

Histologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie des Handskeletts

von *Tupaia glis* (Diard 1820) und *Microcebus murinus*
(J.F. Miller 1777)

G. ALTNER

Zoologisches Institut der Universität Giessen (Direktor: Prof. Dr. Dr. W. E. ANKEL),
Giessen,
und Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neuroanatomische Abteilung
(Direktor: Prof. Dr. R. HASSLER), Frankfurt a. M.

Gedruckt mit Unterstützung der Stiftung Volkswagenwerk

Mit 24 Abbildungen und 3 Tabellen



S. Karger · Basel · München · London · Paris · New York · Sydney

Supplementum ad vol. 14 (1971)

Folia Primatologica

International Journal of Primatology
Internationale Zeitschrift für Primatologie
Journal international de Primatologie

Redaktor: J. BIEGERT, Zürich

S. Karger · Basel · München · Paris · London · New York · Sydney
Arnold-Böcklin-Strasse 25, CH-4000 Basel 11 (Schweiz)

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung in andere Sprachen, vorbehalten.
Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es auch nicht gestattet, dieses Buch
oder Teile daraus auf photomechanischem Wege (Photokopie, Mikrokopie) zu verviel-
fältigen.

©

Copyright 1971 by S. Karger AG, Verlag für Medizin und Naturwissenschaften, Basel
Printed in Switzerland by Buchdruckerei Schellenberg, Pfäffikon

Dankwort

Die vorliegende Arbeit verdankt den Herren Prof. Dr. H. HOFER und Prof. Dr. Dr. W. E. ANKEL entscheidende Anregungen. Sie wurde im 1. Zoologischen Institut der Universität in Giessen (Direktor: Prof. Dr. Dr. W. E. ANKEL) und in der neuroanatomischen Abteilung des Max-Planck-Institutes für Hirnforschung in Frankfurt (Direktor: Prof. Dr. R. HASSLER) angefertigt und hat in anderer Form der naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität in Giessen im Jahre 1968 als Dissertation vorgelegen. Im Zusammenhang mit der Umarbeitung des Textes der Originalarbeit wurde auch das Literaturverzeichnis modifiziert und wesentlich gekürzt. Herrn Dr. W. B. SPATZ, Frankfurt, habe ich für sein Entgegenkommen bei der Materialbeschaffung zu danken. Er stellte mir aus seinem Insektivorenmaterial Embryonen von *Erinaceus europaeus*, *Nesogale dobsoni* und *Nesogale talazaci* zur Verfügung. Frä. C. ROBERG und Frau MARTIN, Frankfurt, bin ich für technische Hilfen zu grossem Dank verpflichtet.

Schliesslich gilt mein Dank den Herausgebern, insbesondere Herrn Prof. Dr. D. STARCK, für die Aufnahme der Studie in die «Folia Primatologica». Der Stiftung Volkswagenwerk bin ich für die Gewährung eines Druckkostenzuschusses sehr verbunden.

Abkürzungen

C = Capitatum
CAL = Calcaneus
CE = Centrale
H = Hamatum
L = Lunatum
N = Naviculare
PI = Pisiforme
PP = Praepollex

R = Radius
S = Scaphoideum
SL = Scapholunatum
T = Triquetrum
TAL = Talus
TR = Trapezoideum
TRA = Trapezium
U = Ulna

Die Liste der Abkürzungen gilt für die Abbildungen im Text. Die Abkürzungen werden in den Erläuterungen zu den einzelnen Abbildungen nicht mehr aufgeschlüsselt.

