

Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere

Von

Othenio Abel

o. ö. Professor der Paläobiologie,
Vorstand des Paläobiologischen Instituts der Universität Wien

Mit 255 Abbildungen im Text



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1925

I 11076

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright 1925 by Gustav Fischer, Publisher, Jena.

O.ö. Landesmuseum
Linz a. D.
Naturhistorische Abteilung.

Vorwort.

Der Laie lernt die vorzeitlichen Wirbeltiere entweder in Gestalt von mehr oder weniger vollständigen Skelettresten in den Schau-sammlungen oder durch Rekonstruktionen aus populären Schriften und Vorträgen kennen. Die einzelnen, vielleicht für die Wissen-schaft überaus kostbaren Knochenreste vermögen ihm meist nichts oder doch nur sehr wenig zu sagen, da ihm die vergleichend-ana-tomischen Kenntnisse fehlen, die zu ihrer richtigen Beurteilung unerläßlich sind; die Rekonstruktionen, die ihm oft in sehr gewissen-loser Weise dargeboten werden, vermitteln ihm zwar einen un-mittelbaren Eindruck und eine Vorstellung von dem Aussehen des Tieres, aber es mangeln ihm die morphologischen und biologischen Grundlagen, um zu erkennen, was an einer Rekonstruktion wissen-schaftlich begründet und was eine oft nur dilettantenhafte Zutat des Künstlers ist, der die Rekonstruktion entwarf.

Durchblättert man die Populärliteratur, welche Rekonstruktionen fossiler Tiere zur Darstellung bringt, so fällt der Mangel der Er-ziehung des Lesers zur Kritik sehr bald unangenehm auf. Wer viele derartige Bücher zur Hand nimmt, wird bald einen großen Gegensatz in der Auffassung der rekonstruierten Vorzeittiere be-merken, einen Gegensatz, den sich der Laie kaum wird richtig er-klären können. Ist er kritisch veranlagt, so wird er sehr bald ge-neigt sein, alle derartigen Rekonstruktionen in Bausch und Bogen als Ausgeburten der Phantasie zu betrachten, ohne daß es ihm zum Bewußtsein kommt, wie viel mühsame wissenschaftliche Arbeit hinter einer Fossilrekonstruktion verborgen sein kann. Eine Fossil-rekonstruktion ist, wenn sie von fachwissenschaftlicher Seite stamm t, der Ausdruck des Umfanges der Kenntnisse, die ein

Forscher von dem Aussehen des von ihm untersuchten fossilen Tieres besitzt. Da uns die fossilen Tiere nur in den seltensten Fällen in so guter Erhaltung vorliegen, daß eine Rekonstruktion überflüssig erscheint, so wird jeder Forscher gezwungen sein, sich selbst eine Vorstellung von dem Aussehen des vorzeitlichen Lebewesens zu bilden. Es wird heute wohl nur mehr sehr wenige Paläontologen geben, die sich mit der systematischen Bestimmung und Katalogisierung der fossilen Reste zufrieden geben, ohne auch nur den leisesten Versuch zu machen, wenigstens für sich selbst eine Vorstellung von dem Aussehen der fossilen Tiere zu entwerfen, deren Reste ihnen zur Bestimmung und Untersuchung vorliegen.

Zu der Erscheinung, daß eine so große, vielleicht die überwiegende Zahl von Rekonstruktionen fossiler Tiere nicht von den Fachleuten selbst, sondern von Künstlern ausgeführt worden ist, die in wissenschaftlicher Hinsicht nicht entsprechend vorgebildet waren, mag der Umstand viel beigetragen haben, daß die Fähigkeit der Wiedergabe der Vorstellungen vom Aussehen des betreffenden Tieres sehr vielen Fachleuten abgeht, und die es daher vermeiden, eine in zeichnerischer Hinsicht ungelenke Darstellung zu veröffentlichen. Vielfach mangelt aber auch nicht nur die rein technische Fähigkeit zur Wiedergabe einer solchen Vorstellung, sondern diese selbst ist oft nicht genügend durchdacht, um zu einem Gesamtbilde abgeschlossen werden zu können. So sind es also verschiedene Umstände, die dazu beitragen und beigetragen haben, daß nur ein verhältnismäßig kleiner Kreis von Fachleuten sich bemüht hat, die durch mühsame wissenschaftliche Arbeit gewonnenen Anschauungen von dem Lebensbilde eines fossilen Tieres sowohl den Fachkreisen wie den Kreisen des großen Publikums zu erschließen.

Nichts kann für die Vertiefung und Ausbreitung unserer Kenntnisse von dem Lebensbilde vorzeitlicher Tiere förderlicher sein als die geschichtliche Darstellung der Entwicklung unserer Vorstellungen von dem Aussehen der Tiere aus vergangenen Zeiten der Erdgeschichte. Eine solche Darstellung hat die Aufgabe, die Schritt für Schritt vorschreitenden Erkenntnisse auf diesem Gebiete der Paläozoologie zu zeigen. Wer diese Entwicklung unserer Vorstellungen von der Körperhaltung, dem Aussehen und der Lebensweise der Flugsaurier verfolgt oder wer die zeitlich aufeinanderfolgenden Rekonstruktionsbilder des Mammuts, der Mastodonten, der Dinosaurier, der Ichthyosaurier usw. miteinander vergleicht, wird sehr bald erkennen, daß

die Verschiedenheiten in der Darstellung nicht auf eine Vervollkommnung der künstlerischen Technik, sondern auf eine Vertiefung und Ausdehnung unserer Kenntnisse von diesen Tieren der Vorzeit zurückzuführen sind.

Seit vielen Jahren mit Rekonstruktionsversuchen fossiler Tiere beschäftigt, will ich im folgenden den Versuch unternehmen, die Entwicklung unserer Vorstellungen von dem Aussehen der vorzeitlichen Wirbeltiere, also die Geschichte der Entwicklung der Fossilrekonstruktionen, einem weiteren Kreise zu erschließen. Vielleicht wird dadurch das Bewußtsein dafür geweckt werden, daß die Rekonstruktion eines fossilen Tieres nicht nur ein Hirngespinnst ist, bestimmt, in populärer Form durch Wort und Schrift eine phantastische Vorstellung von dem Lebensbilde der fossilen Lebewesen zu erwecken, sondern daß die Rekonstruktion eines fossilen Tieres einen wesentlichen Bestandteil der wissenschaftlichen Erforschung desselben bildet, die sich ja nicht allein auf die systematische und chronologische Bestimmung der fossilen Überreste zu beschränken hat. Durch die Vertiefung und den Ausbau der Paläobiologie, die sich die Erforschung der Beziehungen der vorzeitlichen Tiere zu ihrer Umgebung zur Aufgabe gemacht hat, und die darauf abzielt, die Kenntnis des Tierlebens der Vorzeit auf analytischem Wege zu erschließen, ist auch die Frage des Ausbaues der wissenschaftlichen Rekonstruktion wesentlich gefördert worden. Vielleicht trägt diese Schrift dazu bei, die in weiten Kreisen verbreiteten Vorstellungen von dem Aussehen einzelner fossiler Tiere, die sich oft nicht allzuweit von den Vorstellungen entfernen, die unsere Vorfahren von Drachen, Riesen und Lindwürmern hatten, zu zerstören, und die Erkenntnis von dem Gegensatze einer dilettantenhaften und einer wissenschaftlichen Beurteilung der vorzeitlichen Tiere zu fördern.

Die vorliegende Schrift ist schon vor mehreren Jahren, noch während des Weltkrieges, abgeschlossen worden; die während und nach dieser Zeit einsetzenden Schwierigkeiten haben ihre Herausgabe verzögert. Der rasche Fortschritt und der rastlose Ausbau der Paläontologie machte zahlreiche Ergänzungen nötig, so daß die einzelnen Abschnitte nunmehr auf eine dem gegenwärtigen Stande der Forschung entsprechende Stufe gebracht erscheinen.

Wien, den 1. Juli 1924.

O. Abel.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Die ersten Versuche von Fossilrekonstruktionen	I
Die Beeinflussung der Vorstellungen von Fabelwesen durch Fossil- funde	I
Die ersten Fossilrekonstruktionen auf wissenschaftlicher Grundlage	11
Die Fossilrekonstruktionen der Populärliteratur in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts	16
Neuerliche Inangriffnahme von Fossilrekonstruktionen auf wissen- schaftlicher Grundlage	18
Die Grundlagen der Rekonstruktion fossiler Tiere	22
Die morphologische Bestimmung der fossilen Reste	22
Die Ermittlung der Lebensweise der fossilen Formen	34
Die Durchführung der paläontologischen Rekon- struktion	39
Die verschiedenen Wege der rekonstruktiven Arbeit	39
Die Rekonstruktion der fehlenden Skeletteile	43
Die Reihenfolge der Rekonstruktionsarbeiten	56
Die Feststellung der Gelenkverbindung benachbarter Knochen	58
Die Rekonstruktion der Körperhaltung und der Gliedmaßenstellung	64
Die Rekonstruktion der Körperoberfläche	69
Die Rekonstruktion der Umwelt der fossilen Tiere	81
Beispiele für die Entwicklung unserer Vorstellungen vom Aussehen der fossilen Wirbeltiere	88
Pterodactylus	91
Rhamphorhynchus	117
Pteranodon	137
Die Ichthyosaurier	149
Plesiosaurus	167
Iguanodon	171
Hypsilophodon	183
Stegosaurus	191
Polacanthus	213
Triceratops	217
Brontosaurus	231

	Seite
Camarasaurus	243
Diplodocus	251
Allgemeine Grundsätze für die Rekonstruktion fossiler Proboscider	267
Mammut (<i>Elephas primigenius</i>)	274
1. Größe und Krümmung der Stoßzähne	278
2. Rückenprofil	281
3. Darstellung der Kopfhaltung	281
4. Die Nackeneinsenkung	284
5. Die Schädelgröße	284
6. Das Profil des Schädeldaches	285
7. Die Rüsseldicke	285
8. Die Schwanzlänge	285
9. Die Höhe der Beine	286
10. Der Abstand der Vorderbeine von den Hinterbeinen	286
11. Der Höhenunterschied zwischen Vorderbeinen und Hinterbeinen	286
12. Die Behaarung	288
13. Die Ohren	288
Rekonstruktion einiger Mastodontiden	298
Bunolophodon angustidens	303
1. Größenverhältnis des Schädels zum übrigen Skelett	303
Schädelprofil	305
3. Schädelhaltung	308
4. Stoßzähne	309
5. Jochbogen und Supraorbitalfortsatz	310
6. Länge der Wirbelsäule	310
7. Profil der Wirbelsäule	312
8. Stellung des Beckens	312
9. Schwanzlänge	313
10. Humeruslänge	313
11. Stellung der Gliedmaßenabschnitte zueinander	313
12. Rüssellänge	314
13. Oberlippe und Unterlippe	314
14. Ohren	314
15. Gangart	314
Bunolophodon longirostris und Bunolophodon arvensis	315
Mastodon americanus	318

Die ersten Versuche von Fossilrekonstruktionen.

Die Beeinflussung der Vorstellungen von Fabelwesen durch Fossilfunde. — Schon im frühen Altertum ist bei Erdaushebungen oder durch andere, durch Bergstürze, Überschwemmungen u. dgl. entstandene Aufschlüsse und Bloßlegungen fossiler Wirbeltierreste in den Gesteinen die Aufmerksamkeit unserer Vorfahren auf solche Funde gelenkt worden¹⁾. Bei dem Tiefstande der Naturwissenschaften während des ganzen Altertums, des Mittelalters und der neueren Zeit bis in das 18. Jahrhundert hinein wußte man jedoch mit diesen Resten, die mitunter aus den Knochen gewaltiger Tiere, wie des eiszeitlichen Mammuts oder tertiärer großer Säugetiere bestanden, nichts rechtes anzufangen. Sowohl die Gelehrtenwelt als auch das einfache Volk stand diesen Funden ratlos gegenüber. Zunächst führten derartige Funde zu Vorstellungen von gewaltigen Menschen der Vorzeit, von Riesen, Titanen oder Giganten²⁾, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Sage von den einäugigen Kyklopen Siziliens, die in der Odyssee in der Schilderung des Kampfes mit dem Kyklopen Polyphem ihre dichterische Gestaltung erfuhr, auf Schädelreste von eiszeitlichen Elefanten in sizilianischen Knochenhöhlen zurückgeht, da die großen, scheinbar in der Mitte der Stirne stehenden Nasenlöcher dieser Zwergelfanten, deren lebende Verwandte dem Seefahrer der Mittelmeerländer in der homerischen Zeit unbekannt gewesen sind, zu der Vorstellung der „einäugigen“ Kyklopen geführt

1) O. Abel: Paläontologie und Paläozoologie. Kultur der Gegenwart, III. Teil, Abt. IV, 4 des Gesamtwerkes, Leipzig, B. G. Teubner, 1914, p. 303.

2) O. Abel: Die Tiere der Vorwelt. Aus Natur- und Geisteswelt, Bd. 399, B. G. Teubners Verlag, 1914. Die Reste fossiler Tiere Volksglauben und in der Sage. Die Naturwissenschaften, Berlin, Bd. VII, 1919, Heft 8, p. 114, Heft 9, p. 141. — Die vorweltlichen Tiere in Märchen, Sage und Aberglauben, in: Wissen und Wirken, Karlsruhe, 1923 Bd. VIII, mit 8 Taf. u. 16 Textfig.

hat (Fig. 1). Auch viele andere auf dem Boden Griechenlands und in anderen Gegenden des antiken Kulturkreises gemachte Funde von großen Knochen oder selbst ganzen Skeletten rief die Vorstellung von Riesen der Vorzeit hervor, Vorstellungen, die sich vom Altertum in das Mittelalter und bis in die letztvergangenen Jahrhunderte fortpflanzten und den Sagen von vorzeitlichen Riesen immer neue Nahrung boten.

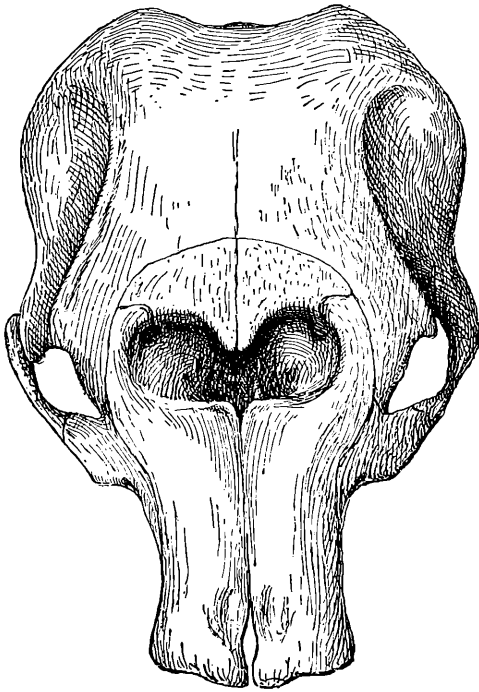


Fig. 1. Elefantenschädel, von vorne gesehen, um die auf der Stirne stehende Nasenöffnung zu zeigen. Funde fossiler Elefantenschädel in sizilianischen Knochenhöhlen haben wahrscheinlich zur Entstehung der Sage von den einäugigen Kyklopen Veranlassung gegeben. (Nach O. Abel, 1923.)

Die uralten Sagen von Drachen erfuhren schon im Altertum durch einzelne Fossilfunde da und dort scheinbar eine wiederholte Bestätigung. So ist es wahrscheinlich, daß an der Entstehung der altägyptischen Sage von den geflügelten Schlangen, von denen uns Herodot berichtet, Funde fossiler Knochen in dem stellenweise sehr fossilreichen obereozänen Kalkstein der oberen Mokattamstufe Ägyptens beteiligt sind, wie ich dies 1915 erörtert habe¹⁾. Seit dieser Zeit kehrt die Vorstellung von fliegenden Schlangen und Drachen immer häufiger wieder, sie setzt sich in das jeder unmittelbaren Beobachtung abgeneigte und auf dem

Boden der Überlieferung stehende Mittelalter fort und wird namentlich auf dem Boden Deutschlands in mannigfacher Weise ausgeschmückt, wobei Funde von fossilen Reptilien in den verschiedenen Gesteinen der mesozoischen Epoche der Erdgeschichte allem Anscheine nach in hohem Maße beteiligt gewesen sind. Die derart

1) O. Abel: Die vorzeitlichen Tiere im Volksglauben und in der Sage. Verhandlungen der k. k. Zool.-Bot. Ges. in Wien, Bd. LXV, 1915, p. 115.

immer fester wurzelnden Vorstellungen von gespenstigen Fabeltieren, wie Drachen und Lindwürmern, erfuhren da und dort eine Ausgestaltung, wenn Funde von Höhlenbärenknochen in den zahlreichen Höhlen Deutschlands und des Alpengebietes Österreichs als neue Beweise für das Vorhandensein höhlenbewohnender Drachen und Lindwürmer zu den alten Überlieferungen hinzutraten. Zahlreiche Ortsnamen wie Drachenloch, Drachenhöhle usw. legen noch heute Zeugnis dafür ab, daß es solche Knochenfunde gewesen sein müssen, die bei unseren Voreltern die Vorstellungen von solchen höhlenbewohnenden Fabelwesen immer wieder nährten und neu belebten. Noch heute ist uns der Schädel eines solchen „Lindwurms“ erhalten geblieben; dies ist der im Klagenfurter Museum aufbewahrte Schädel, der wahrscheinlich im Jahre 1335 auf der Goritschitz bei Klagenfurt in Kärnten gefunden wurde und Jahrhunderte lang an Ketten im Rathause der Stadt aufgehängt war.



Fig. 2. Schädel eines wollhaarigen Nashorns (*Coelodonta antiquitatis*), gefunden in der Nähe von Klagenfurt, der bei der Gestaltung des Lindwurmdenkmals (Fig. 3) zum Vorbilde diente. (Nach O. Abel, 1914.)

Der Botaniker Franz Unger¹⁾ erkannte zuerst die wirkliche Natur dieses Schädels (Fig. 2). Nach diesem Schädel wurde das auf dem Stadtplatze in Klagenfurt stehende Lindwurmdenkmal angefertigt, das 1590 begonnen und am 2. Juni 1636 aufgestellt wurde (Fig. 3)²⁾. Und so wie in diesem Falle sind gewiß auch viele andere

1) Fr. Unger: Naturhistorische Bemerkungen über den Lindwurm der Stadt Klagenfurt. Steiermärkische Zeitschrift, N. F., 6. Jg., Heft 1, Graz 1840, p. 75.

2) Zum „Klagenfurter Lindwurm“ seien folgende, meine letzten Mitteilungen von 1923 berichtende und ergänzende Angaben gestattet:

1. Einem Briefe von Dr. Josef Lemisch (Klagenfurt) an Ing. Franz Hafferl (Gmunden) vom 2. Mai 1912 entnehme ich, daß laut einer Information von Herrn Landesarchivar Dr. Jaksch der zum Lindwurm gestaltete Steinblock im Jahre 1590 am Kreutzberge in Kärnten gebrochen wurde; das fertige Denkmal wurde am 2. Juni 1636 aufgestellt.

2. Herr Dr. Roman Puschnig (Klagenfurt) hat die Liebenswürdigkeit gehabt, mir folgenden ausführlichen Bericht vom 21. August 1923 zu übersenden:

gelegentlich aufgefundene Schädel und Knochen vorzeitlicher Tiere von unseren Vorfahren als Überreste von Drachen und Lindwürmern angesehen und bestaunt worden.

„Wann und wo der Klagenfurter „Lindwurmschädel“ gefunden wurde, ist nicht ganz sichergestellt. Die Version von dem Funde auf der Lindwurmgrube am Zollfelde (welche diluviale Schottergrube heute noch besteht; bis zu ihr reichte das Stadtgebiet Virunums) im 16. Jahrhundert ist dokumentarisch oder in älteren Feststellungen nicht sichergestellt, obwohl sicher in der Grube Reste von Rhinoc. antiquitatis gefunden wurden. Für einen „Lindwurmschädel“ im Sinne der Sage, welche das Untier mit der Stadt Klagenfurt und ihrer Gründung verknüpft, wäre der Fundort etwas weit, ca. 10 km, von Klagenfurt entfernt. Wahrscheinlich ist der heute im Klagenfurter Museum befindliche, früher alten Rathaus auf Ketten aufgehängt gewesene „Lindwurmschädel“ derjenige, von dem Fritz Pichler in der Carinthia 1886 berichtet, daß er „um 1335 auf der Goritschitzen bei Klagenfurt“ gefunden wurde. (Nebstbei bemerkt ist die Goritschitzen eine diluviale Schotterterrasse nördlich von Klagenfurt, die Stätte, auf der das älteste Klagenfurt, in der ersten Hälfte des 13. Jahrhunderts von dem Sponheimerherzog Ulrich II. gegründet, stand; diese offenbar kleine Marktanlage wurde — vielleicht durch Brand zerstört — vom Nachfolger Ulrichs, Herzog Bernhard [1240—1250] an die heutige Stelle verlegt und wird 1279 zuerst als Stadt genannt) Auch ein alter Zettel, den ich bei unserem Schädel vorfand, nennt die Goritschitzen als Fundstätte.

