the astragalus) is so far recurved as to be continuous (in *P. rhabdodon*) with the sustentacular facet and a part of this face is probably in contact with the cuboid, as in many creodonta, but which cannot be said therefore, to overlap the astragalus, as in the *Amblypoda*. If this facet were distal, and in the plane of the navicular facet, it would be necessary to refer this genus to that order.«

Der Carpus der *Periptychiden* ist leider noch vollständig unbekannt.

Von den *Phenacodontiden* kennen wir nur das Skelet jüngerer — Wasatch — Arten, indem solche aus dem Puerco-bed — *Ph. puercensis*, *macropternus* und *calceolatus* Cope — meist nur nach Zähnen beschrieben sind. Es ist nicht unmöglich, dass diese noch ein Centrale Carpi besessen haben, das SCOTT⁴ letzthin auch bei den *Creodonten* nachgewiesen hat. Die *Phenacodontiden* scheinen jedoch schon durchwegs — z. B. durch die Zwischentuberkel an ihren oberen Molaren, den, so weit bekannt, dritten Trochanter am Femur — einen an die *Perissodactylen* gemahnenden Entwicklungsgang anzuzeigen oder doch einen, wie er wenigstens mit wenig Wahrscheinlichkeit für die Ahnen der *Proboscidier* angenommen werden könnte.

Die Wasatch-*Phenacodontiden*, eigentlich bloß *Phenacodus primaevus* Cope, von dem allein Carpus und Tarsus genauer bekannt ist, haben aber das rein condylarthre — *taxeopode* — Stadium der Entwicklung anscheinend bereits etwas überschritten, indem wenigstens COPE's Abbildung des Carpus von *Phenacodus primaevus*

¹ COPE, l. c. pag. 389.

² Auch SCHLOSSER kommt zu einem ähnlichen Resultat, indem er geneigt ist, sie als die condylarthren Vorfahren der *Artiodactylen* anzunehmen.

³ l. c.

⁴ W. B. SCOTT, On some new or little known *Creodonts*. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. IX. No. 2. 1886.

vus¹ ein deutliches und ziemlich starkes Übergreifen des Lunatum auf das Uncinatum bekundet. COPE selbst beschreibt diesen Befund wie folgt: »The inferior face of the lunar has three facets; on anterior for the magnum; on internal, which widens posteriorly, for the magnum; and on external narrow claviform, narrowing posteriorly, for the unciform².«

Es wäre dies der Beginn eines Zustandes, den man das »amblypode« Stadium der Carpusentwicklung bei den Hufthieren nennen könnte.

SCHLOSSER verwarft sich zwar aufs entschiedenste dagegen, dass man die Amblypoden als Durchgangsstadium der COPE'schen Diplarthra aus den Condylarthren annehme und will die Perissodactylen und Artiodactylen direkt aus letzteren ableiten. Dies dürfte jedoch vielleicht bloß auf einer Missdeutung der Worte COPE's beruhen und im Grunde genommen sich als reine Formfrage herausstellen. SCHLOSSER sagt³: »Dass Paarhufer und Unpaarhufer durch die Amblypoda gegangen sein sollten, wie dies COPE neuerdings annimmt, kann ich nicht glauben, denn die Verschiedenheit zwischen diesen letzteren und den beiden erstgenannten Gruppen der Hufthiere ist doch zum mindesten eben so groß wie die zwischen Perissodactylen und Artiodactylen einerseits und den Condylarthra andererseits. Es ist sogar nicht einmal die Möglichkeit ausgeschlossen, dass die angezogene Ähnlichkeit im Bau des Tarsus der Paarhufer und Unpaarhufer mit dem der Amblypoda nur eine zufällige ist, gerade wie zwischen den Hyracoidea und den Proboscidea. Von diesen beiden letzteren meint aber COPE selbst, dass die erwähnte Analogie keineswegs durch etwaige verwandtschaftliche Beziehungen erklärt werden dürfte.«

So ziemlich genau dieselbe Ansicht ist aber meines Erachtens auch in COPE's⁴ Werken enthalten; so sagt er z. B.: »It was not until later that I assumed that the Diplarthra are descendants of the Amblypoda, although not of either of the known orders, but of a theoretical division with bunodont teeth.« COPE sagt also

¹ l. c. Taf. 57 d, Fig. 1.

² COPE, l. c. pag. 451; und eben so pag. 431.