Die Abbildungen stehen auf den folgenden Seiten:

Abbildung 1– 9 auf Seite 27–35

Abbildung 10–20 auf Seite 59–69

Abbildung 21–24 auf Seite 85–88

Inhalt

Dankwort	V
Abkürzungen	VI
I. Einleitung	1
II. Material und Methode	2
III. Die Anzahl der Skelettelemente in der ausgewachsenen Hand und ihre Entstehung auf dem Wege der Embryogenese	7
A. Die Anzahl der Skelettelemente (<i>Tupaia</i> und <i>Microcebus</i>)	7
B. Die Entstehung der Skelettelemente (<i>Tupaia</i>)	9
C. Die Entstehung der Skelettelemente (<i>Microcebus</i>)	14
IV. Die Verknorpelungs- und Verknöcherungsprozesse während der pränatalen Onto- genese sowie die Histogenese der Gelenkflächen (<i>Tupaia</i> und <i>Microcebus</i>) . . .	17
A. <i>Tupaia</i>	17
B. <i>Microcebus</i>	19
V. Der Verlauf der Gelenklinien und die Krümmung und Begrenzung der Gelenk- flächen beim adulten Tier und ihre Ausdifferenzierung während der pränatalen Ontogenese (<i>Tupaia</i> und <i>Microcebus</i>)	22
A. Der Verlauf der Gelenklinien beim adulten Tier (<i>Tupaia</i>)	22
B. Die Konsolidierung der Gelenklinien während der Ontogenese (<i>Tupaia</i>) . .	26
C. Die Krümmung und Begrenzung der Gelenkflächen beim adulten Tier (<i>Tupaia</i>)	37
D. Die Ausprägung der Krümmung und Begrenzung der Gelenkflächen während der Ontogenese (<i>Tupaia</i>)	47
E. Der Verlauf der Gelenklinien beim adulten Tier (<i>Microcebus</i>)	49
F. Die Konsolidierung der Gelenklinien während der Ontogenese (<i>Microcebus</i>)	53
G. Die Krümmung und Begrenzung der Gelenkflächen beim adulten Tier (<i>Micro- cebus</i>)	55
H. Die Ausprägung der Krümmung und Begrenzung der Gelenkflächen während der Ontogenese (<i>Microcebus</i>)	77
VI. Diskussion	80
A. Die Spreizhand (<i>Tupaia</i>) und die Greifhand (<i>Microcebus</i>), ein abschliessender Vergleich nach morphologischen und funktionellen Gesichtspunkten	80
B. Die Spreizhand bei baum- und bodenlebenden Säugern	89
C. Zur systematischen Stellung von <i>Tupaia</i>	97
VII. Summary	103
Literatur	104

I. Einleitung

Im Zentrum der vorliegenden Arbeit stehen Ergebnisse, die auf Grund histologischer und vergleichend-anatomischer Untersuchungen am Handskelett von *Tupaia glis* und *Microcebus murinus* gewonnen wurden. Das betrifft die Anlagen der Skelettelemente, die ontogenetische Herausbildung der Handknochen und Handgelenke wie auch deren endgültige Gestalt in der ausgewachsenen Hand. Die Untersuchung beschränkt sich auf Handwurzel und Mittelhand. Durch die von BISHOP [1964] veröffentlichte Studie zum Handgebrauch bei niederen Primaten ergab sich die seltene Gelegenheit, unsere morphologischen Befunde mit den am gleichen Objekt gewonnenen ethologischen Ergebnissen von BISHOP zu vergleichen. Die dabei auftretenden Übereinstimmungen stellen für beide Untersuchungen eine Bestätigung dar und unterstreichen zudem, wie wichtig eine Verbindung von morphologischen und funktionell-ökologischen Arbeitsweisen ist. Nur auf dieser Basis war es möglich, eine Definition von Spreizhand und Greifhand zu versuchen. Und von da aus war es wiederum ein nächster Schritt, Betrachtungen über den evolutiven Formwandel des Primaten- und Säugerhandskeletts anzustellen bis hin zu der Frage nach den Handformen und Fortbewegungsweisen der Ursäuger. MARTIN [1966a, b, 1968a, b] hat – ausgehend von seinen ethologischen Untersuchungen an *Tupaia belangeri* – einen ähnlichen Weg eingeschlagen, kommt aber zu anderen Ergebnissen als die vorliegende Arbeit. Der letzte Abschnitt dieser Studie mündet in eine Kritik der von MARTIN gezogenen Schlussfolgerungen ein.