Wichtiger als diese nebensächliche Einzelheit von mehr lokalem Interesse ist es aber, daß der „Lindwurm“-Schädel Fund, auch wenn er schon im 14. Jahrhundert geschah, gewiß nicht erst zur Lindwurmsage Anlaß gab. Diese Sage mußte in ihren wesentlichen Umrissen bereits viel früher, wahrscheinlich schon zur Zeit der Stadtgründung, bestanden haben, denn das noch erhaltene erste Stadtsiegel von Klagenfurt, „sigillum civitatis Chlagenvurt“ vom Jahre 1287, zeigt bereits den Stadtdrachen in der sagencharakteristischen Form, auf einem Turme stehend.

Natürlich hat dieser Lindwurm, ebenso wie der Turm, noch romanische Form und der Drache selbst gehört, geflügelt und zweifüßig, in die besonders heraldisch eine große Rolle spielende Unterart der „Greifdrachen“.

Der Klagenfurter Lindwurm, wie er heute den „Neuen Platz“ schmückt (noch vor kurzem galt es als zutreffend, ihn rein vom kunstästhetischen Standpunkt aus als unbedeutend, fast unschön zu bezeichnen, was ganz gewiß befängene Auffassung ist) ist ein letztes Glied der Klagenfurter Stadterweiterung des 16. Jahrhunderts, in Ausführung des von Kaiser Maximilian aufgestellten Bauprogrammes, welches wegen der vielen Brände die Aufstellung eines großen Brunnens mit fließendem Wasser anbefahl, entstanden. Sein Beginn fällt in die Hochzeit der Reformation in Klagenfurt, da zahlreiche deutsche, besonders schwäbische Lehrer und Gelehrte, wie Hieronymus Megiser, Urban Paumgartner u. a. an der ständischen Schule wirkten, und gewiß entsprach der Gedanke, das alte Wappentier und seinen Bekämpfer, den „Herkules“, auszuhauen, sowohl lokal-nationalen wie humanistischen Ideengängen. Von den Steinmetzen und Bildhauern, die damals nach den Feststellungen von Jaksch in Klagenfurt arbeiteten, war es wahrscheinlich Ulrich Vogelsang, der den Auftrag erhielt, aus den Chloritschiefern des nahen Kreutzbergs das Untier auszumeiseln, eine Aufgabe, die er aus dem spröden Material, unter Benützung des Lindwurmschädels als Modell, gewiß in vortrefflicher Weise gelöst hat. Vogelsang war ein wackerer Schwabe und Protestant, der 1605 starb. Dann kam auch für Klagenfurt der ganze Jammer der Gegenreformation, die Notwellen

Auch die Einhornssage, die auf eine mißverständene Deutung von rein in Profil dargestellten Bildern des Urs (*Bos primigenius*) auf altassyrisch-babylonischen Reliefs zurückgeht, die später von den Persern im Königspalaste von Persepolis nachgeahmt wurden, wo sie der griechische Leibarzt des Artaxerxes II., Ktesias, sah und beschrieb, ist durch verschiedene Fossilfunde auf dem Boden

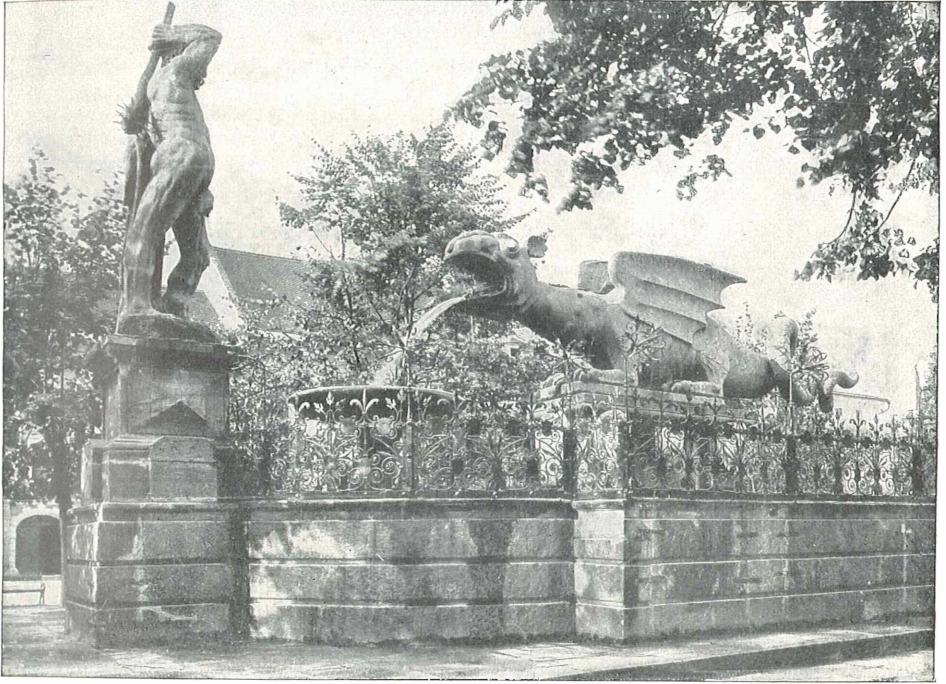


Fig. 3. Das Lindwurmdenkmal auf dem Hauptplatze von Klagenfurt, Kärnten. (Nach O. Abel, 1923.)

Deutschlands und Deutschösterreichs zu ihrer späteren Gestalt ausgebaut worden. Als man in jüngeren Bildungen aus der Eiszeit,

des 30jährigen Krieges schlugen auch in diese Gegend, und so kam es, daß die Vollendung des Denkmals, die Aufstellung des Herkules, erst über 40 Jahre später, 1636, erfolgte. Natürlich hat nicht mehr Vogelsang (der als Lindwurmbildner von mir als wahrscheinlich festgestellt wurde, eine Ansicht, die aber die zünftigen Kärntner Historiker Jaksch, Grüber angenommen haben) den Herkules geliefert, sondern, urkundlich festgestellt, Michel Höhnel, der Künstler, der den prächtigen Gurker Hochaltar, ein hohes Lied in Holz und Gold zu Ehren der siegreichen katholischen Kirche, geschaffen hat.“

namentlich im Löß, wiederholt auf große, gekrümmte Zähne stieß, dachte man nicht daran, sie für das zu halten, was sie waren, nämlich für Stoßzähne fossiler Elefanten, sondern erblickte in ihnen die Hörner des sagenhaften Einhorns, das nunmehr zu einem gewaltigen Tiere auswuchs, dessen Resten man eine besondere Heilkraft gegen Gift und Biß zuschrieb. Noch 1663 entwarf der als Erfinder der Luftpumpe berühmte Bürgermeister von Magdeburg, Otto von Guericke, eine Rekonstruktion des Einhorns auf Grund-

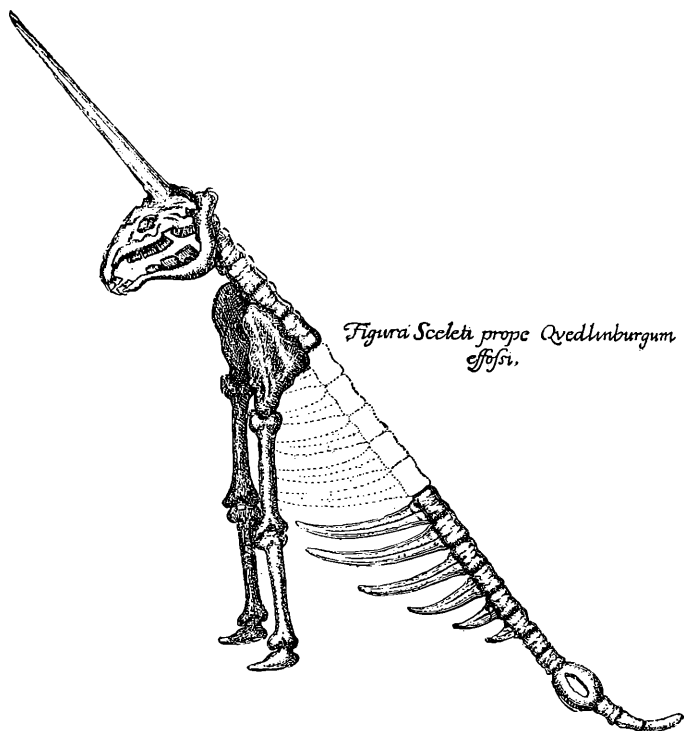


Fig. 4. Rekonstruktion des sagenhaften „Einhorns“ (die älteste bekannte Fossilrekonstruktion) nach Resten verschiedener eiszeitlicher Säugetiere, die von Otto von Guericke 1663 am Zeunickenberge bei Quedlinburg ausgegraben worden sind. Die von O. von Guericke entworfene Rekonstruktion wurde zum ersten Male in der „Protogaea“ von Leibniz (1749) veröffentlicht.

lage verschiedener Reste eines am Zeunickenberge bei Quedlinburg gefundenen Mammuts; diese Rekonstruktion (Fig. 4), welche die älteste uns erhaltene Skelettreakonstruktion eines fossilen Tieres darstellt, von der wir Kenntnis besitzen, ist in der „Protogaea“ des Philosophen Leibniz 1749 veröffentlicht worden.

Daß bei dem Ausbaue der im Volke und in der Gelehrtenwelt verbreiteten Vorstellungen von vorzeitlichen Fabelwesen, wie Einhörnern, Lindwürmern und Riesen vor allem Funde eiszeitlicher und vielleicht auch tertiärer Wirbeltierknochen beteiligt gewesen sind, haben wir an den besprochenen Beispielen zu zeigen versucht. Es scheinen aber auch fossile Reptilien an der Ausgestaltung der zahlreichen, größtenteils ein Lokalkolorit tragenden Drachensagen des Mittelalters manches beigetragen zu haben. Betrachten wir z. B. die Darstellung eines geflügelten Drachen, der von einem Ritter bekämpft wird, eine Darstellung, die sich im „Mundus subterraneus“ Athanasius Kirchners (1678) abgebildet findet (Fig. 5), so fällt uns auf, daß dem plumpen Rumpfe dieses Tieres ein sehr langer und schlanker Hals aufsitzt und daß der Rücken ein Paar lange, schmale und spitze Flügel trägt. Die Form des Körpers in Verbindung mit dem langen Halse und der Gestalt der Flügel erinnert in so hohem Grade an die Umrisse eines Plesiosaurus, daß die Vermutung kaum von der Hand zu weisen ist, daß bei dem Entwurfe dieses Drachenbildes der Fund eines Sauropterygiers beteiligt gewesen ist. Zweifellos sind ja auch schon in früheren Jahrhunderten viele derartige Funde gemacht worden, und wenn sie auch nur in sehr seltenen Fällen bis auf unsere Tage in Raritätenkabinetten, Klostersammlungen u. dgl. gerettet worden sind, da die Reste kaum sachgemäß vor dem Zerfalle und der Zertrümmerung geschützt waren, so haben sie doch jedenfalls die Aufmerksamkeit unserer Vorfahren in hohem Maße gefesselt und sind für die Ausgestaltung der Vorstellungen von dem Aussehen der Drachen und Lindwürmer gewiß nicht ohne Einfluß gewesen.

So werden wir auch in den verschiedenen Abbildungen (Fig. 6, 7) solcher Fabeltiere und „Riesen“ aus alter Zeit den ersten Versuch einer Rekonstruktion solcher Reste erblicken dürfen, die sich jedenfalls sehr weit von den Vorstellungen entfernen, die wir heute von diesen fossilen Wirbeltieren besitzen. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß die Zeit noch nicht so weit hinter uns liegt, in der aus den in den Wealdenbildungen Englands ausgegrabenen Resten von Dinosauriern der Kreideformation zeichnerische und plastische Darstellungen entworfen wurden, die sich nicht sehr von der Auffassung entfernen, die der Bildhauer des Klagenfurter Lindwurms 1590 in dem Steinbilde dieses Tieres verkörpert hat. Auch die Rekonstruktion des Flugsauriers Rhamphorhynchus, die Riou 1866 entwarf (Fig. 8) und die in viel späterer Zeit noch

in populären Büchern immer wieder abgedruckt, ja sogar noch 1904 als plastisches Modell von der Firma „Etruria“ in Seegerhall bei Frankfurt a. M. in den Handel gebracht wurde, ist als ein

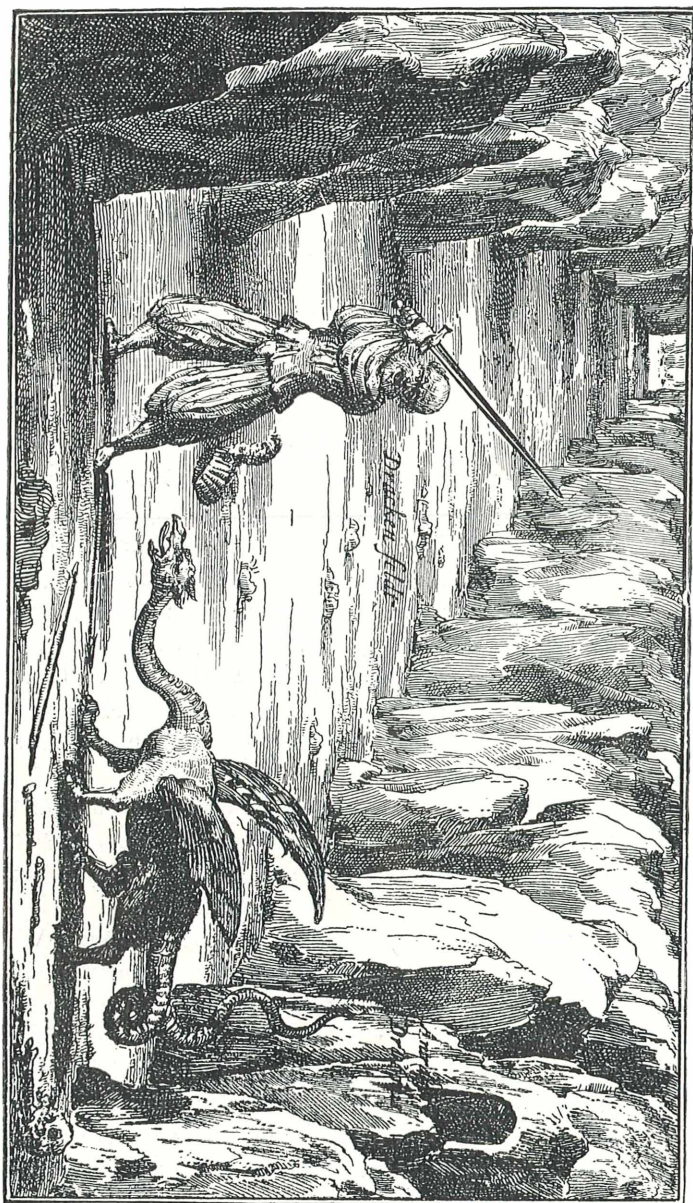


Fig. 5. Der Kampf Winkelrieds mit dem Drachen beim Dorfe Wyler in der Schweiz.
(Nach Athanasius Kircher, 1678.)

würdiges Seitenstück der mittelalterlichen Drachenrekonstruktionen zu betrachten (Fig. 9).

Es darf als ein Zeichen außerordentlichen Tiefstandes der Vor-

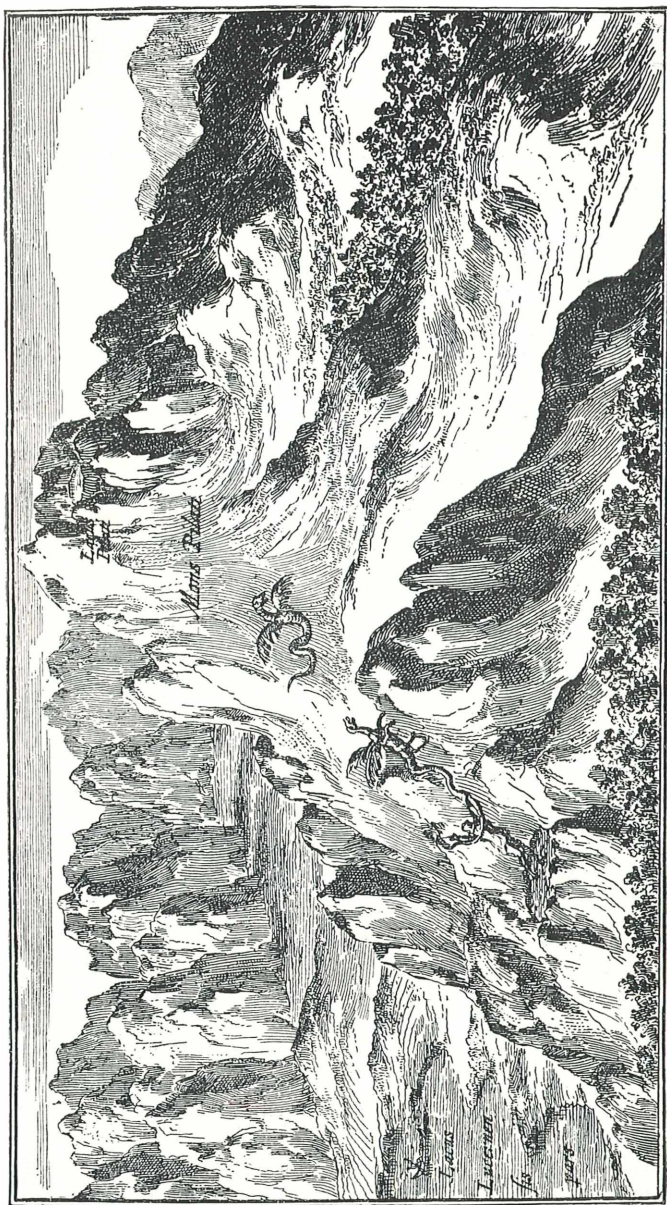


Fig. 6. Die „fliegenden Drachen“ am Pilatus in der Schweiz. (Nach A. Kircher, 1678.)

stellungen von dem Lebensbilde vorzeitlicher Tiere gewertet werden, wenn diese von der „Etruria“ ausgegebenen Modelle von „Tieren der Vorwelt“ selbst von wissenschaftlicher Seite aus¹⁾ Beachtung und sogar günstige Aufnahme fanden. Noch heute stehen in vielen



Fig. 7. Riesen. Nach Athanasius Kircher (1678).

Sammlungen und Museen Deutschlands diese karikaturenhaft wirkenden Terrakottamodelle, total verfehlt in den anatomischen

1) E. Schütze: Tiere der Vorwelt in rekonstruierten Modellen. „Kosmos“, Handweiser für Naturfreunde, Bd. IV, 1907, Stuttgart, 11. Heft. Der Verfasser spricht davon, daß der Künstler seine „Aufgabe befriedigend gelöst“ hat, daß die Modelle als „gelungen“ zu betrachten sind und daß sie wohl geeignet sein dürften, „dem Laien ein gutes Bild dieser längst ausgestorbenen Tiere zu geben“. Wenn Herr Oberlehrer Dr. F. Meinecke in Stendal anlässlich der Ausgabe der zweiten Serie von „Etruria“-Modellen in einem Geleitworte

Verhältnissen, und meist mit gänzlich falschen Größenangaben, ganz abgesehen von der falschen biologischen Auffassung der betreffenden Formen, die schon 1904 nicht in dieser Weise hätte vertreten werden dürfen. So bezeichnen diese „Etruria“-Modelle einen für die geschichtliche Entwicklung der Fossilrekonstruktionen recht beachtenswerten Zustand, in dem sich die Anschauungen weiter Kreise über diese Fragen noch vor 20 Jahren befanden.

Die ersten Fossilrekonstruktionen auf wissenschaftlicher Grundlage. — Die ersten Rekonstruktionen fossiler Tiere auf wissenschaftlicher Grundlage werden in der Regel Cuvier zugeschrieben. Dies ist nicht richtig, da schon verschiedene Naturforscher vor Cuvier den Versuch unternommen hatten, entweder ein einzelnes Skelett nach dem Vorbilde von Gerippen re-

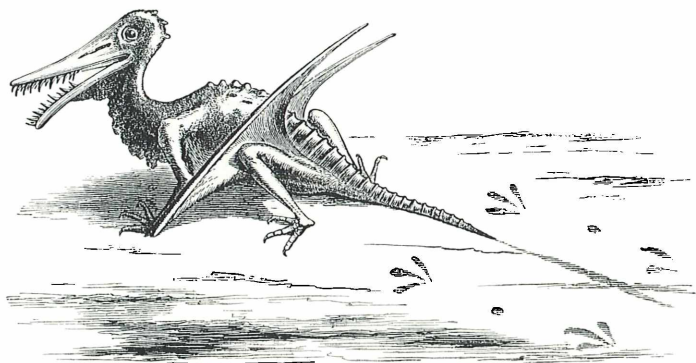


Fig. 8. Rekonstruktion des Lebensbildes von Rhamphorhynchus, einem Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer (oberster Jura) Bayerns, entworfen von Riou. (Nach L. Figuier, 1866.)

zenter Tiere für den Zweck ihrer Schaustellung in Museen zu montieren oder ein solches Skelett aus mehreren Individuen zu komponieren und derart im Beschauer den Eindruck zu erwecken, daß es sich in dem aufgestellten Objekte um das Skelett eines einzigen Individuums handle.

erklärte, daß sie „auf Grund der neuesten Forschungen“ entworfen und „wissenschaftlich einwandfrei“ seien, und wenn er sie zur Aufstellung in geologisch-paläontologischen Museen „und ganz besonders für den Unterricht an Schulen und Universitäten“ empfiehlt, so darf in diesem Falle Fachunkennntnis als Entschuldigung gelten. Meiner Ansicht über eine derartige Popularisierung der Paläozoologie habe ich bereits an anderer Stelle scharfen Ausdruck verliehen. (Über die Verwertung von Fossilrekonstruktionen im naturwissenschaftlichen Unterricht. — „Aus der Natur“, Zeitschr. f. d. naturwiss. u. naturkundl. Unterricht, Leipzig 1918, p. 20 ff.)