³ M. SCHLOSSER, Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887. pag. 6—7.

⁴ Man vergleiche zu diesem Zwecke: COPE, Tert. Vertebrata. pag. 381 und 509; Id.: The Amblypoda. Amer. Naturalist. Nov. 1884. pag. 1118—1121.

selbst, dass keine der bekannten Amblypoden-Unterordnungen Anrecht auf eine solche Ahnenschaft besitzt und stellt zur Ausfüllung dieser Lücke seine hypothetischen »Amblypoda Hyodonta« auf, die mit der Konstellation des Carpus und Tarsus der übrigen Amblypoden — die ja das einzige Kriterium dieser Ordnung ist — versehen, in anderen Beziehungen sich den Anforderungen der späteren Diplarthra fügen sollten. Und das sind ja eben genau dieselben Formen, die auch SCHLOSSER annehmen muss, bei denen jene »gewissen Modifikationen in der Gruppierung der Fuß- und Handwurzelknochen« vor sich gegangen sind, »um diesen Typus der Hufthiere (i. e. die Condylarthra) in die Artiodactylen und Perissodactylen zu verwandeln¹« und wo »nunmehr wenigstens die mittleren Carpalia der zweiten Reihe wenn möglich mit je zwei Carpalien der oberen Reihe und mit je zwei Metacarpalien artikulieren, und auch im Tarsus wenigstens in so fern eine Verbesserung eintritt, als das Cuboid sehr tief zwischen Calcaneus und Astragalus hereingreift und zugleich auch noch das mittlere Metacarpale — Mt. III — berührt«².

Man wird daher mit vollem Rechte, eben so wie von einem condylarthren — taxepoden — auch von einem amblypoden Stadium im Entwicklungsgange der Hufthiere, mit Bezugnahme auf die Gruppierung der Carpalia und Tarsalia, sprechen können, dem dann das moderne, diplarthre mit vollständig durchgeführter Wechselständigkeit der letzteren folgte. Wie man aber jene amblypoden Vermittler nennen mag, welchen Platz man ihnen im System anweisen will, ist natürlich dann für das Wesen der Sache vollkommen gleichgültig. —

In eben so frühe Zeiten der Tertiärepoche auch die Proboscidier zurückzuverfolgen, ist jedoch bis heute noch nicht möglich geworden. Im Vorhergehenden ist daher für ihren Entwicklungsgang und für die Art und Weise, wie die Veränderungen bei ihnen sich vollzogen haben, nur das abzuleiten versucht worden, was man, auf dem Boden von Thatsachen fußend, aus den bisher bekannten Resten dieser Thiere abzuleiten im Stande ist.

Dabei darf man sich allerdings nicht verhehlen, dass eine in dem Grade exakte Konstanz, wie sie bei den stärker reducirten Paar- und Unpaarhufern herrscht, in den Gelenkflächen des Carpus

¹ SCHLOSSER, l. c. pag. 7.

² SCHLOSSER, l. c. pag. 113.

und Tarsus sowohl für sich, als in seiner Verbindung mit dem Metacarpus und Metatarsus hier nicht zu treffen ist. Sie weisen, insbesondere in letzterer Beziehung, eine weitaus größere Variabilität auf.

Der Grund hierzu ist offenbar in denselben Ursachen zu suchen, auf denen auch ihre so konservative Fünfzehigkeit beruht. Letztere deutet eben darauf hin, dass der Fuß keinen beträchtlicheren, äußeren Einflüssen unterworfen war, die ihm irgend ein strenges Regulativ für sein Verhalten, für seine Entwicklung aufgezwungen hätten. Da demnach eine Änderung, eine Verbesserung im Carpus und Tarsus für das Fortkommen bis zu einem gewissen Grade gleichgültig oder doch wenigstens nicht so wesentlich war, so wurde einmal an der alten Organisation verhältnismäßig wenig geändert, andererseits blieb der individuellen Variation aus eben demselben Grunde ein viel weiterer Spielraum übrig als es bei anderen Entwicklungslinien, die energischeren äußeren Einflüssen ausgesetzt waren, möglich war. Bei diesen musste er auf ein viel geringeres Maß beschränkt bleiben. Während aber die Diplarthren durch diese energischer einwirkenden äußeren Einflüsse¹ sich rasch entwickelten, sind die Proboscidier in ihrem Fortschreiten bei dem bei ihnen viel weniger nachdrücklich wirkenden und fühlbaren Naturzwang heute noch erst dort angelangt, wo erstere bereits im unteren Eocän angelangt waren.