II. Material und Methode

Das in der Tabelle I zusammengefasste Material wurde auf dreifache Weise behandelt: 1. Vom Embryonalmaterial wurden Schnittserien mit wechselnder Schnittdicke angefertigt. 2. Lückenlose Serien wurden zur Anfertigung von Plattenmodellen herangezogen. 3. Das Skelettmaterial der adulten Tiere wurde unter einem monoobjektiven Stereomikroskop für Durchlichtuntersuchungen analysiert.

Folgende Stadien wurden im Verlauf der Untersuchung wegen der zwischen ihnen bestehenden Gemeinsamkeiten im Handskelett zu einem Stadium zusammengefasst: 1. *Tupaia glis*: geburtsreifes und neonates Stadium. 2. *Microcebus murinus*: 15-mm- und 17-mm-Stadium. 3. *Microcebus murinus*: 34- bis 41-mm-Stadien.

Von den meisten Händen wurden Flachschnittserien angefertigt. Zusätzlich wurde die Hand eines *Microcebus*-Embryos sagittal geschnitten (Nr. 1964/42). Die bevorzugte Schnittdicke betrug 12 μm . Für die jüngeren Stadien wurden Schnittstärken von 9 μm gewählt. Es gelangten folgende Färbungen zur Anwendung: Azan, Hämatoxylin-Eosin, Klüver-Barrera und PAS (Periodic Acid Schiff Reaction). Mittels der Schnittserien von Objekt Nr. 1964/42 (*Microcebus murinus*, Hand rechts) und Objekt Nr. 1960/82b (*Tupaia glis*, Hand links) wurden zwei Plattenmodelle in vierzigfacher Vergrößerung gebaut. Die dabei verwendeten Materialien waren Pappe, Pelikanol und Plastika. Der Werkstoff Plastika ist sehr geeignet für die Herstellung dünner Überzüge. Das schnell erhärtende Material kann mit einem Spachtel aufgetragen werden und lässt sich nach dem Erhärten beliebig schleifen. Die auf den einzelnen Papplatten aufgezeichneten Skelettelemente der Hand wurden im Verband modelliert, dann aber unter Beseitigung der verbindenden Stege getrennt. Als Bezugsebene wurde jeweils ein Schnitt aus den mittleren Lagen der Flachschnittserien gewählt. Von diesen Schnitten aus wurde nach dorsal und volar modelliert. So entstanden zweiteilige Handmodelle, deren einzelne Elemente beliebig einsichtig und manipulierbar waren.

Das zur Verfügung stehende Skelettmaterial von *Tupaia glis* und *Microcebus murinus* wurde unter einem monoobjektiven Stereomikroskop gemessen (vgl. Tabelle III). Dabei wurden die von SCHULTZ [1927] gebrauchten Masse verwendet. So weit das sinnvoll war, wurden auch die Mittellagen der Schnittserien einer Messung unterzogen. Wegen des schlechten Erhaltungszustandes der Finger an den Rohskeletten und wegen der in den Schnittserien nicht fassbaren Länge der volarwärts gebeugten Phalangen wurde die Handlänge jeweils nur bis zum distalen Ende des Metacarpale von Finger 3 gemessen. Für die morphologische Beschreibung der Handskelette und Plattenmodelle wurden die Orientierungsbezeichnungen proximal-distal, dorsal-volar, radial-ulnar bzw. medial-lateral gewählt.

Bei der Präparation der Rohskelette wurden der Muskel- und Bandapparat bis auf ein Minimum abgetragen. Ein geringer Rest der Bänder wurde zwischen den Skelettelementen belassen, um die natürlichen Lageeinheiten innerhalb des Handskeletts nicht zu zerstören. Die abgebildeten Handskelette wurden ohne Ausnahme auf diese Weise präpariert.