Zu den berühmten Skeletten fossiler Wirbeltiere, die zu Anfang des neunzehnten Jahrhunderts in Museen zur Schau gestellt waren, gehörte das Skelett des „Riesenfaultiers“, das den Namen *Megatherium* erhielt. Zur Zeit, da der Spanier Joseph Garriga seine Mitteilung über dieses große fossile Säugetier veröffentlichte, das die Aufmerksamkeit der wissenschaftlichen Kreise in hohem Maße fesselte, waren bereits drei Skelette bzw. die Reste dreier Individuen dieses Tieres nach Spanien gelangt. Das erste, das im September 1789 nach Madrid gelangte, wurde in der Nähe von Buenos Aires im Pampaslehm gefunden; es wurde von Jean Baptiste Bru aufgestellt und ist dasjenige Skelett, das später von Pander und d'Alton gelegentlich ihrer Reise nach Spanien 1818 genauer

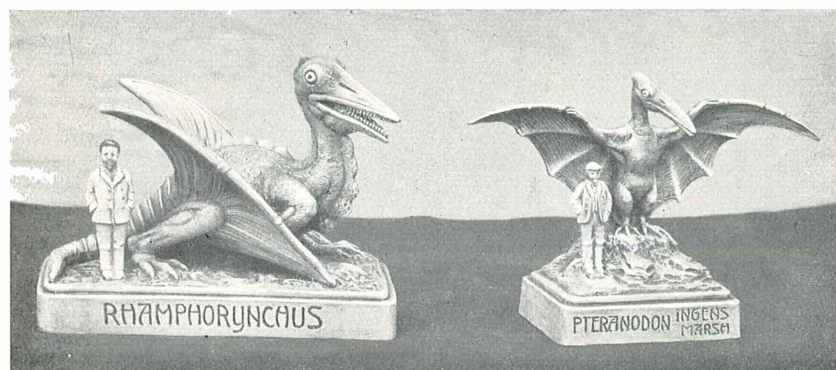


Fig. 9. Rekonstruktion zweier Flugsaurier (links: *Rhamphorhynchus*, vgl. Fig. 8, rechts: *Pteranodon*) in vollständig verfehlten Größenverhältnissen und dilettantenhafter Auffassung. Entworfen und in den Handel gebracht von der Firma „Etruria“. (Nach einer Photographie der beiden Modelle.)

untersucht und 1821 abgebildet wurde. Diese Abbildung hat Cuvier in die zweite Auflage seiner „Recherches sur les Ossements fossiles“ (1824) aufgenommen (Fig. 10). Mit Ausnahme des fehlenden Schwanzes ist dieses Skelett ziemlich vollständig, und es liegt somit hier eigentlich keine Rekonstruktion, sondern nur eine Montierung von den zu einem Skelette gehörenden Knochen vor, ebenso wie es sich auch bei dem im Torfmoore bei Hasleben im Frühjahr 1821 aufgefundenen und zur Zeit Goethes im Museum zu Jena wieder aufgebauten, fast vollständigen Skelette eines Auerochsen (*Bos primigenius*) nicht eigentlich um eine Rekonstruktion, sondern nur um die Montage eines Skeletts handelte. Das Gleiche gilt auch für das berühmte Mammutskelett

des Petersburger Museums, das 1799 im sibirischen Landeise an der Lenamündung entdeckt worden war.

Die ersten Rekonstruktionen von Lebensbildern fossiler Wirbeltiere auf streng wissenschaftlicher Grundlage hat Cuvier bei verschiedenen Huftieren aus den obereozänen Gipsen des Montmartre in Paris durchgeführt. Zuerst hat Cuvier eine für seine Zeit überraschend genaue und richtige Rekonstruktion der Skelette von *Palaeotherium* (Fig. 11), *Anoplotherium* (Fig. 12) und *Xiphodon*

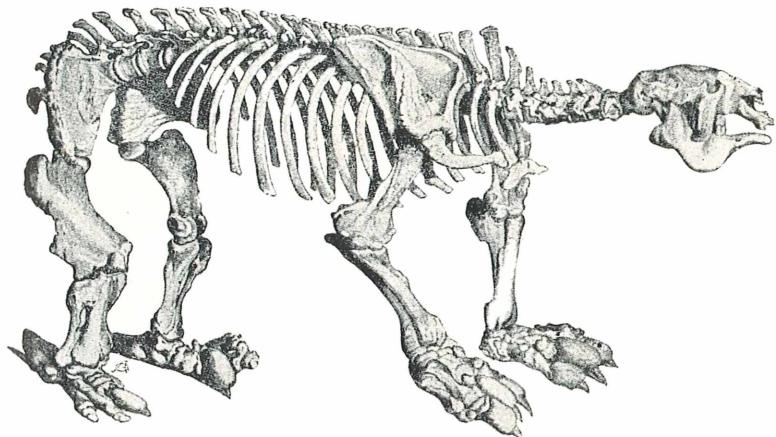


Fig. 10. Skelett von *Megatherium americanum* aus dem Plistozön (Pampaslehm) Südamerikas. Der starke Schwanz des Tieres war zur Zeit, da Cuvier diese Rekonstruktion veröffentlichte, noch unbekannt. (Nach G. Cuvier, 1823.)

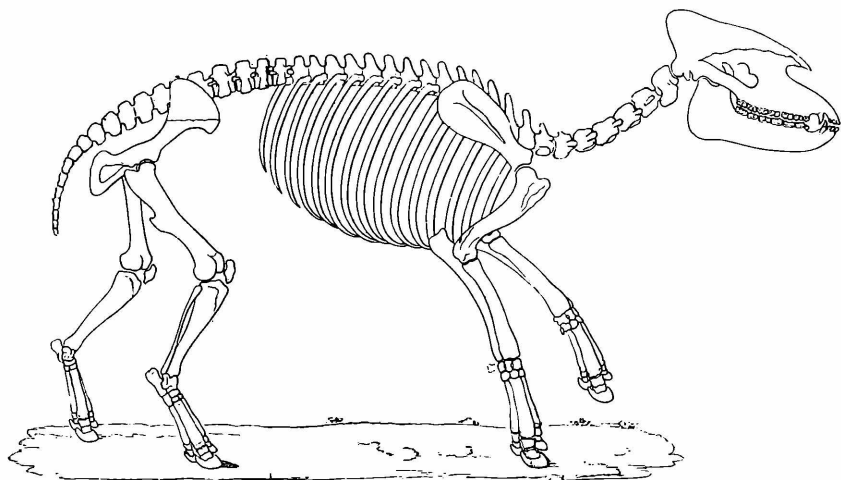


Fig. 11. Skelettrekonstruktion von *Palaeotherium magnum* Cuvier. Zeichnung von Laurillard. Verkleinerte Wiedergabe des Originals. (Nach G. Cuvier, 1822.)

(Fig. 13) durchgeführt und zum ersten Male versucht, Umrißbilder der lebenden Tiere zu rekonstruieren. Damit waren der wissenschaftlichen Rekonstruktion die Wege gewiesen; Cuvier hat gezeigt, daß es die Aufgabe des Paläontologen sei, nicht bei der Rekonstruktion des Skelettes eines fossilen Wirbeltieres stehen zu bleiben, sondern auch den Versuch zu machen, die aus dem sorg-

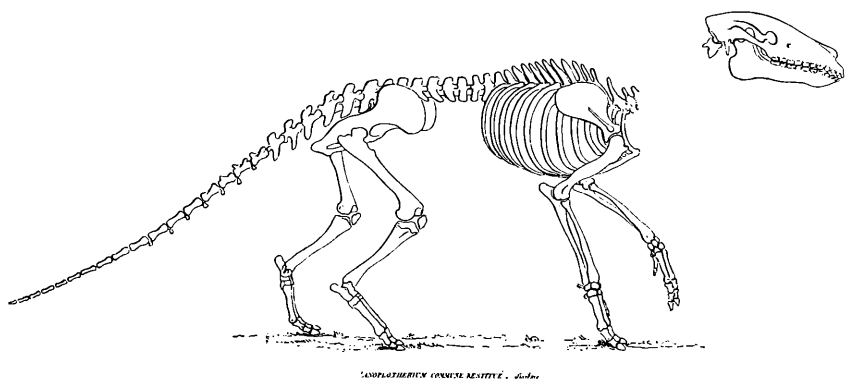


Fig. 12. Skelettrekonstruktion von *Anoplotherium commune* Cuvier. Zeichnung von Laurillard. Verkleinerte Wiedergabe des Originals. (Nach G. Cuvier, 1822.)

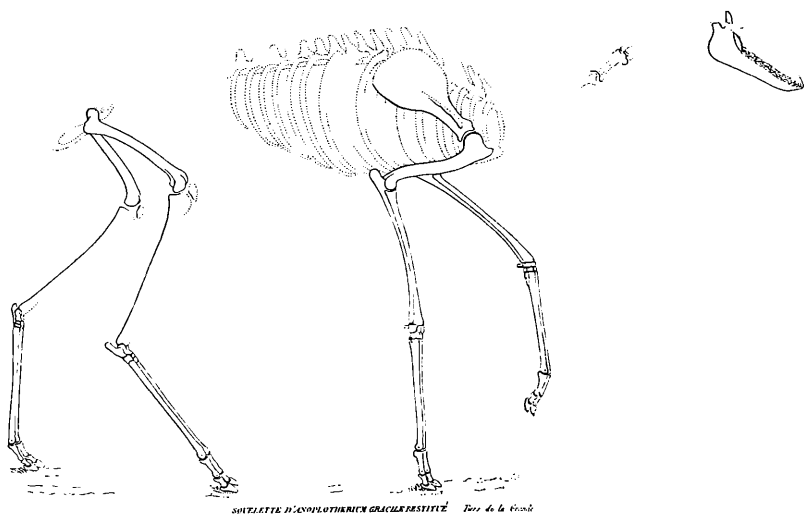


Fig. 13. Skelettrekonstruktion von *Xiphodon gracile* Cuvier. Zeichnung von Laurillard. Verkleinerte Wiedergabe des Originals. (Nach G. Cuvier, 1822.)

fältigen Studium des Skelettes gewonnenen Anschauungen von dem Aussehen des lebenden Tieres wenigstens in Form einer Umrißskizze zur Darstellung zu bringen (Fig. 14).

Die Schwierigkeiten einer solchen Rekonstruktion sind freilich, wenigstens nach unseren heutigen Kenntnissen, nicht allzu große, solange es sich um Säugetiere handelt, für deren Rekonstruktion wir ja unter den lebenden Arten eine so große Zahl von Vergleichstypen besitzen, daß wir imstande sind, durch Analogieschlüsse viele Fragen rekonstruktiver Natur zu lösen. Ganz anders liegt jedoch der Fall, wenn es sich um Formen handelt, die in der Gegenwart

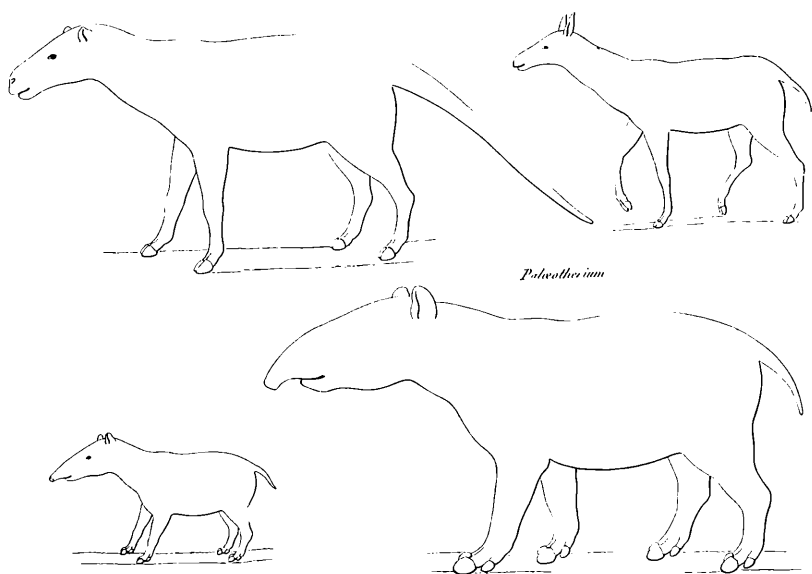


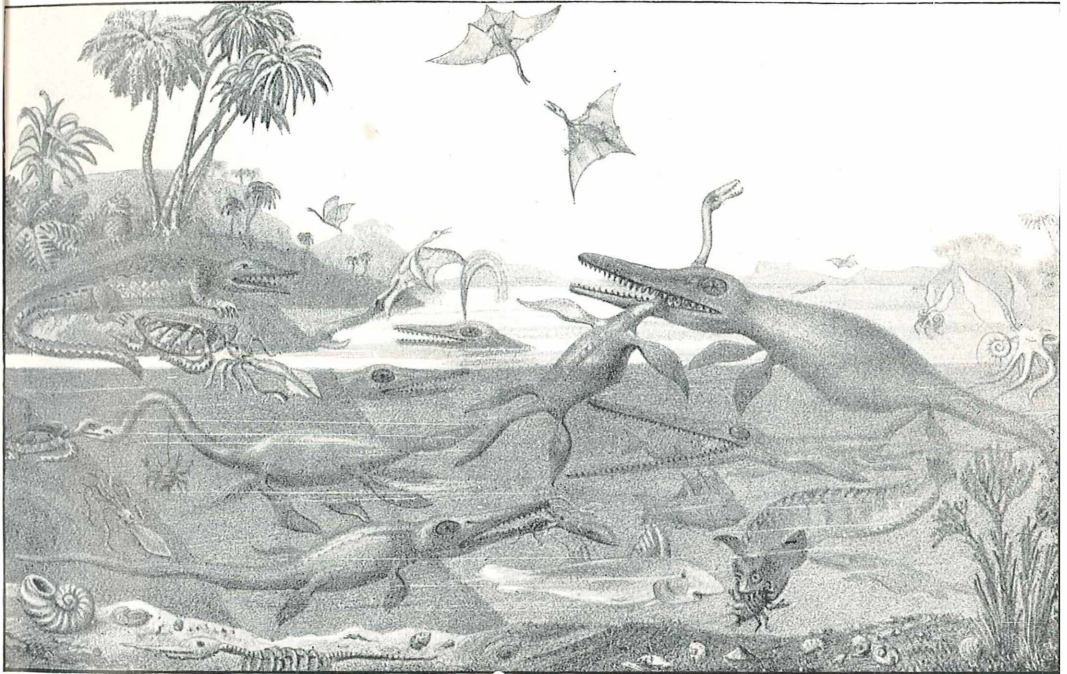
Fig. 14. Rekonstruktion der Lebensbilder von *Anoplotherium commune*, *Anoplotherium* (*Xiphodon*) *gracile*, *Palaeotherium minus* und *Palaeotherium magnum*. Zeichnung von Laurillard. (Nach G. Cuvier, 1822.)

durch keine unmittelbar in Vergleich zu ziehenden Formen vertreten erscheinen und wir allein darauf angewiesen sind, uns aus den allgemeinen Körperformen ein Bild von dem Aussehen des fossilen Tieres zu entwerfen. Heute wissen wir freilich, daß sich die meisten Ichthyosaurier so sehr in ihrem Anpassungstypus an die Delphine anschließen, daß wir diese in den Grundzügen als das Vorbild für eine Rekonstruktion des Lebensbildes eines Ichthyosauriers, z. B. von *Stenopterygius quadriscissus*, heranziehen dürfen; zu der Zeit jedoch, da Conybeare seine erste Rekonstruktion

von „Ichthyosaurus“ entwarf, die mit einigen Verbesserungen von Cuvier in seinen „Recherches des Ossements fossiles“ reproduziert wurde, war man noch nicht so weit im Verständnisse des Anpassungstypus von „Ichthyosaurus“ vorgedrungen, daß eine solche Rekonstruktion des Lebensbildes dieses Reptils möglich gewesen wäre. Das Gleiche gilt auch für die Rekonstruktion von Plesiosaurus, der gleichfalls zuerst von Conybeare rekonstruiert worden war. Immerhin war aber durch diese ersten Rekonstruktionsversuche mesozoischer Reptilien aus den Gruppen der Ichthyosaurier und Plesiosaurier ein sehr großer Schritt nach vorwärts getan und der Grund für den weiteren Ausbau dieser Rekonstruktionsmethode auf streng wissenschaftlicher Grundlage gelegt worden, die allerdings in der Folgezeit in ein bedenkliches Fahrwasser führte, das mehr in der Darstellung abenteuerlicher, phantastischer Tierbilder dem großen Publikum eine Vorstellung von den „Wundern der Urwelt“ sich zu geben bestrebte, als sich darauf beschränkte, auf dem Boden der exakten Forschung schrittweise vorwärts zu dringen.

Die Fossilrekonstruktionen der Populärliteratur in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. — Das in weiteren Kreisen anwachsende Interesse für die Ergebnisse der geologischen Erforschung der Erdrinde führte schon zur Zeit Cuviers zu der Herausgabe zahlreicher populärer Schriften, in denen nicht nur Fragen allgemein geologischer Natur erörtert, sondern auch Versuche unternommen wurden, die „Ungeheuer der Vorwelt“ dem Verständnisse der Leser durch „Restaurationen“ fossiler Landschaften mit den sie bevölkernden Tieren näher zu bringen. Aus dieser Zeit stammt das unseren heutigen Begriffen als Karikatur erscheinende Bild, das das Tierleben des Jurameeres darstellen sollte und das von de Labeche entworfen worden war; es ist sogar noch viel später (1846) von J. Pictet in seinem „Traité élémentaire de Paléontologie“ (Pl. XX) wieder abgedruckt worden (Fig. 15). Dann folgten die verschiedenen Bücher über „die Urwelt und ihre Wunder“ oder „The Wonders of Geology“, „The Book of the Great Sea-Dragons“, „La Terre avant de Deluge“, „Sonst und Jetzt“, „Vor der Sündfluth!“ und viele andere populäre Schriften. Mit dem Erscheinen des letztgenannten Buches, das O. Fraas 1866 veröffentlichte und das viele Abbildungen aus dem von L. Figuier 1863 verfaßten Populärbuche „La Terre avant le Deluge“ wieder zum Abdrucke brachte, fand diese Richtung ihren vorläufigen Abschluß.

Der Umstand, daß in diesen populären Schriften Lebensbilder fossiler Tiere veröffentlicht wurden, die schon im Momente ihrer Publikation einer ernsten wissenschaftlichen Kritik sehr häufig nicht standzuhalten vermochten, scheint die wissenschaftlichen Kreise dieser Zeit der Rekonstruktion fossiler Tiere auf wissenschaftlicher Grundlage entfremdet zu haben. Dazu kam aber noch der Umstand, daß in dieser Entwicklungsperiode der Paläontologie die überwiegende Mehrzahl der paläontologischen Arbeiten von Geo-



W. Löffler del.

Joh. Schmidt sculp.

Fig. 15. Das „Tierleben des Liasmeeres“. Nach De La Bèche. (Typus eines dilettantenhaften „Menageriebildes“.) (Aus F. J. Pictet, 1846.)

logen geleistet wurde, die viel zu wenig biologische Kenntnisse besaßen, um derartige Rekonstruktionen ausführen zu können. Das rein stratigraphische Interesse an den fossilen Resten stand damals so stark im Vordergrund, daß daneben das biologische Interesse an ihnen fast verschwand. Eine Ausnahme bilden die zahlreichen ausgezeichneten Abhandlungen des Kassiers des Deutschen Bundestages Hermann von Meyer (1801—1869), die viele sehr wertvolle Untersuchungen über die Lebensweise der von ihm untersuchten fossilen Wirbeltiere enthalten. Die Arbeiten der wenigen

Zoologen, die sich zu dieser Zeit der Erforschung fossiler Tiere zuwendeten, bewegten sich fast ausschließlich auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie und der Systematik und nahmen auf Fragen nach der Lebensweise und der Rekonstruktion der fossilen Formen nur in ganz unbedeutendem Ausmaße Rücksicht. Die Rekonstruktion oder „Restauration“ vorzeitlicher „Ungeheuer“ blieb also zu dieser Zeit eine Domäne der Populärschriftsteller, und daraus erklärt sich, daß erst verhältnismäßig so spät wieder der Weg aufgesucht wurde, den Cuvier mit seinen ersten auf wissenschaftlicher Grundlage stehenden und durchaus ernst zu nehmenden Fossilrekonstruktionen gewiesen hatte.