Florenz, 1. Juli 1888.

Nachschrift. Seit Einsendung obiger Notiz war es mir möglich gewesen, einige weitere Beobachtungen an fossilem und insbesondere recentem Material zu machen. Sie ergaben:

1. *Elephas Africanus*.

Ein sehr junges Thier (d_2 noch nicht in Usur) im k. k. Hofmuseum zu Wien zeigte eine starke Überlagerung des Lunatum über das Trapezoid, dergleichen ein ein wenig älteres (d_2 in Usur) in

¹ Und auf diese allein müssen ja in letzter Instanz alle Veränderungen zurückgeführt werden, die ein Organismus erleidet; eine sogenannte »Tendenz«, die eine sogar schädliche Organisation hervorbringen und trotz dieser ihrer Schädlichkeit weiter entwickeln kann, wird man wohl entschieden nicht annehmen dürfen. Ich hoffe auf diesen Gegenstand, der vor Kurzem erst nachdrücklichst betont wurde, bei anderer Gelegenheit zurückzukommen.

der Sammlung des zool.-vergl.-anatom. Institutes der Universität Wien. Weniger — doch entschieden und deutlich — ist diese Überschiebung an einem nahezu ausgewachsenen Exemplar des k. k. Hofmuseums zu sehen.

2. *Elephas Indicus.*

Hier war es mir bis jetzt nicht möglich, ein junges Thier zu untersuchen. Von älteren zeigte ziemlich genau taxeopod diese Verhältnisse ein Exemplar der zoologischen Universitätsammlung in Neapel, wie ein solches im k. k. Hofmuseum. Wahrscheinlich eben so wird die Beschaffenheit des Carpus eines schlecht aufgestellten Skelettes im zoologischen Museum des R. Istituto di Studj sup. in Florenz gewesen sein, während ein solches im zool.-vergl.-anatom. Institut der Wiener Universität eher eine theilweise Überschiebung im obigen Sinne zeigte.

3. *Elephas primigenius.*

Von Zeiselsberg in Niederösterreich kamen vor einiger Zeit an das k. k. Hofmuseum eine sehr bedeutende Anzahl von Resten dieses Elefanten, unter denen sich auch zerstreute Theile der Carpen mehrerer Individuen befanden. Sämmtliche deuten jedoch auf eine bedeutende Überschiebung des Lunatum über das Trapezoid hin. — Nur von einem Paar dieser Knochen glaube ich sicher, dass sie zusammengehören. Die Breite (transversal) der unteren Gelenkfläche des ersteren beträgt dabei 12 cm, die Breite der oberen des Magnum 8,5 cm. Der übrige Theil, also 3,5 cm, lagerte daher auf dem Trapezoid. — Drei andere Lunata maßen an derselben Stelle 13,5, 13 und 12,5 cm, zwei Magna 9,5 und 9 cm; stets entfällt daher ein bedeutender Rest auf das Trapezoid. —

An einem *Dinotherium*-Carpus aus Franzensbad in Böhmen fehlen gerade Lunatum und Trapezoid. —

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass bei allen fossilen Proboscidiern, so weit bekannt — selbst bei dem diluvialen *Mammuth* — eine meist bedeutende Überschiebung des Lunatum über das Trapezoideum nach innen zu stattgefunden hat, während unter den recenten Elefanten dieselbe bei *El. Africanus* in der Jugend eben so stark ist, im Alter aber offenbar etwas zurückgeht, bei *El. Indicus* jedoch im erwachsenen Zustande fast stets völlig verschwunden ist.

Der Carpus erscheint dann rein taxeopod gebildet. Nach dem Vorhergehenden wird man sie jedoch wahrscheinlich als sekundäre Taxeopodie betrachten müssen. Und offenbar steht diese eigenthümliche anscheinend rückläufige Entwicklung, die sich in der Ontogenie vielleicht widerspiegelt, dieses Unvermögen sich lebenskräftig und dem Fortschritt in der übrigen konkurrirenden Lebewelt entsprechend umzugestalten, im Connex mit dem auffallenden Zurückgedrängtwerden und dem über kurz oder lang zu erwartenden völligen Aussterben dieses einst so weit verbreiteten Säugerstammes in der Jetztzeit oder nahen Zukunft.

Wien, im Oktober 1888.