Tabelle I. Übersicht über das untersuchte Material

Art	Ge- schlecht	Grösse/ Alter	Schnitttrichtung/ Schnittdicke (Hände)	Färbung	Nr.
<i>Tupaia glis</i> (DIARD 1820)		15 mm SSL	rechts und links 12 μ m, horizontal	Azan	MPI 1960/42a
<i>Tupaia glis</i>	♂	geburtsreif	links 12 μ m, horizontal Fuss links 12 μ m, horizontal	Azan	MPI 1960/82b
<i>Tupaia glis</i>	♂	neonat	links 12 μ m, horizontal	Azan	MPI 1960/99
<i>Tupaia glis</i>	♂	adult	rechts 12 μ m, horizontal	Azan	MPI 1961/11
<i>Tupaia glis</i>	♂	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1965/83
<i>Tupaia glis</i>	♀	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1966/64
<i>Tupaia glis</i>	♂	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1966/99
<i>Tupaia glis</i>	♀	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1966/279
<i>Tupaia glis</i>	♀	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1966/280
<i>Tupaia glis</i>	♂	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1966/305
<i>Tupaia glis</i>	♂	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1966/312
<i>Microcebus murinus</i> (J. F. MILLER 1777)		17 mm SSL	links 9 μ m, horizontal	PAS	MPI 1964/83a
<i>Microcebus murinus</i>		15 mm SSL	rechts 7 μ m, horizontal links 9 μ m, horizontal	Azan HE	MPI 1964/83b
<i>Microcebus murinus</i>		34 mm SSL	rechts 12 μ m, horizontal	Klüver	MPI 1964/41
<i>Microcebus murinus</i>		38 mm SSL	rechts und links 12 μ m, horizontal Fuss rechts und links 12 μ m, horizontal	Azan Azan	MPI 1962/57
<i>Microcebus murinus</i>		41 mm SSL	rechts 12 μ m, horizontal links 12 μ m, sagittal	HE Azan	MPI 1964/42

Tabelle I (Fortsetzung)

Art	Ge- schlecht	Grösse/ Alter	Schnitttrichtung/ Schnittdicke (Hände)	Färbung	Nr.
<i>Microcebus murinus</i>		41 mm SSL	links 12 μ m, horizontal Fuss rechts 12 μ m, horizontal Fuss links 12 μ m, sagittal	Azan Azan Azan	MPI 1964/44
<i>Microcebus murinus</i>	♀	adult	links 12 μ m, horizontal	HE	MPI 1964/32
<i>Microcebus murinus</i>		adult	rechts und links	Skelett	MS 2251
<i>Microcebus murinus</i>		adult	rechts und links	Skelett	MS 1952
<i>Microcebus murinus</i>		adult	rechts und links	Skelett	MS 2021
<i>Microcebus murinus</i>		adult	rechts und links	Skelett	MS 1929
<i>Tarsius syrichta</i> (LINNÉ 1758)	♂	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1966/1
<i>Tarsius bancanus</i> <i>borneanus</i> (ELLIOT 1910)	♀		rechts und links	Skelett	MPI 1963/11
<i>Galago senegalensis</i> (E. GEOFFROY 1796)	♂		rechts und links	Skelett	MPI 1961/6
<i>Galago senegalensis</i>			rechts und links	Skelett	MPI 1965/26
<i>Galago crassicaudatus</i> (E. GEOFFROY 1812)	♂		rechts und links	Skelett	MPI 1965/57
<i>Galago crassicaudatus</i>	♂	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1966/43
<i>Lemur mongoz</i> (LINNÉ 1766)	♂	adult	rechts und links	Skelett	MS 1582
<i>Lemur catta</i> (LINNÉ 1758)		adult	rechts und links	Skelett	MS 1537

Tabelle I (Fortsetzung)