Die durch die Populärschriftsteller verbreiteten Vorstellungen von dem Lebensbilde der vorzeitlichen Lebewesen haben aber, obwohl nicht für wissenschaftliche Kreise bestimmt, doch unverkennbar ihren Einfluß auch hier ausgeübt. Daraus erklärt es sich, daß sich gewisse falsche Ansichten und Vorstellungen, die auf diese Weise weit verbreitet worden waren, auch auf die Beurteilung der fossilen Formen in Fachkreisen geltend machten und hier viel Unheil anstifteten. Bei der Besprechung der Entwicklung unserer Vorstellungen von dem Aussehen einzelner fossiler Formen werden wir Gelegenheit finden, den Spuren dieser Einflüsse nachzuforschen.

Neuerliche Inangriffnahme von Fossilrekonstruktionen auf wissenschaftlicher Grundlage. — Der große Aufschwung der Paläozoologie, der in die letzten Jahrzehnte des vergangenen Jahrhunderts fällt, hat auch zur Wiedererweckung und neuerlichen Inangriffnahme der so lange Zeit hindurch vernachlässigten Fossilrekonstruktionen auf streng wissenschaftlicher Grundlage geführt. Die unmittelbare Veranlassung dazu gaben die Entdeckungen zahlreicher merkwürdiger Reptilien in den Jura- und Kreidebildungen Nordamerikas.

Zuerst beschränkten sich die verschiedenen Forscher darauf, Skelettrekonstruktionen zu entwerfen. Aber die verschiedenen Fragen, die bei der Montierung der großen Skelette von Dinosauriern auftauchten, führten sehr bald zu Untersuchungen über die Bewegungsart, Körperhaltung, Nahrungsweise, kurz der ganzen Anpassungen an die Umwelt und damit auch zu der Frage nach dem Aussehen dieser vorzeitlichen Reptilien. Man suchte und fand die Wege zur Beantwortung dieser Probleme, und hier ist es vor allem Louis Dollo in Brüssel gewesen, der in einer Reihe meisterhafter Arbeiten die Analyse der Anpassungen verschiedener fossiler Wirbeltiere durchgeführt und auf diese Weise ermöglicht hat, die Lebensweise

der vorzeitlichen Wirbeltiere auf wissenschaftlichem Wege zu erschließen, während früher über diese Fragen meist nur schwankende Vermutungen geäußert werden konnten. Damit war auch die Grundlage für eine Rekonstruktion von Lebensbildern vorzeitlicher Tiere auf wissenschaftlicher Grundlage gegeben. Den von O. C. Marsh ausgeführten Skelettreakonstruktionen folgten bald Versuche von Vollrekonstruktionen der lebenden Tiere in ihrer wahrscheinlichen Umgebung und in den für sie bezeichnenden Stellungen. Eine Reihe von künstlerischen Rekonstruktionen ging aus

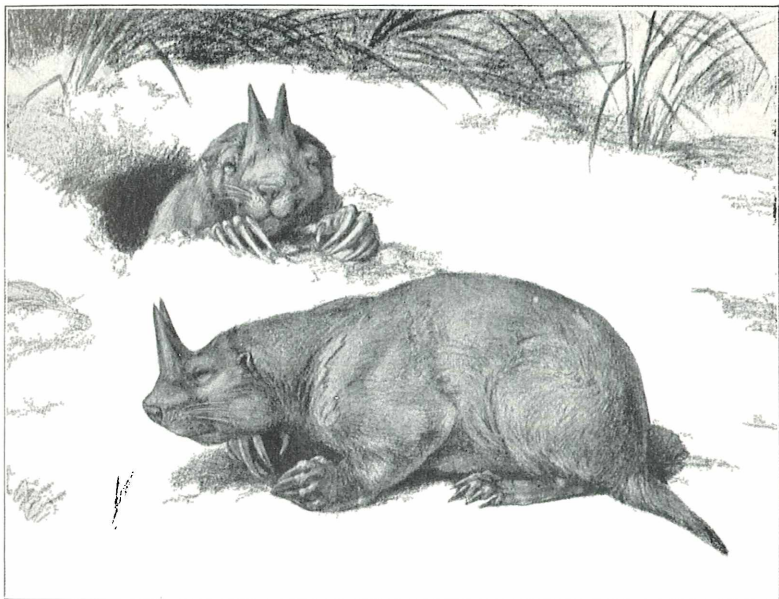


Fig. 16. Beispiel einer modernen, allen wissenschaftlichen Anforderungen entsprechenden Rekonstruktion: *Epigaulus Hatcheri*, ein gehörnter Nager aus dem Unterpliozän von Nebraska. Lebensbild, entworfen von R. Bruce Horsfall, 1913. (Nach W. B. Scott, 1913.)

der Hand von Ch. R. Knight hervor, fast alle unter der Leitung von H. F. Osborn. In geringerem Ausmaße versuchte Knight auch die Durchführung plastischer Rekonstruktionen, die seit der Mitte des vergangenen Jahrhunderts, als die phantastischen Tierbilder von Hawkins für den Garten des Krystallpalastes zu Sydenham bei London entstanden, kaum mehr versucht worden waren, wenigstens nicht von ernster Seite.

Die Fossilrekonstruktionen Knights gaben den Anstoß zu einer großen Zahl weiterer Rekonstruktionsversuche. Die streng wissenschaftlichen Kreise hielten sich nicht mehr wie in der vor-

hergehenden Zeit von den Versuchen der Rekonstruktion fossiler Wirbeltiere zurück, derartige Arbeiten den Verfassern populärer Schriften überlassend, sondern begannen, sich selbst mit diesen Problemen näher zu beschäftigen. Freilich ist eine große Zahl der Rekonstruktionen, die nach dem Vorbilde der Knightschen entstanden, nur von geringem wissenschaftlichen Werte, wenn wir von der zuweilen recht ungelungenen Darstellung infolge mangelnder

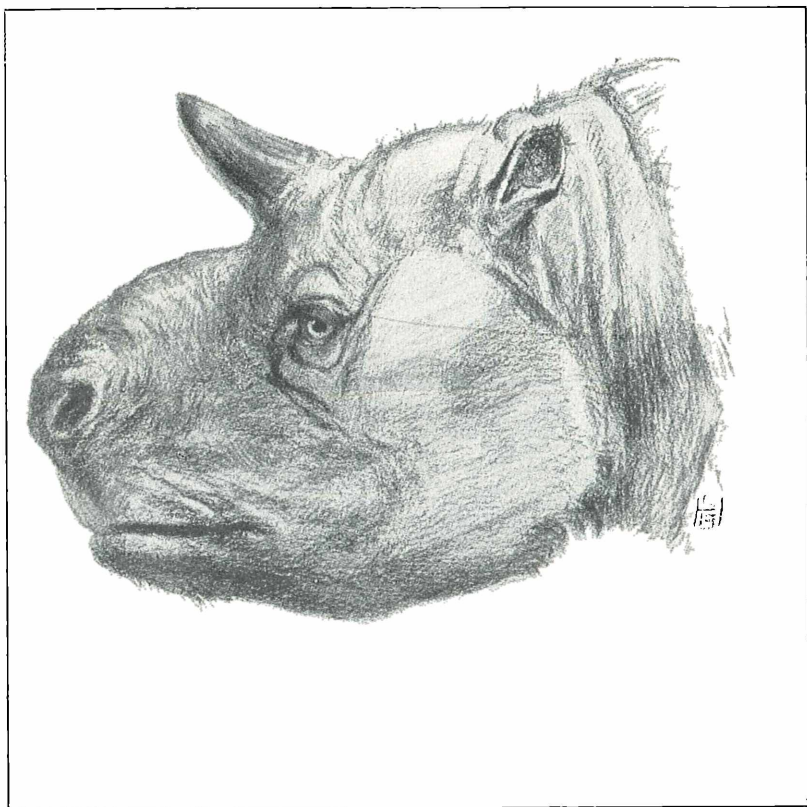


Fig. 17. Kopf eines Toxodonten (*Trigodon Gaudryi*) aus dem Pliozän des Monte Hermoso, Argentinien. — Rekonstruktion von R. Bruce Horsfall. (Nach W. B. Scott, 1913.)

zeichnerischer Fertigkeit absehen, aber immerhin ist seither die Fossilrekonstruktion als eine Aufgabe der wissenschaftlichen Paläontologie erkannt worden. Die vorzüglichen Zeichnungen und Bilder, die Bruce Horsfall zu dem 1913 erschienenen Buche von William B. Scott: "History of Land Mammals in the Western Hemisphere" entworfen hat, zeigen, welche Höhe die wissenschaft-

liche Rekonstruktion fossiler Wirbeltiere heute erreicht hat (z. B. Fig. 16, 17, 18).

Neben der zeichnerischen und malerischen Rekonstruktion fossiler Tiere ist die plastische Rekonstruktion relativ zurückgeblieben. Die Gründe dafür sind zum großen Teil in der Schwierigkeit zu suchen, die in der Wiedergabe eines von allen Seiten sichtbaren Körpers liegt, da häufig nur bestimmte Ansichten und Stellungen eines fossilen Tieres so weit ermittelt sind, daß zwar

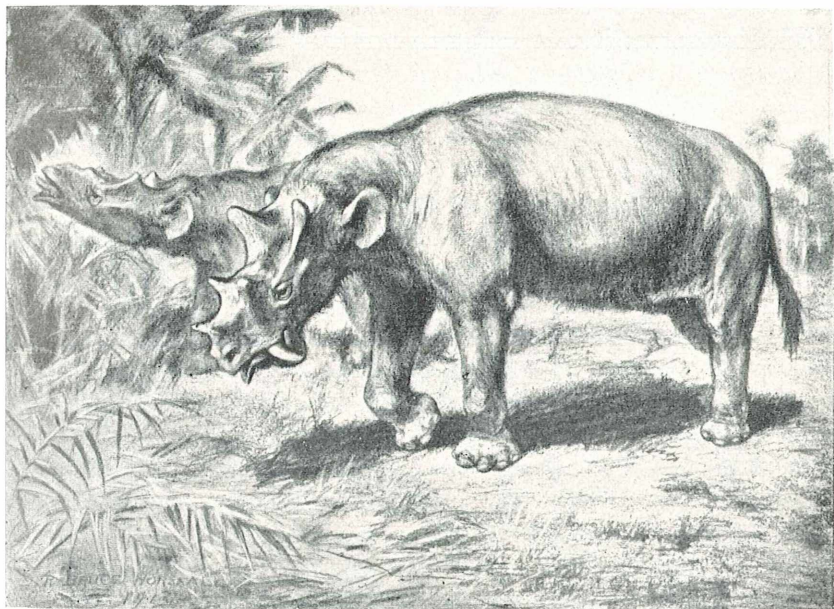


Fig. 18. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Uintatherium laticeps* Marsh, ein Amblypode aus dem Mitteleozän (Bridger Beds) von Wyoming. Bulle im Vordergrund, Kuh im Hintergrund. Rekonstruktion auf Grundlage von Originalen in den Museen der Yale und der Princeton University von R. Bruce Horsfall (1913).
(Nach W. B. Scott.)

z. B. einstweilen eine Rekonstruktion im Profil, aber noch nicht von allen Seiten möglich ist. Die verschiedenen Versuche, die F. König ausgeführt hat, beleuchten die großen Schwierigkeiten, die einer plastischen Rekonstruktion so häufig entgegenstehen. Gerade solche Versuche sind aber deswegen sehr dankbar, weil sie uns auf viele Fragen der Körperhaltung, Gliedmaßenstellung, Bewegungsart usw. aufmerksam machen können, die früher der Beachtung entgangen sind.

Die Grundlagen der Rekonstruktion fossiler Tiere.

Die morphologische Bestimmung der fossilen Reste. — Die Skelette der fossilen Wirbeltiere liegen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle in einem so stark zerstörten Zustande vor (Fig. 19), daß wir zunächst daran gehen müssen, die

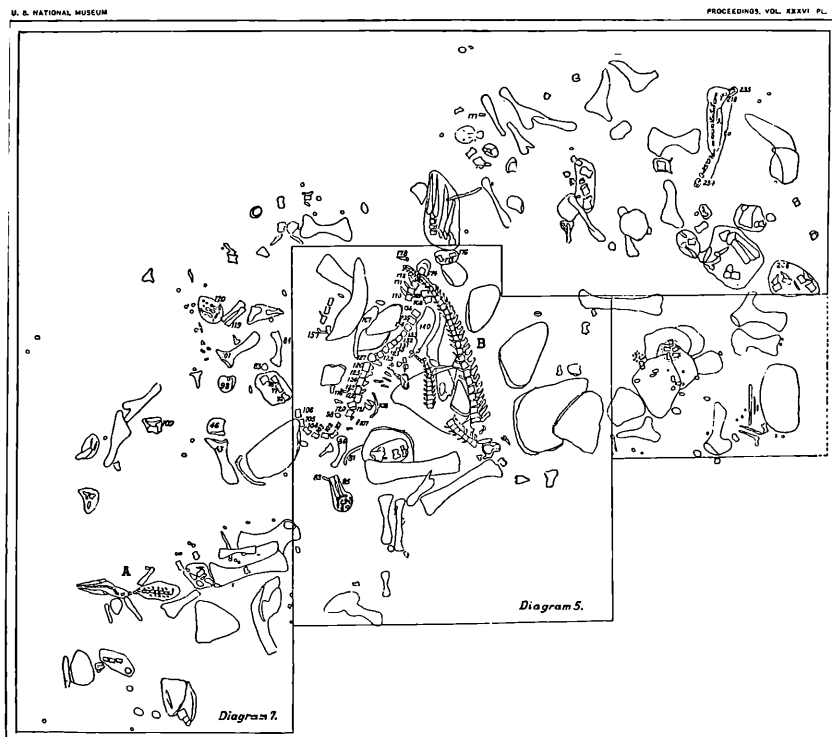


Fig. 19. Fundkarte von Dinosaurierskeletten im „Quarry 13“ bei Como in Wyoming, in den Morrison Beds (Atlantosaurus Beds), ausgegraben von Fred Brown für O. C. Marsh in den Jahren 1884—1886. — B (Diagramm 5, Mitte) zeigt die Anhäufung von Knochen eines Stegosaurus; verstreut auf der Sohle der Grube liegen die Knochen von Camptosaurus usw. (Nach Ch. W. Gilmore.)

einzelnen Skelettelemente nach ihrer Zusammengehörigkeit und ihrer Lage im Skelett zu prüfen, bevor wir auch nur daran denken dürfen, eine Rekonstruktion des betreffenden Tieres in Angriff zu nehmen.

Nur sehr selten sind die Knochen eines fossilen Skelettes in ihrem ursprünglichen, natürlichen Verbande erhalten. Das ist z. B. der Fall bei den Ichthyosauriern oder Plesiosauriern des süddeutschen Lias, so daß wir hier keine Schwierigkeiten haben, die Lage der einzelnen Wirbel, Gliedmaßenknochen usw. zu bestimmen. Anders liegt der Fall bei der Mehrzahl der Dinosaurierskelette aus den mesozoischen Ablagerungen Nordamerikas, die eine so große Zahl von merkwürdigen Reptilformen geliefert haben. Hier sind die Reste mehrerer Skelette sehr oft in wirrer Lage durcheinander geworfen, die Knochen über einen größeren Teil der Schichtflächen verstreut, und es ist sehr selten ein nahezu vollständiges Skelett anzutreffen. Hier muß zunächst eine peinlich genaue Bestimmung der einzelnen Knochen nach ihrer systematischen Zugehörigkeit vorangehen, bevor wir an die Untersuchung einer bestimmten Art herantreten können. Auch dann, wenn es gelungen ist, die einzelnen Knochen zu sondern und genau zu bestimmen, müssen wir uns davor hüten, sie etwa einem einzigen Individuum zuzuschreiben. Sehr oft sind die Reste mehrerer Tiere durcheinandergemengt. Mitunter spielt der Zufall eine große Rolle; so kann es vorkommen, daß z. B. ein fast vollständiges Skelett einer Schildkröte auf einer Gesteinsplatte bloßgelegt wird, dem der Unterkiefer fehlt, während neben dem Schädel und scheinbar zu diesem gehörig ein Unterkiefer liegt, der aber nicht dieser Schildkröte, sondern einem Fische angehört. Derartige Irrtümer sind in früherer Zeit mehrfach geschehen, und auch die neuere Paläozoologie hat einige solche Fälle aufzuweisen, in denen irrigerweise die Reste verschiedener Arten, ja selbst verschiedener Gattungen, die nebeneinander auf einer Schichtfläche angetroffen worden sind, als zu einem einzigen Individuum gehörig bezeichnet wurden.

Diese meist unvollständige Erhaltung der Tierleichen in den Gesteinen hat verschiedene Ursachen, die durch die Umstände bedingt sind, unter denen die Fossilwerdung des Tieres erfolgte. Wurde das verendete Tier sehr rasch nach seinem Tode von einer schützenden Gesteinsschichte zugedeckt, so blieben die einzelnen Teile des Skelettes in ihrer natürlichen Lage erhalten, wie dies z. B. bei den prächtig erhaltenen Tierleichen aus den Liasschiefern Schwabens der Fall zu sein pflegt. Wurde jedoch das verendete Tier an einer Stelle fossil, an der es lange Zeit dem Wogenschlag in der Brandung oder der Tätigkeit des Windes, den zerstörenden Wirkungen von Aasfressern u. dgl. ausgesetzt war, so wurden die einzelnen Teile des Körpers aus ihrem natürlichen Verbande gerissen, verschleppt

und vernichtet und es blieb oft von solchen lange Zeit den zerstörenden Faktoren ausgesetzt gewesenen Kadavern nur ein kleiner Teil des Skelettes übrig. Ebenso stark zerstört sind in der Regel die Reste von Tieren, die längere Zeit nach ihrem Tode auf der Oberfläche des Meeres trieben und hier der Verwesung verfielen. Zunächst löste sich der mit dem Schädel nur locker verbundene Unterkiefer der Reptilien und Säugetiere vom Körper ab und sank zur Tiefe; dann folgte der Schädel, einzelne Gliedmaßenteile und selbst Stücke der Wirbelsäule, und bis eine derart stark verweste Leiche an einer geschützten Stelle der Küste angeschwemmt und von einer Schicht Sand, Schlamm oder Geröll bedeckt wurde, war oft der größte Teil des Skelettes bereits vernichtet. Selbst in den lithographischen Schiefern Bayerns, die durch die prächtige Erhaltung der in ihnen eingeschlossenen Tierreste weltberühmt sind, liegen die meisten Reste fossiler Reptilien nur in einem sehr stark zerstörten Zustande vor, der uns beweist, daß sie als stark verweste Leichen in die Strandlagunen von Solnhofen, Eichstätt, Kelheim, Pappenheim usw. gelangten und hier zwar rasch von einer schützenden Gesteinsschicht zugedeckt wurden, aber eben schon vorher in einem sehr stark zerstörten Zustande waren, als ihre Fossilisation erfolgte.

Dieser meist ungünstige Erhaltungszustand der fossilen Wirbeltierskelette erfordert daher eine sehr sorgfältige Bestimmung der vorhandenen Skeletteile. Aus den Vergleichen mit anderen, besser erhaltenen Individuen derselben Art ergibt sich leicht, welche Skelettelemente einem anderen fossilen Reste fehlen, und es ist daher in solchen Fällen unschwer möglich, die morphologische Ergänzung der fehlenden Elemente durchzuführen. Auch in jenen Fällen, in denen zwar nicht Reste derselben Art, aber doch solche einer nahe verwandten Art derselben Gattung, also einer nahestehenden Form vorliegen, ist diese Rekonstruktion ohne Schwierigkeiten durchzuführen. Wenn es sich dagegen um eine Art handelt, die mit den bisher bekannten nicht näher verwandt ist, wird die morphologische Ergänzung der fehlenden Skeletteile immer schwieriger. Als zum ersten Male einzelne Zähne des *Dinotherium* entdeckt wurden, konnte man im Zweifel darüber sein, ob hier nicht Backenzähne eines mit den Tapiren näher verwandten großen Huftieres vorlägen, und in der Tat hat Cuvier Backenzähne des *Dinotherium* aus dem Tertiär Frankreichs, die schon 1715 von Réaumur und 1773 von Rozier abgebildet worden waren, mit gleichartig geformten Zähnen aus dem Tertiär Deutschlands, die zuerst von Kennedy 1785 beschrieben

wurden, zu den Tapiren gestellt und als eine Riesenart aus dieser Familie beschrieben. Im Jahre 1829 kam ein Unterkiefer von *Dinotherium* im unteren Pliozän von Eppelsheim bei Mainz zum Vorschein. Kaup stellte die abgebrochene Symphyse des Unterkiefers mit den Stoßzähnen zuerst nach oben (Fig. 20), da die nach abwärts gerichtete Stellung der unteren Stoßzähne dieses Rüssel-tieres damals in der Tat nicht vermutet werden konnte; erst als

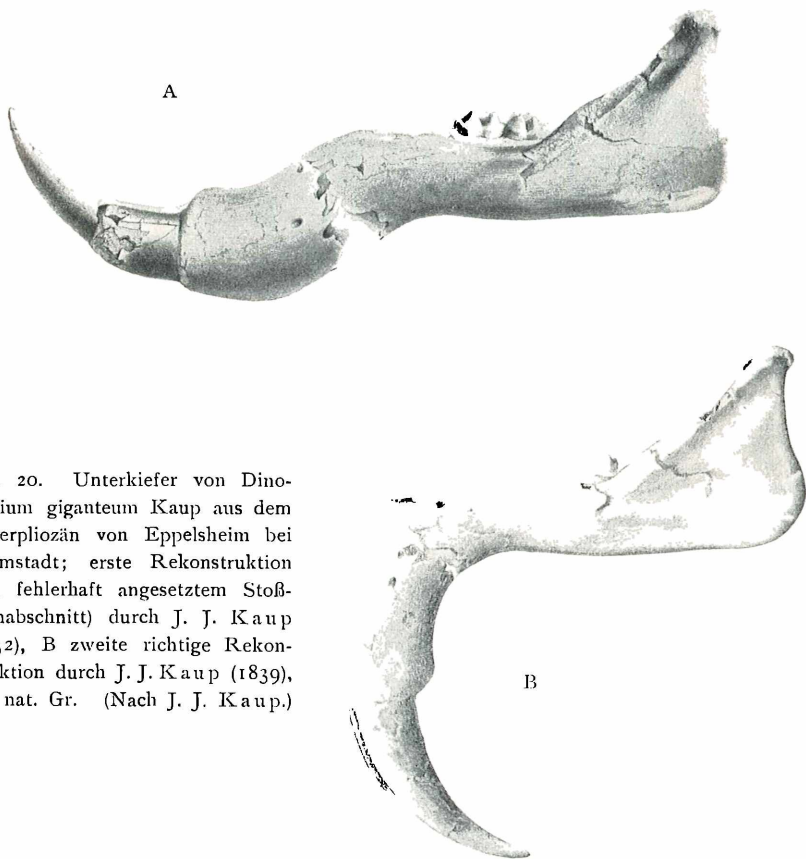


Fig. 20. Unterkiefer von *Dinotherium giganteum* Kaup aus dem Unterpliozän von Eppelsheim bei Darmstadt; erste Rekonstruktion (mit fehlerhaft angesetztem Stoßzahnabschnitt) durch J. J. Kaup (1832), B zweite richtige Rekonstruktion durch J. J. Kaup (1839), $\frac{1}{15}$ nat. Gr. (Nach J. J. Kaup.)