Art	Ge- schlecht	Grösse/ Alter	Schnitttrichtung/ Schnittdicke (Hände)	Färbung	Nr.
<i>Hapale jacchus</i> (LINNÉ 1758)	♂		rechts und links	Skelett	MPI 1966/106
<i>Hapale jacchus</i>			rechts und links	Skelett	MPI 1966/148
<i>Hapale jacchus</i>			rechts und links	Skelett	MPI 1966/195
<i>Hapale jacchus</i>			rechts und links	Skelett	MPI 1966/310
<i>Hapale jacchus</i>			rechts und links	Skelett	MPI 1967/54
<i>Leontocebus rosalia</i> (LINNÉ 1766)	♂		rechts und links	Skelett	MPI 1966/121
<i>Cebus apella</i> (LINNÉ 1758)			rechts und links	Skelett	MPI 1966/539
<i>Saimiri sciurea</i> (LINNÉ 1758)	♂	adult	rechts und links	Skelett	MPI 1965/82
<i>Cercopithecus pygerythrus</i> (F. CUVIER 1821)	♀		rechts und links	Skelett	MPI 1967/34
<i>Macaca mulatta</i> (ZIMMERMANN 1780)	♂		rechts und links	Skelett	MPI 1966/253
<i>Erinaceus europaeus</i> (LINNÉ 1758)		adult	rechts und links	Skelett	MS 1332
<i>Erinaceus europaeus</i>		adult	rechts und links	Skelett	MS 1333
<i>Erinaceus europaeus</i>		neonat 48 mm SSL	rechts 12 μ m, horizontal	Azan	MPI 1964/52b
<i>Nesogale dobsoni</i> (THOMAS 1918)		32 mm SSL	rechts 12 μ m, horizontal	Azan	MPI 1964/104
<i>Nesogale talazaci</i> (THOMAS 1918)		15 mm SSL	links 12 μ m, horizontal	Azan	MPI 1964/106

Tabelle I (Fortsetzung)

Art	Ge- schlecht	Grösse/ Alter	Schnitttrichtung/ Schnittdicke (Hände)	Färbung	Nr.
<i>Sorex araneus</i>		adult	rechts und links	Skelett	
<i>Crocidura russula</i> (HERMANN 1780)		adult	rechts und links	Skelett	
<i>Sciurus vulgaris</i> (LINNÉ 1758)		adult	rechts und links	Skelett	MS 1407
<i>Xerus erythropus</i> (HEMPRICH und EHRENBURG 1832)		adult	rechts und links	Skelett	MS 1404

MPI = Max-Planck-Institut; MS = Museum Senckenberg.

III. Die Anzahl der Skelettelemente in der ausgewachsenen Hand und ihre Entstehung auf dem Wege der Embryogenese

A. Die Anzahl der Skelettelemente (*Tupaia* und *Microcebus*)

Die Handwurzel der Hand von *Tupaia glis* enthält einschliesslich des Pisiforme und des zugehörigen Praepollex 9 Skelettelemente (Abb. 1, 5, 7). Die proximale Reihe der Handwurzelknochen umfasst Scapholunatum, Triquetrum und Pisiforme. In der distalen Reihe liegen Trapezium, Trapezoideum, Capitatum und Hamatum nebeneinander. Das Centrale befindet sich in einer später zu erläuternden «Zwitterstellung» zwischen den beiden Reihen der Handwurzelknochen. Der Praepollex liegt seitlich neben Scapholunatum und Trapezium. Diese Angabe bezieht sich auf das proximale Element des zweigliedrigen Praepollex, das in Rohskeletten und mazerierten Skeletten nachgewiesen werden kann. Dieser Teil des Praepollex unterliegt einer Verknöcherung (Abb. 5c), während das distale Praepollexelement auch beim adulten Tier in verknorpeltem Zustand verbleibt und darum bei der Mazeration verlorengeht. Wie aus der Horizontalschnittserie einer ausgewachsenen *Tupaia*-Hand ersichtlich ist, stellt das distale Praepollexelement einen langen Knorpelstab dar, der mit dem proximalen Praepollexglied verwachsen ist. Im Zustand der Geburtsreife sind die beiden Elemente bereits weitgehend miteinander verwachsen (Abb. 4a, 8b, 9c). Die Länge des Knorpelstabes beträgt zirka 3,5 mm. Für die Breite konnten zirka 0,25 mm und für die Höhe zirka 1,2 mm gemessen werden. Die Mittelhand wird durch 5 Metacarpalia vertreten. Die Phalangenformel lautet in Übereinstimmung mit der allgemeinen Phalangenformel der Säugetiere 2 3 3 3 3. In den Bandapparat der Articulationes metacarpophalangeae sind je 2 Sesamoidea miteinbezogen (Abb. 6). Die Articulationes interphalangeae zwischen den medialen und distalen Phalangen werden in den volaren Partien durch je 1 Sesambein ergänzt (Abb. 6a). Ferner findet sich im Bereich der Basis des Metacarpale 5 ein volar gelegenes Sesambein.