1835 der vollständige Schädel samt Unterkiefer (Fig. 21) zum Vorschein kam, konnte dieser Irrtum berichtigt werden. Noch immer war man aber über die systematische Stellung des Tieres und somit auch über die Frage, wie dasselbe zu rekonstruieren sei, durchaus im unklaren. Kaup hielt das Tier zuerst für eine Zwischenform zwischen Flußpferd und Tapir, und sprach später die Meinung aus, daß es im System der Säugetiere zwischen das Faultier und

Mastodon einzuschalten sei; Buckland vermutete, daß *Dinotherium* eine Lebensweise wie die Walrosse geführt haben müsse (Fig. 22), während mehrere andere Forscher für eine Dugongartige Lebensweise und für eine engere Verwandtschaft mit den Seekühen eintraten. Es hat verhältnismäßig lange gedauert (Fig. 23), bis man darüber im klaren war, daß das *Dinotherium* in die engste

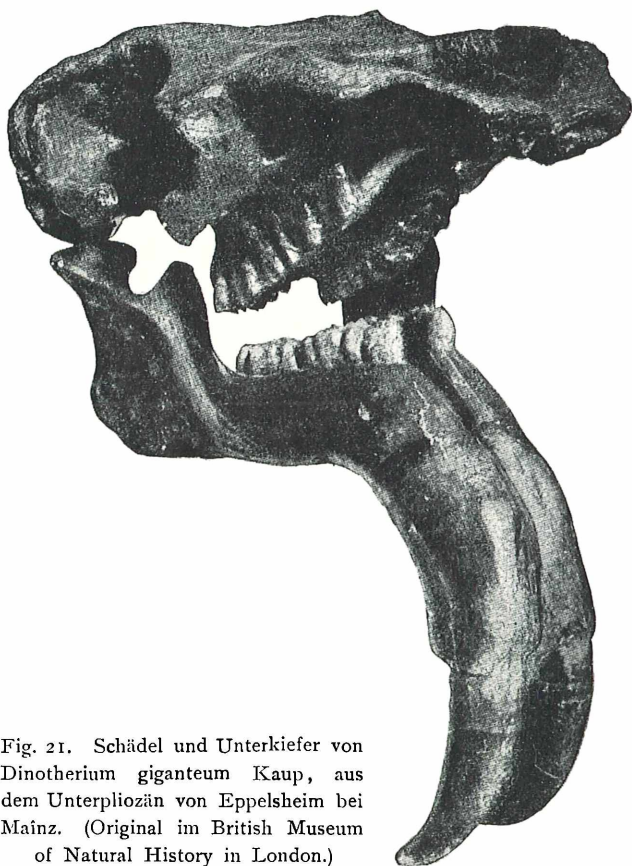


Fig. 21. Schädel und Unterkiefer von *Dinotherium giganteum* Kaup, aus dem Unterpliozän von Eppelsheim bei Mainz. (Original im British Museum of Natural History in London.)

Verwandtschaft der Elefanten gehöre und daß die fehlenden Skeletteile nach dem Vorbilde der Elefanten und Mastodonten ergänzt werden müssen. Dieses Beispiel zeigt die Schwierigkeiten, unter denen die Paläontologen bei der morphologischen Bestimmung dürftigerer fossiler Reste zu einer Zeit zu kämpfen hatten, in der die vergleichende Anatomie noch in den Kinderschuhen steckte

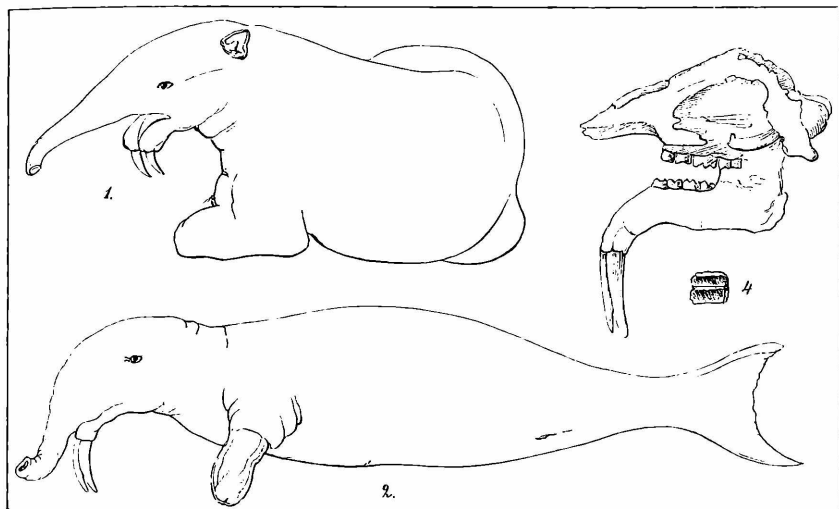


Fig. 22. Zwei Rekonstruktionsversuche von *Dinotherium giganteum* in zwei verschiedenen Auffassungen aus der Zeit, in der die Gliedmaßenknochen des Tieres noch unbekannt waren und an eine Verwandtschaft desselben mit Sirenen gedacht wurde; das obere Bild (1) bringt die Vorstellung von dem walroßartigen Habitus des Tieres zum Ausdruck, das untere Bild (2) stellt *Dinotherium* als Seekuh dar.
(Aus F. J. Pictet, 1844.)

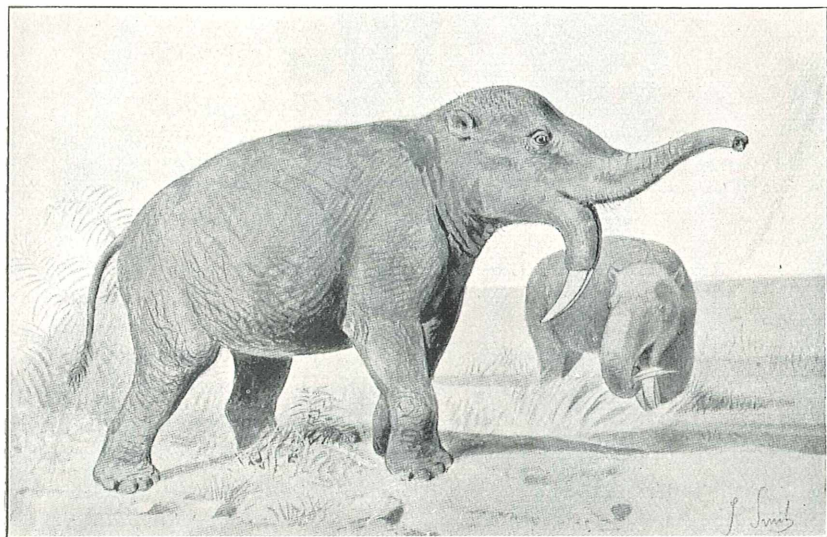


Fig. 23. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Dinotherium giganteum* Kaup von J. Smit. (Aus H. N. Hutchinson, 1910.)

und man sich von oberflächlichen Ähnlichkeiten der Skeletteile und Zahnformen täuschen ließ.

Wenn wir auch heute über die systematische Stellung von *Dinotherium* sowie über die Frage seiner allgemeinen Körperform und Lebensweise ziemlich genau unterrichtet sind, so stehen wir auch heute noch in einem analogen Falle vor ähnlichen Schwierigkeiten wie die Paläontologen in der Zeit der Entdeckung der ersten *Dinotherium*-reste. In den dem oberen Oligozän und unteren Miozän entsprechenden Schichten Patagoniens wurde der Unterkiefer eines

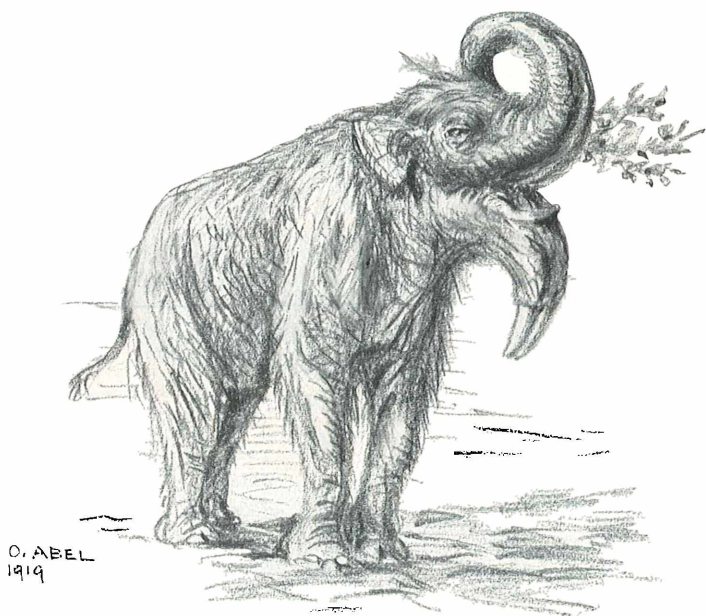


Fig. 23a. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Dinotherium giganteum* Kaup,
O. Abel (1919).

großen Säugetieres entdeckt (Fig. 24), dessen systematische Stellung längere Zeit umstritten war. Der Entdecker dieses Tieres, F. Ameghino, der es *Pyrotherium Sorondoi* genannt hatte, sprach die Ansicht aus, daß es in die Verwandtschaft der Rüsseltiere, also in die Verwandtschaft der Dinotherien zu stellen sei. M. Schlosser äußerte die Ansicht, daß hier ein Rest eines großen, mit *Diprotodon* verwandten Beuteltieres vorliege. Später kamen Reste der Gliedmaßen dieses Tieres in denselben Schichten zum Vorschein, welche A. Gaudry beschrieb; der Bau derselben erwies sich als sehr

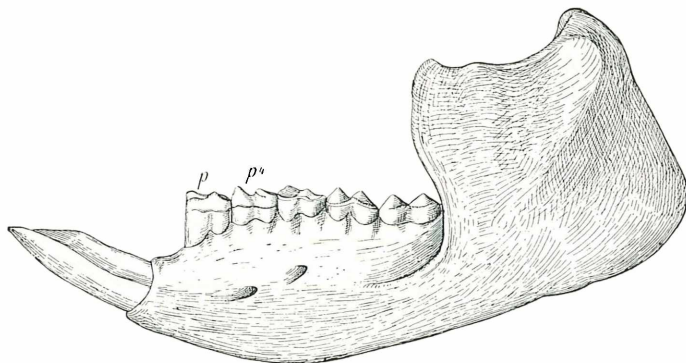


Fig. 24. Unterkiefer von *Pyrotherium Sorondoi* Amegh. aus dem Miozän Patagoniens.
 $\frac{1}{8}$ nat. Gr. (Nach F. Ameghino.)

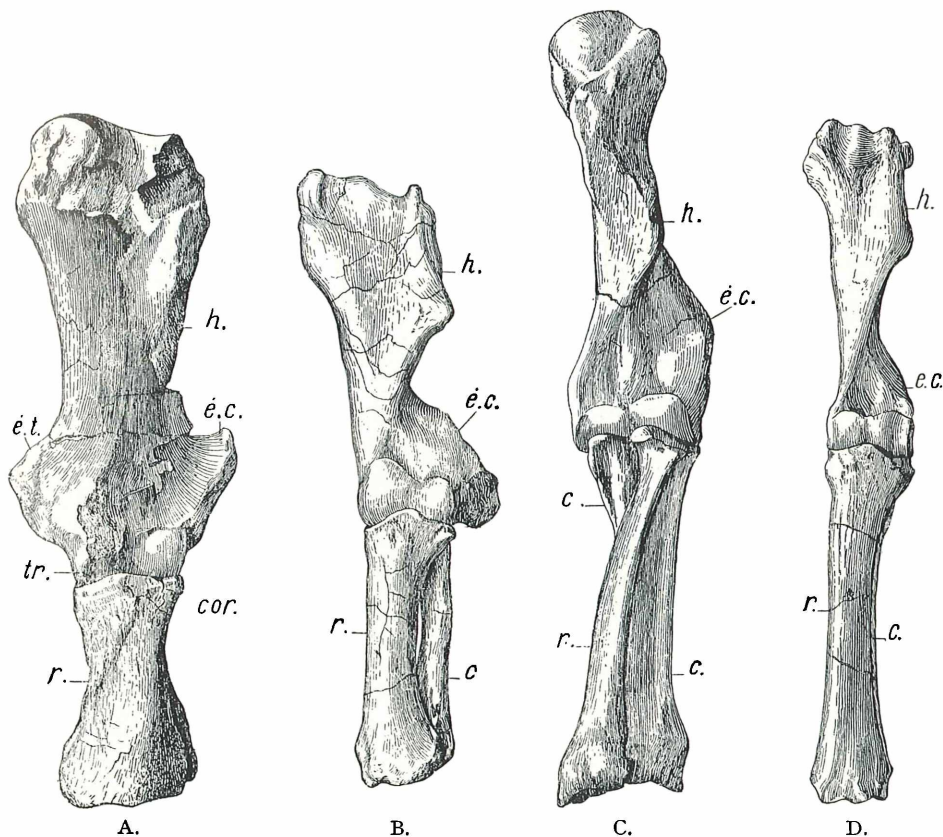


Fig. 25. Das Längenverhältnis zwischen Ober- und Unterarm bei folgenden Huftieren (linker Arm): A. *Pyrotherium Romeri*. — Untermiozän Patagoniens ($\frac{1}{8}$). B. *Rhinoceros pachygnathus*. — Unterpliozän Griechenlands (Pikermi) ($\frac{1}{8}$). C. *Bunolophodon angustidens*. — Miozän Frankreichs (Sansan). ($\frac{1}{11}$). D. *Hipparion mediterraneum*. — Unterpliozän Griechenlands (Pikermi). ($\frac{1}{6}$). (Nach A. Gaudry.)

eigenartig, da Oberarm und Unterschenkel bedeutend länger sind als Unterarm und Unterschenkel; der Oberarmknochen ist außerordentlich stark an seinem Unterende verbreitert, was auf eine un-

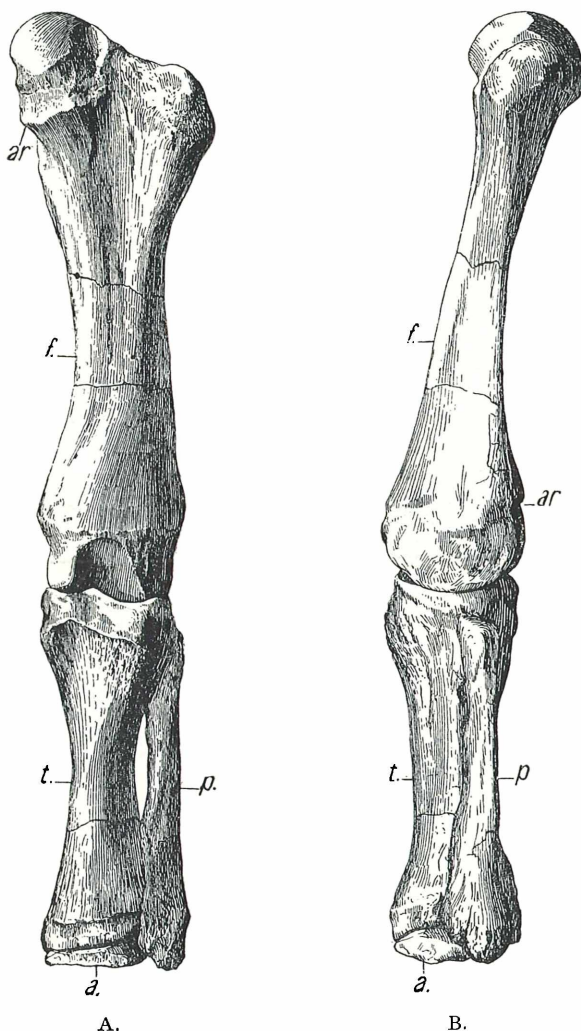


Fig. 26. Linker Hinterfuß von *Pyrotherium Romeri* aus dem Untermiozän Patagoniens. A. von vorne, B. von außen. $\frac{1}{8}$ nat. Gr. (Nach A. Gaudry.)

gewöhnlich starke Muskulatur des Armes schließen läßt (Fig. 25); das lange und schlanke Femur, das keine Spur des für die Unpaarhufer bezeichnenden dritten Trochanters trägt (Fig. 26), erinnert dagegen durchaus in Form und Verhältnissen an den Oberschenkel-

knochen der großen Rüsseltiere, sowie aller anderen ebenso gestellten großen Huftiere, wie z. B. *Arsinoitherium*, *Dinoceras* usw. Die erst vor nicht langer Zeit erfolgte Entdeckung des Schädels anlässlich der Amherst College Expedition nach Patagonien zeigt nach den Beschreibungen und Abbildungen von Loomis eine auffallende Elefantenähnlichkeit, die besonders durch die Lage der Nasenlöcher bedingt ist, welche uns zu der Rekonstruktion eines starken Rüssels berechtigen; andererseits ist der Schädel sehr niedrig. Wir sind jedoch trotz dieser Kenntnisse einstweilen nicht in der Lage, uns eine befriedigende Vorstellung von der Gesamt-

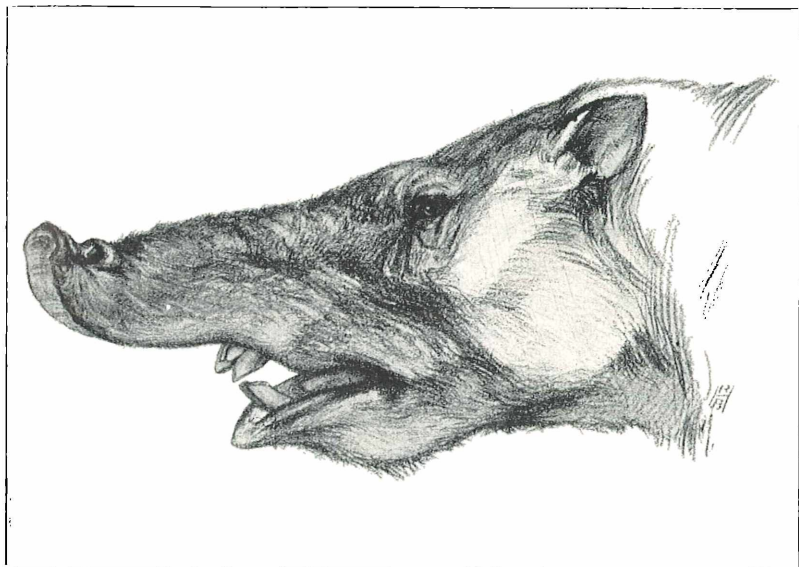


Fig. 27. Kopf von *Pyrotherium*, aus den *Pyrotherium* Beds (Oberoligozän — Unter-miozän) Patagoniens. Rekonstruktion von R. Bruce Horsfall.
(Aus W. B. Scott, 1913.)

form dieses Tieres zu machen, vor allem wegen der sehr eigentümlichen Bauart der vorderen Gliedmaßen, die wahrscheinlich nicht so steil standen, wie dies bei den Elefanten der Fall ist. In solchen Fällen erscheint es daher geboten, sich mit Teilrekonstruktionen zu begnügen, wie dies auch Bruce Horsfall getan hat, der nur die Rekonstruktion des Schädels, aber nicht die des übrigen Körpers durchführte (Fig. 27). Daß *Pyrotherium* kein Proboscidiar und kein Beuteltier war, darüber sind wir heute im klaren; es war der Vertreter einer gänzlich erloschenen und auf Südamerika be-

schränkt gewesen Huftierordnung, die als die der Pyrotheria unterschieden wird und die sich in einigen Arten von geringerer Größe bis in das untere Tertiär Patagoniens zurückverfolgen läßt, ohne daß es jedoch bis jetzt möglich gewesen wäre, den Anschluß an die primitiveren Gruppen aus der Stammgruppe der Huftiere feststellen zu können.

Daß eine ungenügende morphologische Grundlage zu schweren Irrtümern in der Rekonstruktion eines fossilen Tieres führen kann,

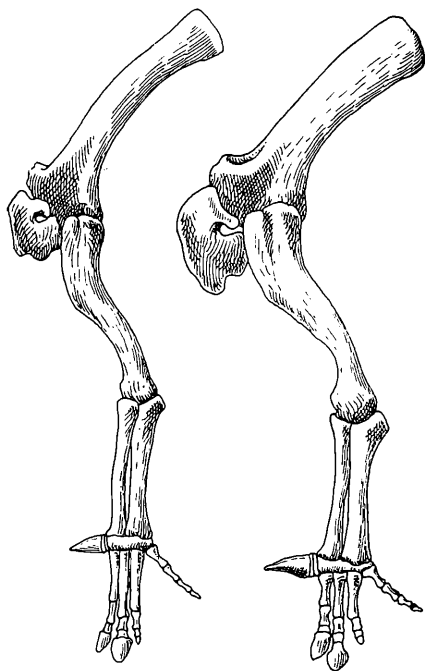


Fig. 28. Armskelett von *Iguanodon Mantelli* Owen (links) und *Iguanodon bernissartensis* Blgr. (rechts), auf gleiche Größe reduziert. Das Verhältnis von *I. Mantelli* zu *I. bernissartensis* ist etwa 7 : 10. (Vgl. Fig. 32.) (Nach L. Dollo, unwesentlich abgeändert.)

haben wir bei den ersten Rekonstruktionen von *Dinotherium* gesehen. Wir werden später noch verschiedene andere Beispiele dafür kennen lernen. So hat z. B. die ungenügende morphologische Kenntnis von *Iguanodon* dazu geführt, das Tier als vierbeiniges Ungeheuer zu rekonstruieren, dessen Nase ein mächtiges Horn trug, bis sich herausstellte, daß das für ein Nasenhorn gehaltenes Knochengebilde nichts anderes ist als der zu einem Stachel umgeformte Daumen (Fig. 28).

Das zuletzt angeführte Beispiel zeigt, daß in bestimmten Fällen selbst dann, wenn von dem Skelette eines fossilen Tieres nur einige Teile unbekannt sind, der überwiegende Teil der Skelettelemente aber bekannt ist,

die Rekonstruktion auf Schwierigkeiten stößt und mitunter schweren Fehlern ausgesetzt ist. Dies ist besonders dann der Fall, wenn es sich um die Rekonstruktion einer Form handelt, die eine isolierte Stellung einnimmt und keine engeren Verwandten besitzt, die uns bei der Rekonstruktion zum Vorbilde dienen könnten. Wenn wir dagegen Kieferreste oder andere Teile einer bisher unbekannt gewesenen fossilen Hyänenart zur Grundlage einer Rekonstruktion

machen wollen, so wird dieselbe unschwer durchzuführen sein, da wir über den Skelettbau der Hyänen so gut unterrichtet sind, daß wir die Rekonstruktion der neuen Art durchaus nach Analogie der anderen, genauer bekannten Arten aufbauen können. Freilich sind solche Rekonstruktionen immer nur als Provisorien zu betrachten, denn die Geschichte der Fossilrekonstruktionen lehrt, daß auch in Fällen, in denen wir eine solche Rekonstruktion nach Analogie einer gut bekannten und enge verwandten Form durchgeführt haben, doch in dem einen oder anderen Merkmal unerwartete Abweichungen von der verwandten Art bestehen, die bei Entdeckung weiterer Funde zum Vorschein gekommen sind. So muß man sich davor hüten, alle fossilen Plesiosaurier, wie das in früherer Zeit geschehen ist, nach dem Vorbilde des *Plesiosaurus dolichodeirus* aus dem englischen Lias oder alle Ichthyosaurier nach dem Typus des *Stenopterygius quadricissus* aus dem schwäbischen Lias zu rekonstruieren; spätere Funde von Plesiosauriern aus verschiedenen Abteilungen der Juraformation und der Kreideformation haben uns darüber belehrt, daß das Gesamtbild der Plesiosaurier ziemlich verschieden ist, und daß wir z. B. sehr kurzhalsige Typen und daneben sehr langhalsige Formen zu unterscheiden haben. Diese Feststellung ist aber erst in dem Momente möglich gewesen, in dem wir die Halswirbel der betreffenden Arten vollständig kennen gelernt hatten, da aus den anderen Merkmalen des Skelettes auf eine größere oder kleinere Länge des Halses kein sicherer Schluß gezogen werden konnte.

Trotzdem werden wir immer auch in solchen Fällen den Versuch nicht unterlassen dürfen, die Rekonstruktion einer, wenn auch einstweilen unvollständig bekannten fossilen Form durchzuführen, auf die Gefahr hin, diese Rekonstruktion bei fortschreitender Kenntnis des Skelettbaues infolge neuer Funde verbessern und abändern zu müssen. Jede Fossilrekonstruktion trägt, wie wir nie vergessen dürfen, einen hypothetischen Charakter; das der Wirklichkeit möglichst nahekommende Bild, das wir uns von einer fossilen Form entwerfen, wird naturgemäß jenes sein, das auf einer möglichst breiten und vollständigen morphologischen Grundlage aufgebaut ist, während jene Rekonstruktionen, die sich auf eine geringe Summe morphologischer Tatsachen stützen, nur einen geringeren Anspruch darauf erheben können, ein der Wirklichkeit nahekommendes Bild zu geben, namentlich dann, wenn es sich um Tiere handelt, die der heutigen Tierwelt gänzlich fremd sind, wie die Theriodontier der Permformation.

Es muß daher für jeden, der sich mit der Rekonstruktion fossiler Formen beschäftigt, die oberste Pflicht sein, sich auf das eingehendste mit den morphologischen Grundlagen für diese Rekonstruktionen vertraut zu machen. In manchen Fällen wird zwar jene Fähigkeit, die ich einmal als das „morphologische Taktgefühl“ bezeichnet habe, dem Rekonstrukteur den richtigen Weg auch dort weisen, wo die morphologischen Grundlagen fehlen, aber solche Fälle sind nicht allzu häufig, und man wird jedenfalls gut daran tun, den sicheren Boden der morphologischen Tatsachen bei den Versuchen von Fossilrekonstruktionen nicht zu verlassen.

Die Ermittlung der Lebensweise der fossilen Formen. — Von der morphologischen Untersuchung der Skelettreste eines fossilen Tieres ist noch ein weiter Schritt bis zu seiner Rekonstruktion. Die morphologische Untersuchung lehrt uns die Lage der verschiedenen, oft unzusammenhängend oder verstreut gefundenen Skelettelemente im Körper kennen, und unterrichtet uns über die Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen fossilen oder lebenden Formen. Die vergleichende Osteologie oder Morphologie ist aber nicht in der Lage, uns über die Lebenserscheinungen, wie die Körperhaltung, Bewegungsart, Aufenthaltsort, Nahrungsweise usw. mehr als ganz oberflächliche Aufschlüsse zu geben. Das war ja auch der Grund, weshalb in jener Zeit, in der die fossilen Reste außer nach ihrer chronologischen Bedeutung nur nach ihrem rein vergleichend-osteologischen Werte beurteilt wurden, unsere Kenntnisse von der Lebensweise der fossilen Tiere sich nur auf vage Vermutungen oder Andeutungen beschränkten. Erst in dem Momente, da die Ermittlung der Lebensweise der vorzeitlichen Tiere auf eine wissenschaftliche Grundlage gestellt wurde, konnte man daran denken, diese Erfahrungen auch bei den Entwürfen von Fossilrekonstruktionen heranzuziehen und auf diese Weise die früher meist nur phantastischen Lebensbilder der vorzeitlichen Tiere durch wissenschaftlich begründete zu ersetzen.

Die wissenschaftliche Grundlage dieser Forschungsrichtung, die ich 1912 als „Paläobiologie“ bezeichnet habe, ist im wesentlichen die Erkenntnis des Zusammenhanges der Körperform und der Form der einzelnen Organe des Körpers mit der Funktion, d. h. mit der Gebrauchsweise des Körpers und seiner einzelnen Teile. Die Vermutung eines solchen Zusammenhanges — von einer Erkenntnis kann man in früherer Zeit nicht sprechen — ist schon alt und sie hat z. B. bei Goethe den oft zitierten Ausdruck in

folgender Form gefunden: „Also bestimmt die Gestalt die Lebensweise des Tieres, und die Weise zu leben, sie wirkt auf alle Gestalten mächtig zurück.“ Indessen werden wir heute wohl nur mehr den zweiten Teil dieses Goetheschen Satzes als richtig anerkennen können. Nicht die Form ist es, welche die Funktion bedingt, sondern die Funktion bedingt die Form. Der Löwe ist nicht deshalb zum Raubtier geworden, weil er ein Raubgebiß besitzt, sondern er besitzt dieses, weil seine Lebensweise die eines Raubtieres ist, bzw. weil es die Lebensweise seiner Vorfahren war.

Die Erkenntnis, daß die Form von der Funktion abhängig ist, darf wohl zu einem gesicherten Besitzstande der Naturwissenschaft gerechnet werden, obwohl dann und wann Freunde metaphysischer Gedankengänge und sophistischer Spitzfindigkeiten dem ersten Teil des oben zitierten Goetheschen Satzes ein größeres Gewicht beizulegen geneigt sind als dem zweiten Teile desselben.

Der Siegeslauf der Deszendenzlehre, der anfangs unter dem Zeichen der Selektionstheorie erfolgte, war eine Zeitlang der Erkenntnis des kausalen Zusammenhanges zwischen Form und Funktion hinderlich. Während aber die zahllosen Nachbeter Darwins die Konsequenzen der Selektionstheorie übertrieben und dadurch zuweilen ins Lächerliche verzerrten, kehrte Darwin selbst allmählich zu dem Standpunkte zurück, daß die Form durch die Funktion bedingt sei, also zu demselben Standpunkte, den wir als den Kern der Lamarckschen Lehre oder des „Lamarckismus“ zu betrachten gewohnt sind, einer Theorie, die wohl am besten als die „Reaktionstheorie“ bezeichnet werden kann.

Dieser Standpunkt Darwins geht mit unzweifelhafter Deutlichkeit aus den Schlußbemerkungen in den letzten Auflagen seiner „Entstehung der Arten“ hervor:

„Ich habe jetzt die hauptsächlichsten Tatsachen und Betrachtungen wiederholt, welche mich zur festen Überzeugung geführt haben, daß die Arten während einer langen Deszendenzreihe modifiziert worden sind.

„Dies ist hauptsächlich durch die natürliche Zuchtwahl zahlreicher, nacheinander auftretender, unbedeutender günstiger Abänderungen bewirkt worden, in bedeutungsvoller Weise unterstützt durch die vererbten Wirkungen des Gebrauches und Nichtgebrauches von Teilen, und, in einer vergleichsweise bedeutungslosen Art, nämlich in bezug auf Adaptivbildungen, gleichviel ob jetzige oder frühere, durch die direkte Wirkung äußerer Bedingungen und das

unserer Unwissenheit als spontan erscheinende Auftreten von Abänderungen.

„Es scheint so, als hätte ich früher die Häufigkeit und den Wert dieser letzten Abänderungsformen unterschätzt, als solcher, die zu bleibenden Modifikationen der Struktur unabhängig von natürlicher Zuchtwahl führen.“

„Da aber meine Folgerungen neuerdings vielfach falsch dargestellt worden sind und behauptet worden ist, ich schreibe die Modifikation der Spezies ausschließlich der natürlichen Zuchtwahl zu, so sei mir die Bemerkung gestattet, daß ich in der ersten Ausgabe des Werkes, wie später, die folgenden Worte an einer hervorragenden Stelle, nämlich am Schlusse der Einleitung aussprach:

„Ich bin überzeugt, daß natürliche Zuchtwahl das hauptsächlichste, wenn auch nicht einzige Mittel zur Abänderung der Lebensformen gewesen ist.““

„Dies hat nichts genützt. Die Kraft beständiger falscher Darstellung ist zäh; die Geschichte der Wissenschaft lehrt aber, daß diese Kraft glücklicherweise nicht lange anhält.“

Es wäre nun in der Tat, seitdem diese Worte niedergeschrieben worden sind, eine genügend lange Zeitspanne verstrichen, um die Erwartung zu rechtfertigen, daß der Standpunkt Darwins in der Frage der Entstehung der Anpassungen im späteren Widerstreit der Meinungen entsprechend gewertet worden wäre. Dies ist jedoch nicht der Fall gewesen, und es ist später der „Lamarckismus“ und „Neolamarckismus“ dem „Darwinismus“ schroff entgegengestellt worden. Freilich hat Darwin, wie er selbst zugibt, der Zuchtwahl den „hauptsächlichsten“ Einfluß bei der Entstehung neuer Lebewesen zugeschrieben; wenn wir uns aber überlegen, ob denn wirklich die durch direkte Bewirkung entstandenen Anpassungen nur einen „vergleichsweise bedeutungslosen“ Teil in dem Kreise neuentstandener Lebensformen bilden, so muß dies bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse entschieden verneint werden.

Die biologische Forschung der letzten Jahrzehnte hat keinen Zweifel darüber gelassen, daß wir in den verschiedenen „Anpassungen“ der Tiere an eine bestimmte Lebensweise nicht Bildungen vor uns haben, die auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl durch das Summieren einer Unzahl von „günstigen“ Abänderungen entstanden sind, sondern daß die Anpassungen oder die Erscheinungsformen, in denen der Organismus auf die von der Außenwelt auf ihn ausgeübten Reize reagiert, als eine unmittel-

bare Reaktion auf die äußere Reizwirkung anzusehen sind. Diese Auffassung entspricht genau der älteren Formel von der „Wirkung des Gebrauches oder Nichtgebrauches der Teile“ und umgrenzt den Begriff der Anpassung dahin, daß nur jene Umformungen, die als zweifellose Reaktionen auf die Reize der Außenwelt entstanden sind, als „Anpassungen“ zusammengefaßt werden, während alle anderen Umformungen des Tierkörpers von diesem Begriffe auszuschneiden sind. So fallen z. B. Hörnerbildungen bei Huftieren nicht unbedingt in den Begriff einer „Anpassung“, da wir sehen, daß ihre Entstehung durchaus nicht an einen bestimmten, funktionellen Reiz der betreffenden Schädelregion gebunden zu sein braucht, wie das spontane und gewöhnlich als „Monstrosität“ bezeichnete Auftreten von Hörnern bei Pferden beweist. Wenn sich derartige Bildungen weiter vererben, so können sie unter Umständen in Beziehung zu der Außenwelt treten und sekundär eine bestimmte Funktion übernehmen, ohne aber in ihrer Entstehung durch die äußeren Reize der Umwelt bedingt gewesen zu sein; allerdings kann bei ihrer Steigerung die Funktion eine fördernde Rolle spielen.

Die Erkenntnis, daß die Anpassungen als Veränderungen der Organismen zu betrachten sind, welche den Reizen der Umwelt ihre Entstehung verdanken, setzt uns aber auch in die Lage, bei einer sorgfältigen Analyse der Anpassungen der lebenden Organismen die Lebensweise jener fossilen Formen, welche gleichsinnige oder analoge Anpassungen aufweisen, auf dem Wege eines Analogieschlusses zu ermitteln. Finden wir bei einer fossilen Form Flossen ausgebildet, so werden wir sie als ein Schwimmtier ansehen dürfen; finden wir eine fossile Form mit einem dorsoventral sehr stark abgeplatteten Körper, so werden wir berechtigt sein, sie als eine bodenbewohnende Type anzusprechen; begegnen wir Körperformen unter den fossilen Tieren, welche an die der lebenden Schlangen oder Aale erinnern, so werden wir über ihre Bewegungsart ebensowenig im Zweifel sein können, als wenn uns fossile Formen mit drehrunden, an die grabenden Blindwühlen gemahnenden Körper entgegentreten. Und wenn wir in den Tertiärbildungen Südamerikas ausgestorbenen Huftieren begegnen, die sich im Baue der Gliedmaßen bzw. durch die Reduktion der Seitenzehen und die Beschränkung auf eine einzige Laufzehe in Hand und Fuß den lebenden Pferden an die Seite stellen, so werden wir berechtigt sein, diesen fossilen Ungulaten eine gleiche Bewegungsart und einen gleichen Aufenthaltsort wie den lebenden Pferden zuzusprechen.

Aber wir können noch viel weiter gehen. Neben diesen in die Augen fallenden Erscheinungen und Umformungen, die uns einen leichten Analogieschluß ermöglichen, können wir auch bei sorgfältiger und bis in die letzten Einzelheiten gehender Analyse der Anpassungen der fossilen Formen unter stetem Vergleiche mit den Anpassungen der lebenden Formen auch über Einzelheiten der Lebensweise Aufschlüsse erlangen, über welche uns die rein morphologische Methode, soweit sie sich nicht um die physiologische Bedeutung der Organe kümmert, keinen Aufschluß zu geben vermag.

Es ist klar, daß bei der Frage der Rekonstruktion fossiler Formen in ihrer der Lebensweise entsprechenden Körperhaltung und Umgebung, in den Beziehungen zu den zeitgenössischen Tieren usw. die paläobiologische Forschung neben der morphologischen Untersuchung die wichtigste Rolle spielt. Solange man sich bei der Rekonstruktion von Lebensbildern vorzeitlicher Tiere auf vage Vermutungen beschränkte und mehr dem „Gefühl“ traute als der exakten vergleichenden Untersuchung der Anpassungen der lebenden und fossilen Formen, so lange konnte man auch nicht erwarten, daß sich die Fossilrekonstruktionen über den tiefen Stand erheben würden, den sie zu der Zeit einnahmen, als die stratigraphische Methode in der Paläontologie und die morphologische und embryologische Methode in der Zoologie vorherrschte.

Die Forschungsrichtung der Paläozoologie, welche wir als die paläobiologische bezeichnen, stützt sich auf die Vergleiche der Anpassungen der lebenden Tiere mit jenen der fossilen Formen. Da jedoch noch immer die Ermittlung der Lebensweise und Beobachtungen über das Freileben der Tiere von vielen noch der „alten Schule“ angehörenden Zoologen nicht als ein Bestandteil der „wissenschaftlichen“ Zoologie angesehen werden, wie sich eine Forschungsrichtung der Zoologie im Gegensatz zu den übrigen Zweigen der zoologischen Forschung hochmütig nennt, so ist der Paläozoologe häufig darauf angewiesen, selbst Beobachtungen über den Aufenthaltsort, die Bewegungsart, Nahrungsweise, kurz über das Leben der lebenden Tiere anzustellen, um dann auf Grund dieser Beobachtungen Schlüsse auf die Lebensweise analog angepaßter fossiler Formen ziehen zu können. Derartige Studien setzen somit unbedingt zoologische Kenntnisse voraus; mit rein chronologischen Methoden kann man derartige Fragen nicht beantworten.

Die Durchführung der paläontologischen Rekonstruktion.

Die verschiedenen Wege der rekonstruktiven Arbeit. — Die Rekonstruktion eines fossilen Tieres bedarf, wie wir gesehen haben, einer unerläßlichen Grundlage: der genauen Kenntnis der Morphologie des betreffenden Tieres. Dabei ist es nicht immer notwendig, daß von der zu rekonstruierenden Art selbst die letzten und kleinsten Teile des Skelettes bekannt sind; es genügt meistens, wenn außer den für diese Art bezeichnenden Merkmalen von den nächstverwandten Formen die zur Rekonstruktion not-

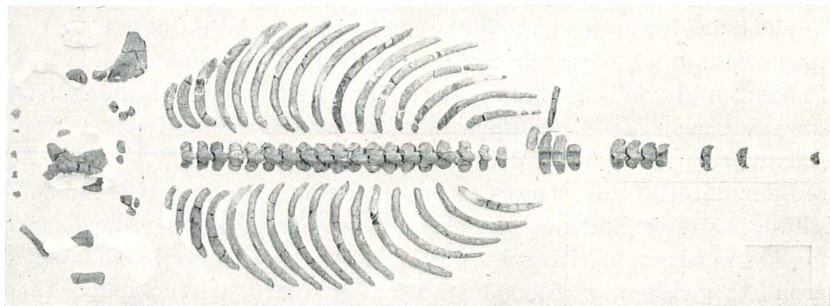


Fig. 29. Sogenannte „Spannbrettmontage“ eines fossilen Skelettes (einer Seekuh aus dem Oligozän (Rupelien) Belgiens, *Halitherium Uytterhoeveni* Lef.), wie sie in früherer Zeit häufig durchgeführt wurde und noch heute in einzelnen Museen (z. B. im Geologischen Institut der Universität Wien und im Museum der Geologischen Bundesanstalt in Wien) zu sehen ist. (Nach einer Photographie aus der ehemaligen Kollektion Lefèvre in Brüssel.)

wendigen Skelettmerkmale bekannt sind. Auf dieser Grundlage, das ist der morphologischen Erfassung der Kennzeichen einer Art, kann an die Rekonstruktion des Skelettes geschritten werden.