Das Handskelett von *Microcebus murinus* (Abb. 10, 17, 18) zeigt bezüglich der Zahl der Skelettelemente einige Abweichungen. In der proximalen Reihe der Handwurzelknochen befinden sich 4 Skelettelemente, da Scaphoi-

Tabelle II. Vergleichende Terminologie der Carpalelemente

Humerus	=	Humerus	Ulnare	=	Triquetrum
Radius	=	Radius und Radiale	Pisiforme	=	Pisiforme
Praepollex	=	Praepollex	Trapezium	=	Carpale 1
Ulna	=	Ulna	Trapezoideum	=	Carpale 2
Lunatum	=	Intermedium	Capitatum	=	Carpale 3
Scaphoideum	=	Centrale radiale proximale und distale	Hamatum	=	Carpale 4
Centrale	=	Centrale ulnare distale		=	Carpale 5
		Centrale ulnare proximale reduziert			reduziert

Tabelle III. Masse der Handskelette von *Tupaia glis* und *Microcebus murinus*

Art		Länge mm	Breite mm	Daumenlänge mm	Stadium
<i>Tupaia glis</i>	♂	4,1	2,9	4,8	geburtsreif
<i>Tupaia glis</i>	♂	11,0	3,8	11,5	juvenil
<i>Tupaia glis</i>	♂	11,7–12,0 11,8	4,3–5,2 4,87	12,2–12,8 12,4	adult
<i>Microcebus murinus</i>	?	2,5	1,9	1,7	SSL 34
<i>Microcebus murinus</i>	?	3,1	2,3	2,1	SSL 38
<i>Microcebus murinus</i>	?	3,5	2,9	2,5	SSL 41
<i>Microcebus murinus</i>	?	7,6–8,0 7,8	4,0–5,0 4,6	4,8–5,2 5,03 (9,8–10,1 volle Länge)	adult

deum und Lunatum bei *Microcebus murinus* nicht miteinander verschmelzen. Ferner fehlen die Sesamoidea in den distalen Interphalangealgelenken. Auch das Sesambein an der Basis des Metacarpale 5 konnte nicht nachgewiesen werden. Der Praepollex zeigt die gleiche Zweigliedrigkeit wie bei *Tupaia glis*.

Die Carpalelemente im Basipodium erfahren unter embryologischen und unter vergleichend-anatomischen Aspekten je unterschiedliche Bezeichnungen. Der Klärung der Begriffe dient Tabelle II, die sich an die Arbeiten von STEINER [1922, 1934, 1935, 1942, 1951, 1965] und SCHMIDT-EHRENBURG [1942] anlehnt.

Die in Tabelle III zusammengefassten Masse der Vorderextremitäten von *Tupaia glis* und *Microcebus murinus* wurden unter einem monoobjektiven Stereomikroskop gewonnen. Dabei wurden die von SCHULTZ [1927] gebrauchten Masse verwendet. Soweit das sinnvoll war, wurden auch die Mittellagen der Schnittserien einer Messung unterzogen. Wegen des schlechten Erhaltungszustandes der Finger an den Handskeletten und wegen der in den Schnittserien nicht fassbaren Längen der volarwärts gebeugten Phalangen wurde die Handlänge jeweils nur bis zum distalen Ende des Metacarpale von Finger 3 gemessen. Bei den Embryonalstadien von *Microcebus murinus* konnte die Daumenlänge ebenfalls nur bis zum distalen Ende des Metacarpale gemessen werden. Den Messungen an den adulten Tieren lagen jeweils 3 Exemplare zugrunde. Das Geschlecht der Exemplare von *Microcebus* war nicht bekannt. Für die Messungen wurden jeweils die linken Vorderextremitäten gewählt, da diese besser erhalten waren.

B. Die Entstehung der Skelettelemente (*Tupaia*)

STEINER [1951, 1965] hat die Hand von *Tupaia* in seine embryologischen und vergleichend-anatomischen Untersuchungen einbezogen. Dabei kommt er zu einer Bestätigung des früher [STEINER, 1934, 1935] von ihm erschlossenen Aufbaus des Urtyps der Tetrapodenextremität. STEINER unterscheidet bei der Gliedmassenentwicklung der höheren Wirbeltiere eine bestimmte Reihenfolge von Umwandlungen. Aus der Basalplatte der frühesten Anlage des Gliedmassenskeletts entsteht der Basalstrang, von dem ein erster Radius abzweigt. Nach der Ausbildung dieses «Gabelstadiums» erfolgt von proximal nach distal die Abgliederung weiterer Radien. Es handelt sich im ganzen um 6 Radien, von denen die letzten beiden nicht mehr eindeutig vom Basalstrang zu unterscheiden sind. Da in der geschilderten Anordnung des Basalstrangs und der Radien der Bauplan des Flossenskeletts devonischer Crossopterygier rekapituliert wird, spricht STEINER von der «Crossopterygierstufe» [STEINER, 1942]. Der 1. Radius führt zur Entstehung von Radiale und Praepollex, im Bereich des 2. bilden sich Intermedium, die beiden Centralia radialia, das Carpale 1 und der 1. Finger, im 3. Radius vollzieht sich die Ent-

stehung der beiden *Centralia ulnaria*, des Carpale 2 und des 2. Fingers, der 4. Radius schliesslich zieht die Bildung des Carpale 3 und des 3. Fingers nach sich. Im Bereich des Basalstrangs entstehen Humerus, Ulna, Ulnare und die Elemente des 4. und 5. Fingers. In der weiteren Entwicklung des Handskeletts kommt es zu einer «disto-proximalen Zusammenschiebung» [SCHMIDT-EHRENBERG, 1942] der Skelettelemente der Handwurzel und zu Reduktions- und Verschmelzungsprozessen, bis die artspezifische Anzahl der Handwurzelknochen erreicht ist.

SCHMIDT-EHRENBERG [1942] gelingt an einem reichen Material die Bestätigung dafür, dass die Säugetiere in den Frühstadien der Entwicklung ihres Gliedmassenskeletts wie alle Tetrapoden das «frühe Stadium der Gabelbildung» und dann auch das «Stadium der sogenannten Crossopterygierstufe» durchlaufen. Das unserer Untersuchung zugrundeliegende Material ist ontogenetisch viel später einzustufen als die genannten Frühstadien. Die serielle Anordnung der Handskelettelemente im Rahmen des Basalstrangs und der von ihm abzweigenden Radien, wie sie auf der Crossopterygierstufe beobachtet werden kann, ist durch die Zusammendrängung der Skelettelemente in der Handwurzel mehr oder weniger verwischt. Aber die Verschmelzungsprozesse der Skelettelemente untereinander sind noch nicht abgeschlossen. Die zwischen STEINER [1934, 1935, 1951] und HOLMGREN [1933, 1952] strittige Frage der phyletischen Abstammung der Tetrapoden und das damit zusammenhängende Problem des Aufbauprinzips des Extremitätenskeletts können nach dem vorliegenden Material nicht zur Entscheidung gebracht werden.