Man hat in früheren Zeiten bei der Aufstellung fossiler Skelette für Schausammlungen sich häufig damit begnügt, die verschiedenen Knochenreste in ihrer beiläufigen Anordnung, ähnlich wie einen Schmetterling auf ein Spannbrett, auf eine Tafel zu montieren und als Wandzierde der Musealräume zu verwenden (Fig. 29). Dies ist wohl die primitivste Art der paläontologischen Rekonstruktion und sie unterscheidet sich von der sondernden Arbeit des sich über die morphologische Stellung der einzelnen Skelettelemente orientierenden

Paläontologen im Arbeitsraum, also der ersten Arbeit nach der Bloßlegung der Skelettreste und ihrer Befreiung aus dem Gestein, nur durch die dauernde Festhaltung der Lage, welche die Knochen auf dem Laboratoriumstisch nach ihrer morphologischen Bestimmung erhielten. Solche Rekonstruktionen aus alter Zeit sind noch heute in verschiedenen Museen zu sehen, wie dies z. B. das berühmte Original von *Palapteryx ingens* in der Geologischen Reichsanstalt in Wien oder mehrere Skelette tertiärer Wale, z. B. *Pachyacanthus Suessi* aus dem Sarmatischen Tertiär (Obermiozän) von Heiligenstadt in Wien und andere Skelette in der Sammlung des Geologischen Institutes in Wien zeigen, die in den siebziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts montiert wurden.

Man hat sich aber schon zu dieser Zeit daran gewagt, die einzelnen Skeletteile eines fossilen Wirbeltieres derart zu montieren, daß die einzelnen Teile in dieselbe Lage zu bringen versucht wurden, die sie beim lebenden Tiere einnahmen. Schon das berühmte Petersburger Mammut, das Skelett des großen Mastodonten im Pariser Museum und viele andere Skelette in verschiedenen Museen sind schon vor der Mitte des neunzehnten Jahrhunderts derart aufgestellt worden, daß sich der Beschauer halbwegs eine Vorstellung von der Größe des Tieres, seiner Körperhaltung, Gliedmaßenstellung usw. zu bilden vermochte. Das war in jenen Fällen leicht möglich, in denen es sich zwar um ausgestorbene Säugetiere handelte, deren Ähnlichkeit mit den lebenden Vertretern dieser Klasse aber doch so groß ist, daß eine Montierung der fossilen Skelette nach der Analogie der Skelettmontagen der lebenden Arten auf keine unüberwindlichen Schwierigkeiten stieß. Als aber die Funde fossiler Reptilien sich mehrten, deren Skelettbau ebensowohl wie ihr allgemeiner Habitus sich durchaus von den Typen der lebenden Reptilien unterschied, sah man sich bei der paläontologischen Rekonstruktion vor neue Aufgaben gestellt.

Zunächst mußte man über die Frage der Gliedmaßenhaltung Klarheit zu gewinnen suchen. Man mußte prüfen, ob die einzelnen Abschnitte der Gliedmaßen in geringerem oder in stärkerem Maße gegeneinander abgeknickt waren, ob ihre Bewegungsebenen mehr oder weniger parallel zu der medianen Symmetrieebene des Körpers standen, ob der Hals nach vorn, nach unten oder nach oben gestreckt getragen wurde, ob die Achse des Schädels mit der des Halses zusammenfiel oder mit derselben einen Winkel einschloß, kurz, es trat eine Reihe von Fragen in den Vordergrund, die zu lösen waren, wenn das montierte Skelett nicht ein Zerrbild werden, sondern dem Gerüste

des lebendes Tieres in der allgemeinen Haltung möglichst nahe kommen sollte.

Die ersten Versuche dieser Art sind kaum über tastende Experimente hinausgegangen. Man verließ sich häufig auf das „Taktgefühl“ bei der Montage fossiler Skelette und unterließ es, genauere Studien über das Ineinanderpassen der Gelenke oder über den wahrscheinlichen Verlauf und die Stärke der Muskulatur, sowie über die verschiedenen Bewegungsmöglichkeiten der Körperteile anzustellen; man war zufrieden, wenn ein fossiles Skelett in halbwegs „natürlicher“ Haltung, die nicht zu sehr als Karikatur wirkte, aufgestellt werden konnte. Über die Gründe für die Aufstellungsart konnte man bei der Betrachtung derartig montierter Musealrekonstruktionen kaum je etwas in nähere Erfahrung bringen; niemals wurden irgendwelche Erläuterungen zu den aufgestellten Skeletten beigefügt und der Beschauer konnte sich dabei denken, was er wollte.

Erst allmählich kam den Paläontologen zum Bewußtsein, daß der Frage nach der Körperhaltung, Gliedmaßenstellung und dem allgemeinen Habitus der fossilen Tiere vielleicht durch eine sorgfältige Untersuchung der Gelenke der einzelnen Skeletteile und dem Studium der Muskelursprünge und Muskelansätze, sowie durch den Vergleich mit analog gestalteten Typen unter den lebenden Wirbeltieren näher zu kommen sei. Damit beginnt die neue Epoche der Entwicklungsgeschichte der paläontologischen Rekonstruktion, in der wir uns gegenwärtig noch befinden und die bereits eine Reihe sehr wichtiger Ergebnisse zu verzeichnen hat.

Die Wege, auf denen wir es heute versuchen, zu einer richtigen oder doch der Wirklichkeit möglichst nahekommenden Rekonstruktion der fossilen Wirbeltiere zu gelangen, sind verschiedener Natur. In den großen Museen und Schausammlungen wird meist der Weg eingeschlagen, daß nach der genauen Bestimmung der verschiedenen Skelettelemente eines zu rekonstruierenden und „aufzustellenden“ Wirbeltierskelettes im Laboratorium an einzelnen Teilen der Gliedmaßen und der Wirbelsäule Versuche unternommen werden, die getrennten Teile zusammenzupassen und die fehlenden Bestandteile des Skelettes zu modellieren. Dann wird der Versuch gemacht, die Rippen anzufügen, eine Berechnung der Bodenfläche angestellt, die das montierte Skelett bedecken wird, und schließlich das Gerüst entworfen, auf dem die Skeletteile montiert werden sollen (Fig. 30). Da sich bei dieser Methode sehr häufig ergeben hat, daß die Berechnungen des Gerüstes unrichtig waren, so ist in vielen Fällen dieser Irrtum dadurch auszugleichen

gesucht worden, daß, wenn das für die Wirbelsäule bestimmte Gerüst zu lang oder zu kurz ausgefallen war, einzelne Wirbel weggelassen oder dazugefügt wurden. Mit der Rekonstruktion des Skelettes und dessen Montierung zu Musealzwecken erschien jedoch die rekonstruktive Arbeit in den meisten Fällen beendet.

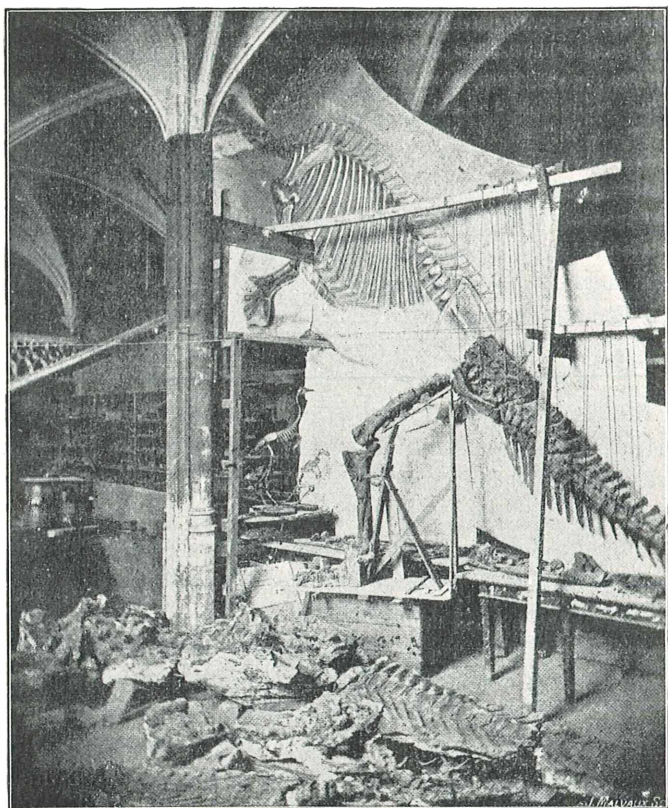


Fig. 30. Die Montierung eines Skelettes von *Iguanodon bernissartensis* im Atelier des Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique in Brüssel.
(Nach L. Dollo aus E. Dupont.)

Einen anderen Weg haben verschiedene Paläozoologen einzuschlagen versucht, denen die rein museale Rekonstruktion eines fossilen Skelettes zur Herstellung eines Lebensbildes der betreffenden Form ungenügend erschien. Die Frage nach dem Verbande und der relativen Stellung der einzelnen Skelettelemente, sowie die Frage nach der Gliedmaßenstellung wurde auf rein zeichnerischem Wege zu lösen versucht. Hierbei stellte sich sehr häufig heraus,

daß eine große Zahl neuer Probleme bei dieser Art der rekonstruktiven Arbeit auftauchte, die früher gar nicht beachtet worden waren. Die zuerst rein praktisch in Angriff genommene Rekonstruktion wurde nun auf eine theoretische Grundlage gestellt, die sich zunächst auf die physiologische Analyse der Skelettelemente beschränkte, sehr bald aber über diese hinausgriff und die Antwort auf verschiedene Fragen aus einem Vergleiche mit den analogen Anpassungstypen der lebenden Wirbeltiere oder der bereits besser bekannten fossilen Formen zu holen versuchte. Durch wiederholte Versuche, die Gliedmaßen wie auch die übrigen Körperteile in verschiedenen Stellungen zu zeichnen und auf diese Weise die Bewegungsmöglichkeiten der einzelnen Körperteile zueinander festzustellen, traten verschiedene Fehler deutlich hervor, die man bei der zunächst für rein museale Zwecke bestimmten Rekonstruktion und Montage eines Skelettes ganz übersehen hatte; das Verständnis für die Bewegungsart und den ganzen Habitus des fossilen Tieres vertiefte sich, und es wurden auf diesem Wege eine Reihe wichtiger Fortschritte in der Rekonstruktion fossiler Wirbeltiere erzielt, die bei der rein praktischen Skelett-rekonstruktion im Präparierraume nicht zu erzielen gewesen waren.

Der dritte Weg, der bei der Rekonstruktion fossiler Wirbeltiere eingeschlagen wurde, war die plastische Rekonstruktion des Skelettes und der dasselbe überziehenden Muskulatur, endlich des Vollbildes des Tieres. Auf diesem Wege konnten wieder zahlreiche Fragen aufgeworfen werden, die mit der Gliedmaßenstellung, der Bewegungsart, dem allgemeinen Habitusbilde, den Beziehungen zur Umwelt usw. in Zusammenhang standen und die bei den meist im Profile gehaltenen zeichnerischen Rekonstruktionen nicht aufgerollt worden waren.

Wir wollen nunmehr, nachdem wir uns über diese verschiedenen Wege der paläontologischen Rekonstruktion in den Grundzügen unterrichtet haben, in eine eingehendere kritische Besprechung der einzelnen Methoden unter Berücksichtigung bestimmter Beispiele eingehen.

Die Rekonstruktion der fehlenden Skeletteile. — Wir haben schon früher erörtert, daß nur in sehr seltenen Fällen die Skelette der fossilen Wirbeltiere so vollständig erhalten sind, daß eine Ergänzung einzelner Knochen oder wenigstens einiger Teile derselben überflüssig erscheint (Fig. 31). Meist liegen jedoch die Skelette in stark zerstörtem Zustande vor; die Aufstellung solcher

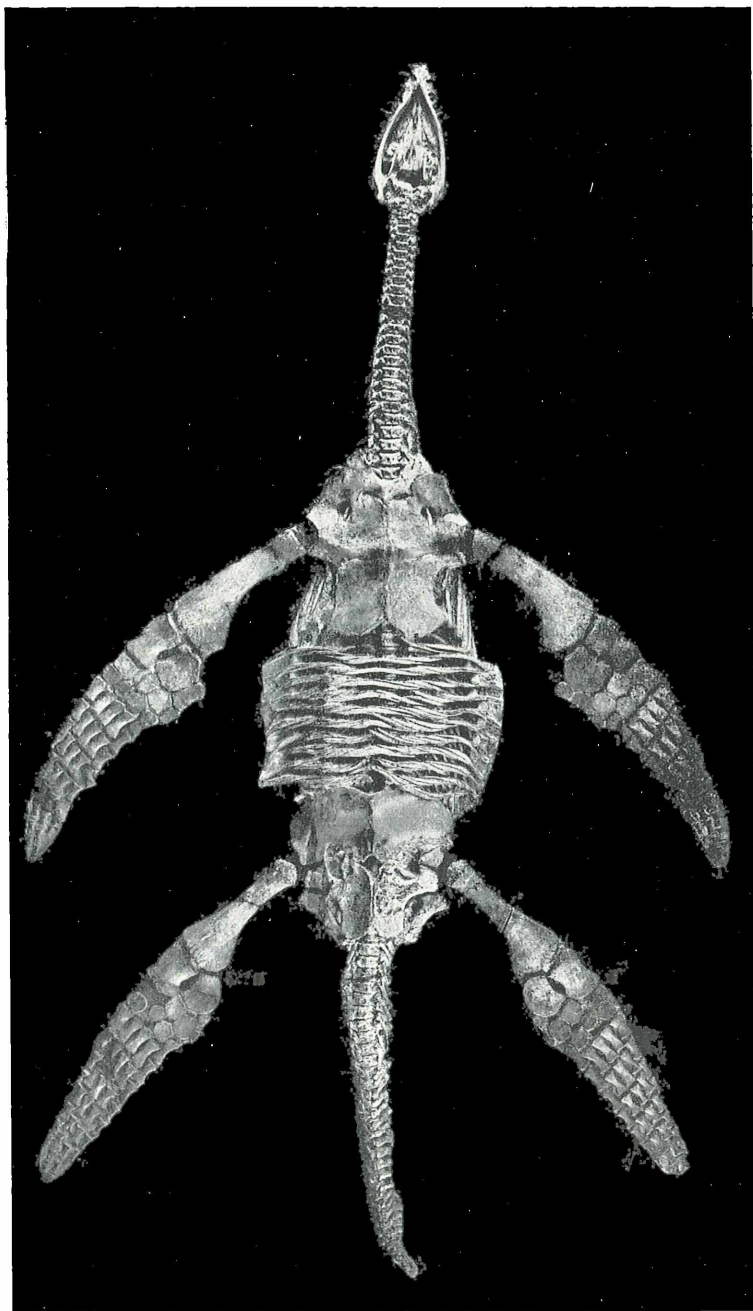


Fig. 31 (Erklärung nebenstehend).

fragmentärer Skelette in einem Museum gibt daher nur ein unvollkommenes Bild von dem Aufbau des Gerippes der fossilen Form. Ausnahmen sind, wie gesagt, sehr selten; zu ihnen zählen z. B. die prachtvollen, bis zu den letzten Skeletteilen erhaltenen montierten Iguanodontenskelette aus dem Wealden von Bernissart in Belgien, welche die Hauptzierde des Brüsseler Museums bilden (Fig. 32). In diesem Museum ist auf das strengste an dem Grundsatz festgehalten worden, daß stets nur ein einziges Individuum montiert wird und nie zwei oder mehrere Individuen kombiniert werden, wenn auch dadurch der allgemeine Eindruck des Skelettes auf den Beschauer ein größerer wäre. Jedem zur Schau gestellten Objekte ist eine kleine schematische Skizze des Skelettes beigegeben, auf der die Lage des aufgestellten Objektes, also ein oder mehrere Knochen eines zusammengehörenden Skelettes, genau eingetragen sind. So kann sich der Besucher des Museums ein Urteil darüber bilden, in wie starker Weise verschiedene Faktoren an der Zerstörung der fossilen Skelette tätig gewesen sind, und es ist nicht nur ein falscher Eindruck bei dem Beschauer der Objekte vermieden, soweit er nicht Fachmann ist, sondern es wird auch durch diese exakte Trennung der einzelnen Individuen schwerwiegenden und oft unvermeidlichen Irrtümern in Fachkreisen vorgebeugt. Freilich erscheinen durch diese Aufstellungsmethode die Skelette in stärker zerstörtem Zustande, als wenn durch die Kombination mehrerer Individuen ein vollständigeres Skelett zusammengestellt worden wäre, aber dieser im Brüsseler Museum geübte Vorgang ist unter allen Umständen vorzuziehen und scheint, weil er der Wahrheit die Ehre gibt, der einzig richtige für eine wissenschaftliche Schausammlung zu sein.

Diese Methode der scharfen Auseinanderhaltung der verschiedenen Individuen wird aber sonst nur sehr selten bei den Ausstellungen in Museen befolgt. In der Regel trachten die Musealvorstände danach, dem Publikum möglichst vollständige Skelette vor Augen zu führen. Es wird darum meist die Kombination mehrerer Individuen zu einem einzigen durchgeführt. Was noch fehlt, wird dann durch modellierte Knochen ergänzt.

So stehen in den meisten Museen Skelette des eiszeitlichen Riesenhirsches (*Megaceros hibernicus*) aus den Torfmooren Irlands

Fig. 31. Skelett von *Thaumatosaurus victor* E. Fraas (ein Plesiosaurier von 3,44 m Länge) aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg; es wurde unverändert in der Stellung belassen, in der es im Gestein lag. Die Bauchseite ist dem Beschauer zugekehrt. Original in Stuttgart. (Nach E. Fraas.)

(Fig. 33), die fast ausnahmslos aus den Knochen zahlreicher verschiedener Individuen kombiniert sind, ohne daß dies auf einer erklärenden, dem Skelette beigelegten Tafel ausdrücklich vermerkt wäre. Freilich wird einem aufmerksamen Beobachter kaum ent-

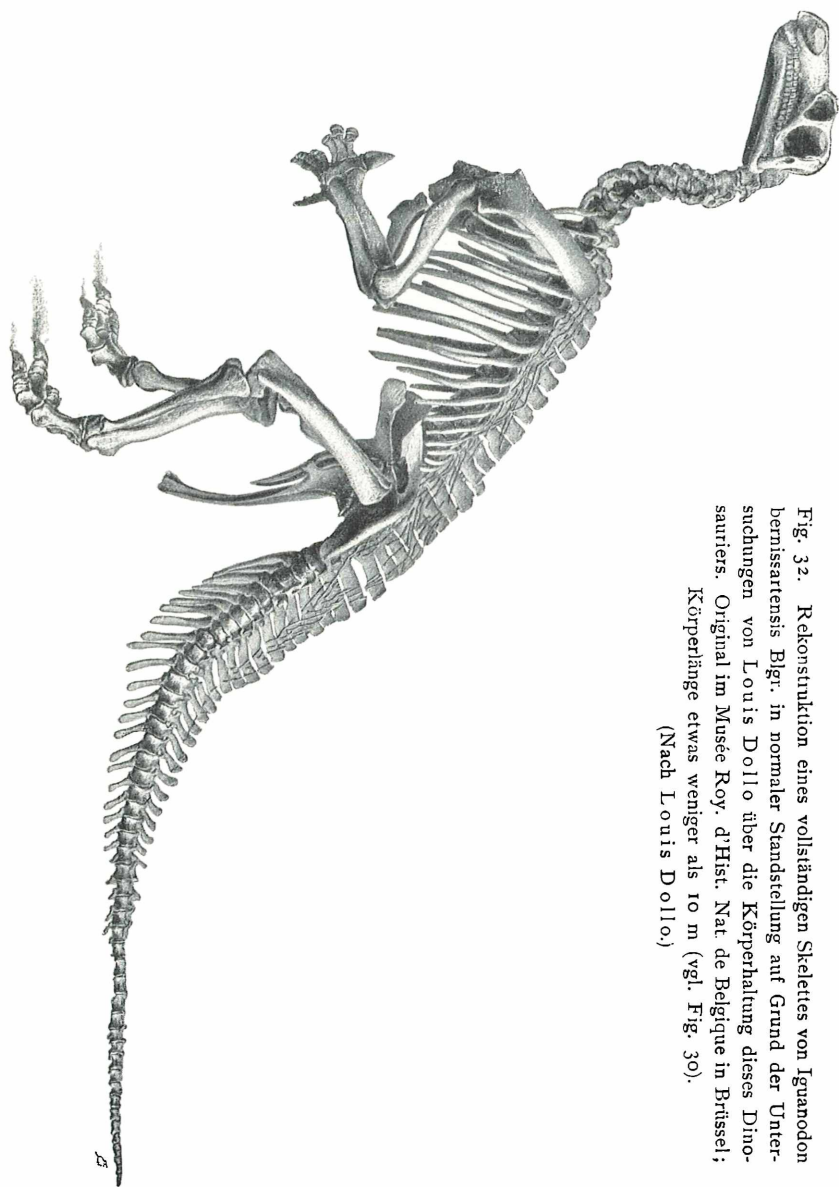


Fig. 32. Rekonstruktion eines vollständigen Skelettes von *Iguanodon bernissartensis* Bigr. in normaler Standstellung auf Grund der Untersuchungen von Louis Dollo über die Körperhaltung dieses Dinosauriers. Original im Musée Roy. d'Hist. Nat. de Belgique in Brüssel; Körperlänge etwas weniger als 10 m (vgl. Fig. 30).
(Nach Louis Dollo.)