Unsere Befunde, die an relativ späten Embryonalstadien gewonnen wurden, fügen sich in die von STEINER und SCHMIDT-EHRENBERG dargestellten Ergebnisse dergestalt ein, dass sie eine ergänzende Fortführung bilden. STEINER [1965] untersucht den Carpus eines *Tupaia*-Embryos von 12 mm NSL und kann an diesem Stadium den Erweis eines 5. rudimentären Carpale erbringen. Der von STEINER untersuchte *Tupaia*-Embryo ist in seinem Carpus und Metacarpus teilweise vorknorpelig angelegt. Das Radiale, das Centrale radiale proximale und distale, das Centrale ulnare proximale und distale, das Carpale praepollicis und das Carpale 5 sind noch durch blastematische Verdichtungen vertreten. In dem von uns untersuchten 15-mm-Stadium (SSL) ist die Reduktion des 5. Carpale, das gar nicht erst zu einer vorknorpeligen Differenzierung gelangt, bereits abgeschlossen (Abb. 1a, 2a, b). Das Metacarpale 5 zeigt die für *Tupaia* typische seitliche Stellung am Hamatum. Ferner ist das Centrale ulnare proximale reduziert, und das Radiale ist in den medio-distalen Fortsatz des Radius einbezogen. Alle anderen Skelettelemente bleiben erhalten und sind nun unter Einschluss der Praepollexanlage

vorknorpelig angelegt. Radius und Ulna sowie die Metacarpaliadiaphysen eilen der Entwicklung voraus und zeigen bereits protochondrales Knorpelgewebe (Abb. 2c). Das Trapezium befindet sich gegenüber der Handwurzel in einer nach distal exponierten Lage, die es in die Reihe der Metacarpalia einrücken lässt. Die Verschmelzung der beiden radialen Centralia zum Scaphoideum ist in vollem Gange (Abb. 1a, 2b). Die Entstehung des Scaphoideum ist aber noch nicht so weit fortgeschritten, dass die beiden Centralia radialia nicht mehr als ehemals selbständige Elemente zu erkennen wären. Ebenso hat die Verschmelzung zwischen Scaphoideum und Lunatum begonnen. Im Zustand der Geburtsreife ist die Verschmelzung zwischen Lunatum und Scaphoideum abgeschlossen. Aber auch in diesem Stadium lässt die spezielle Anordnung der Knorpelzellen innerhalb des Scapholunatum die ehemals selbständigen Elemente erkennen (Abb. 3a), wie auch der Anteil des Radiale im Processus styloideus radii im Flachschnitt noch ersichtlich ist.

STEINER [1965] sieht in der exponierten Lage des Trapezium gegenüber der Handwurzel einen direkten Hinweis auf die Opponierbarkeit des Daumens. Aus der Opponierbarkeit des Daumens wie aus der Gelenkung des 5. Strahls am Basale des 4. schliesst STEINER auf das Vorhandensein von Greifhänden und auf die Ausübung arborikoler Lebensweise. Das Vorkommen der genannten beiden Eigenschaften im Handskelett der Theriodontia des Perms veranlasst STEINER zu der Vermutung, «dass in der Stammesgeschichte der Säugetiere primär die Arborikolie eine bedeutsame Rolle gespielt haben muss» [STEINER, 1965].

STEINERS Beweiskette weist schwerwiegende Mängel auf. Die Verlängerung des Trapezium nach distal und die exponierte Lage der Articulatio carpometacarpea pollicis besagen zunächst über die Opponierbarkeit des Daumens relativ wenig. Diese Lagesituation kann ebenso eine erhöhte Abduzierbarkeit des Daumens bedingen. Eine Entscheidung über den Charakter des Gelenks lässt sich aber nicht allein durch die Analyse von Flachschnitten erbringen, wie dies bei STEINER offensichtlich geschieht, sondern vielmehr durch eine räumliche Betrachtung der vorliegenden Gelenkform, wie sie am ausgewachsenen Handskelett oder an Plattenmodellen von Embryonalstadien durchgeführt werden kann. Das Handwurzel-Mittelhand-Gelenk des Daumens von *Tupaia glis* – das wird die genaue Beschreibung der Gelenkflächen noch ergeben – ist ein ganz spezielles Scharniergelenk, das dem Daumen zwar ein auffallendes Abduktionsvermögen, aber keine Opponierbarkeit verleiht. Damit wird STEINERS Definition der Greifhand fragwürdig. STEINER hätte zudem darauf aufmerksam werden müssen, dass wirkliche Greifhände nicht immer durch eine extrem distale Position der Articulatio carpometata-