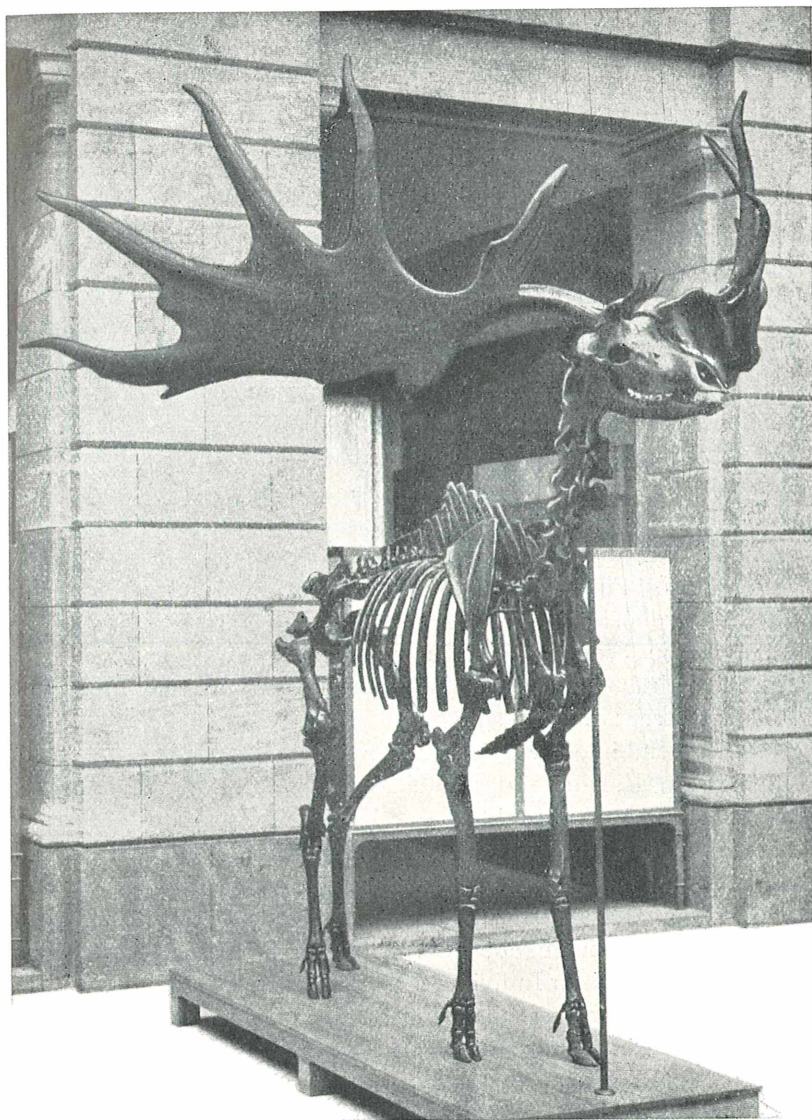


Fig. 33. Skelett des irischen Riesenhirsches der Eiszeit, *Megaceros hibernicus*, aus den Knochen zahlreicher verschiedener Individuen kombiniert, die in den Torfmooren bei Ballybetagh (Irland) gefunden wurden. Die in den Museen verbreiteten Riesenhirschskelette aus Irland sind durchaus derartige Kompositionen, ebenso wie fast alle Höhlenbärenskelette in den Museen inner- und außerhalb Europas. — Das hier abgebildete Skelett steht im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M.
(Nach F. Drevermann.)

gehen, daß die Knochen der beiden Körperhälften, weil von verschiedenen alten Tieren stammend, oft sehr bedeutende Größenunterschiede aufweisen, und daß auch die Elemente der einzelnen Extremitäten in ihren Verhältnissen sehr häufig nicht genau übereinstimmen.

In den meisten größeren Museen Mitteleuropas sind Skelette des eiszeitlichen Höhlenbären (*Ursus spelaeus*) zur Schau gestellt. Soweit ich dieselben aus eigener Anschauung kenne, sind sie aus den Resten zahlreicher Individuen kombiniert, aber nur sehr selten deutet eine Etikette oder eine sonst bei dem Stücke angebrachte Bemerkung an, daß es sich um eine Kombination und nicht um ein einziges Individuum handelt. Man braucht in solchen Fällen nur die Formen der Wirbelfortsätze etwas genauer anzusehen, um die beim Höhlenbären meist sehr bedeutenden individuellen Unterschiede in der relativen Größe, Form und Stellung derselben festzustellen. Es erscheint mir als dringendes Gebot, ausnahmslos deutlich anzugeben, daß ein derartiges Skelett einer Kombination verschiedener Individuen seine Vollständigkeit verdankt, denn Irreführungen des Publikums dürfen in keiner öffentlichen Sammlung geduldet werden.

Auch die Skelette der im Oligozän des Mainzer Beckens häufigen Seekuh (*Halitherium Schinzi*), die sich in vielen deutschen Museen verstreut finden, sind meist aus den Resten verschiedener Individuen kombiniert worden, und da die Größenunterschiede der verschiedenen Elemente des Skelettes, z. B. der Rippen, oft sehr bedeutend sind, so entsteht dadurch naturgemäß ein Zerrbild des ganzen Skelettes, das besser vermieden worden wäre. Jedenfalls wäre es eine unerläßliche Pflicht jedes Musealvorstandes, unter dessen Leitung die Aufstellung eines derart kombinierten Skelettes erfolgt, auf einer beigegebenen Erklärung die Tatsache der Kombination aus mehreren Individuen ausdrücklich anzugeben, da sonst mit Recht der Vorwurf einer Fälschung erhoben werden könnte.

Auch das in verschiedene Museen der Hauptstädte Europas gelangte, durch Herrn A. Carnegie geschenkte Gipsskelett des *Diplodocus* (Fig. 34) verdankt seine scheinbare Vollständigkeit, worauf ich 1910 aufmerksam gemacht habe, einer derartigen Kombination zahlreicher verschiedener Individuen. Die Grundlage des kombinierten Skelettes bildet das von J. L. Wortman 1899 entdeckte Skelett No. 84 aus dem Steinbruche am Sheep Creek (Quarry D) in Albany County in Wyoming. Dieses Individuum umfaßte folgende Teile des Skelettes:

1. Das rechte Femur.
2. Das Becken (ohne das linke Ilium).
3. Die rechte Scapula und das Coracoid.
4. Zwei Sternalplatten.
5. 18 Rippen und eine „Clavicula“.
6. 41 Wirbel (14 Halswirbel, 11 Dorsalwirbel, 4 Sakralwirbel, 12 Schwanzwirbel).

Zur Ergänzung der dem Skelette Nr. 84 fehlenden Skeletteile wurde das an derselben Stelle gefundene Skelett herangezogen,

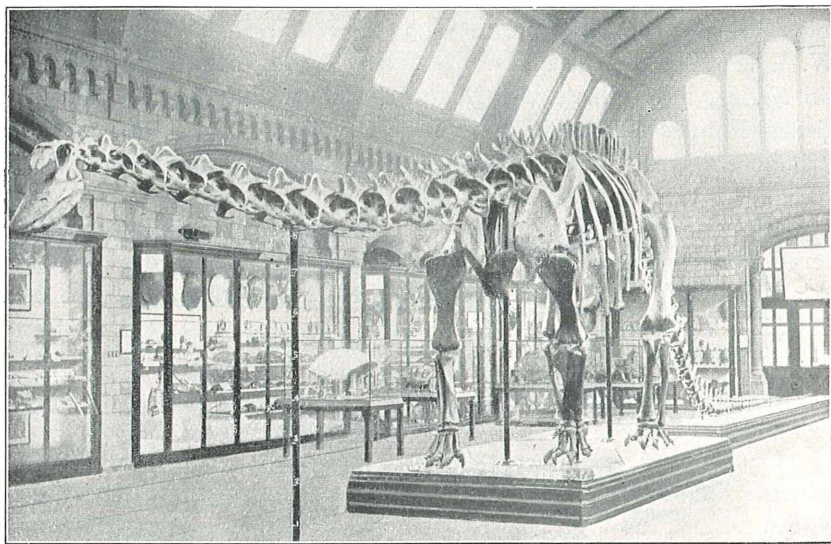


Fig. 34. Skelett von *Diplodocus Carnegiei*, aus verschiedenen Individuen, z. T. von verschiedener Größe, kombiniert. Rekonstruktion von W. J. Holland. (Photographie des Gipsabgusses im British Museum of Natural History, London. Aus dem Guide Brit. Mus. Nat. Hist. von A. Smith Woodward, 1910.)

das etwas kleiner war als das Skelett Nr. 84. Es umfaßte (unter der Nummer 94) folgende Skelettelemente:

1. Das linke Femur.
Die rechte Tibia, Fibula und Fuß.
3. Das Becken.
4. Beide Scapulae und beide Coracoidea.
5. Eine Sternalplatte.
6. Einige Hämaphysen.
7. Rippenfragmente.
8. 47 Wirbel (9 Halswirbel, 8 Dorsalwirbel, 20 Schwanzwirbel

und 11 andere Wirbel ohne nähere Bestimmung durch J. B. Hatcher, 1901.)

Da sich außerdem bei demselben Skelett ein zweites Paar Ischia vorfand, so geht daraus hervor, daß sich diese Reste auf zwei Individuen verteilen. Ob dieses zweite Paar Ischia in der Größe wesentlich von den anderen Ischia abwich, geht aus der Beschreibung dieser Reste nicht hervor.

Ein viertes Individuum, das zur Rekonstruktion des *Diplodocus* herangezogen wurde, kam bei Nachgrabungen am Red Fork in der Nähe des Powder River am Ostabhange der Bighorn Mountains in Wyoming im Jahre 1903 zum Vorschein und ist nach W. J. Holland „viel kleiner“ als Nr. 94, somit noch kleiner als Nr. 84. Es erhielt die Nr. 307. Die wichtigsten Bestandteile dieses Fundes bestehen in dem fast vollständigen Schwanzende. Erhalten sind die Schwanzwirbel Nr. 32 und die geschlossene Serie vom 37. bis zum 73. Schwanzwirbel.

Ein fünftes Individuum, das gleichfalls zur Rekonstruktion herangezogen wurde, umfaßte nach Hatcher „the greater portion of a skeleton“ (ohne genauere Angaben) und erhielt die Nr. 662. Erwähnt wurden:

1. Radius und Ulna.
2. Eine „Clavicula“.
3. Ein Fragment des Schädels (Hinterhaupt).

Nach W. J. Holland (1905) lagen zur Zeit der Abfassung seiner Abhandlung außer den von Hatcher untersuchten Exemplaren Nr. 84 und Nr. 94 „two more or less imperfect skeletons“ vor, Nr. 307 und 662. Da Nr. 94 zwei Individuen umfaßt, so waren zur Zeit der Montierung und Aufstellung der in Gips ausgeführten Rekonstruktion für das Britische Museum in London 5 Individuen von *Diplodocus* Carnegiei bekannt; bei keinem aber war der Vorderfuß erhalten, ebenso fehlte der Vorderteil des Schädels und der ganze Unterkiefer, der Atlas und ProAtlas. Der Humerus von *D. Carnegiei* wurde erst 1903 bekannt und 1917 von Ch. C. Mook beschrieben. Die fehlenden Rippen und Hämapophysen spielen bei einer Rekonstruktion keine wesentliche Rolle.

Der Schwanz ist also in folgender Weise kombiniert:

Kaudalwirbel
Nr. 1—12:
13—31:

Exemplar
Nr. 84
„ 94

(19 Wirbel, die dem Exemplar von *Diplodocus longus* im Am. Mus. of Nat. Hist. in New York entsprechen)

Kaudalwirbel	Exemplar
Nr. 32:	Nr. 307
33—36:	94
37—73:	307

Da Nr. 84 am größten, Nr. 94 kleiner und Nr. 307 noch kleiner ist, wie Hatcher und Holland ausdrücklich angeben, so können die aneinandergereihten Abgüsse der Wirbel dieser verschiedenen großen Exemplare kein richtiges Bild geben.

Ebenso passen auch die Bestandteile der Hinterextremität in der Größe nicht zusammen, da sie verschiedenen großen Tieren entstammen. Dies zeigt folgender Vergleich:

	Diplodocus Nr. 84	Carnegiei Nr. 94	Diplodocus longus (Frankfurter Exemplar)
Femurlänge (in cm)	154,2	147,0	140,0
Tibiallänge (in cm)	—	100,6	96,0

Eine einfache Rechnung ergibt, daß die Tibiallänge des Exemplars 84 um 5,1 bis 5,5 cm größer gewesen sein muß als beim Exemplar 94. Eine solche Differenz ist zwar scheinbar klein, es hat aber eine Probe am rekonstruierten Skelett im Naturhistorischen Hofmuseum in Wien ergeben, daß eine entsprechende Vergrößerung der Tibia der Hinterextremität ein viel gedrungeneres Aussehen verleiht, als man bei der enormen Größe des Tieres und der kleinen Differenz vermuten sollte.

Eine derartige Kombination von Skeletteilen verschieden großer Individuen ist gewiß gestattet, wenn es sich überhaupt um die Rekonstruktion des ganzen Skelettes handelt, nur sollte in solchen Fällen ausdrücklich angegeben werden, wie die Rekonstruktion durchgeführt wurde und auf wie vielen Individuen sie basiert, da sonst eine Irreführung der nicht eingeweihten Fachgenossen ebenso wohl wie des großen Publikums unvermeidlich ist.

Der Schädel, welcher dem rekonstruierten *Diplodocus Carnegiei* aufgesetzt ist, ist auf folgender Grundlage kombiniert:

Im U. S. National-Museum in Washington befindet sich ein halber Schädel von *Diplodocus longus* Marsh [Individuum Nr. 1922, U. S. N. M. Nr. 2673 (nach Holland), Nr. 2672 (nach Hay)]. W. J. Holland sagt darüber:

„Using this half at the basis of our work, we restored the others half, using the portion of the skull belonging to the Carnegie Museum in modeling the occipital region.“

Es ist somit das Hinterhaupt von *Diplodocus Carnegiei* mit dem Vorderteile des Schädels von *Diplodocus longus* zu einem Ganzen

vereinigt und dem Schädel des kombinierten Skelettes von *Diplodocus Carnegiei* aufgesetzt worden. Da der Atlas des *Diplodocus Carnegiei* unbekannt ist, wurde dieser Wirbel nach einem Exemplare des *Diplodocus longus* rekonstruiert.

Die Hand des *Diplodocus Carnegiei* war zu der Zeit, da das Skelett für die Musealaufstellung montiert wurde, noch unbekannt; seither ist eine ziemlich gut erhaltene Hand bei einem Skelette des *Diplodocus longus* aus dem „Bone Cabin Quarry“ in Zentralwyoming gefunden worden, bei der nur eine Krallen (?) und zwei (?) Phalangen fehlen (Fig. 35). Bei dem von Holland rekonstruierten Skelette ist die Hand nach der von *Morosaurus* modelliert worden.

Erst vor kurzer Zeit sind die von Barnum Brown im Jahre 1903 bei der Expedition des Amerikanischen Museums in New York 30 Meilen Ost von Pryor in Montana, bei Horse Coulé, entdeckten Gliedmaßenreste von *Diplodocus* in einer kurzen Mitteilung von Charles C. Mook aus dem Jahre 1917 beschrieben worden, die von einem einzigen Individuum stammen und uns somit gestatten, über das Längenverhältnis der einzelnen Gliedmaßenknochen zueinander ein klareres Bild zu gewinnen, als dies bisher möglich war, obwohl das von W. J. Holland rekonstruierte Skelett, das in Gestalt von Gipsabgüssen weit verbreitet ist, dem Nichtfachmann den Abguß eines Individuums vortäuscht. Von diesem Individuum (Nr. 5855 des American Museum of Natural History in New York) liegen vor:

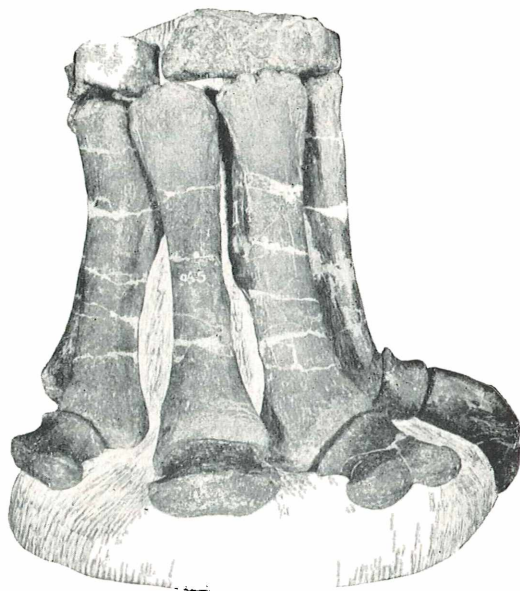
1. Die rechte Scapula.
2. Die linke Scapula und das linke Coracoid.
3. Der rechte und der linke Humerus.
4. Die beiden rechten und linken Unterarmknochen (Radius und Ulna).
5. Die distale Hälfte des rechten Femurs.
6. Das linke Femur.
7. Die rechten und linken Unterschenkelknochen (Tibia und Fibula).
8. Der rechte und der linke Astragalus.
9. Das fragmentäre Becken.

Aus dem Vergleiche dieser Knochen untereinander ergibt sich, daß der Humerus sehr kurz und schlank ist und an Größe weit hinter dem Femur zurückbleibt, wie folgende Maße zeigen:

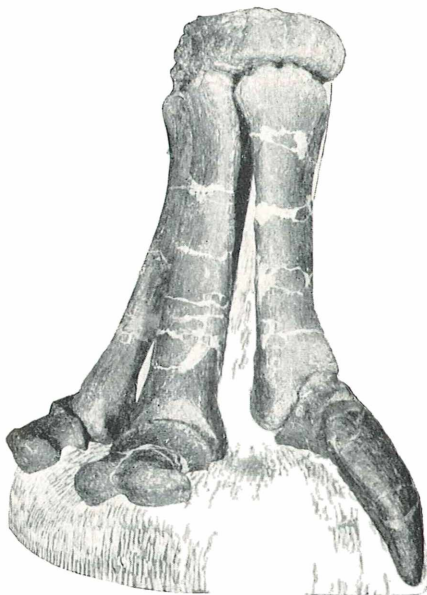
Humerus	75,0 cm	Radius	52,5 cm
Femur	113,5	Tibia	79,0
Ulna	54,5	Fibula	79,5



A.



B.



C.

Fig. 35. Skelett der rechten Hand von *Diplodocus Carnegiei* Hatcher, aus dem oberen Jura (Atlantosaurus Beds) Nordamerikas. — Original im Amer. Museum of Natur. History, New York. — A. von außen, B. von vorn, C. von innen. Der Daumen trägt eine Krallen, die Phalangen der übrigen Finger sind verkümmert, die des fünften Fingers sind bei diesem Exemplar verloren gegangen. (Nach drei von H. F. Osborn zur Verfügung gestellten Photographien.)

Wir sind also erst jetzt imstande, uns über den Gliedmaßenbau des *Diplodocus* ein genaues Bild zu machen, ohne gezwungen zu sein, Knochen zu kombinieren, die von verschiedenen alten Tieren stammen.

Aus diesen Angaben geht hervor, wie notwendig es ist, einem in Gestalt von Gipsabgüssen weit verbreiteten rekonstruierten Skelette eine genaue und gewissenhafte Erklärung und die Angabe beizufügen, in welcher Weise die Rekonstruktion eines solchen Skelettes zustande gekommen ist. Freilich wird dadurch erfahrungsgemäß das Interesse des großen Publikums an einem solchen Skelette eines „Riesen der Vorzeit“ herabgemindert, aber es ist die Pflicht der Musealvorstände, diese Aufklärungen unmittelbar neben dem zur Schau gestellten Skelette oder dessen Abgüsse in Gestalt von Aufschriftstafeln zu geben und diese Mitteilungen nicht auf die Publikation in wissenschaftlichen Werken zu beschränken, die den breiten Schichten der Bevölkerung nicht zugänglich sind. Die zufällige Entdeckung des wahren Sachverhaltes müßte die verantwortlichen Personen in den Verdacht einer, wenn auch unbeabsichtigten, Täuschung bringen.

Als eine Fälschung ist es jedoch zu bezeichnen, wenn die fehlenden Teile eines Knochens oder ganze Skeletteile modelliert und entweder in Holz, Gips o. dgl. nachgebildet werden und wenn die nachgebildeten Teile nicht durch eine auffallend verschiedene Färbung von den Originalteilen des fossilen Skelettes unterschieden werden, sondern wenn die Präparatoren sich bemühen, diese modellierten Teile durch einen mit der Färbung der echten Knochen übereinstimmenden Farbanstrich zu versehen. Dadurch wird unbedingt eine Täuschung des Beschauers bezweckt und erzielt. Ist es schon für den Fachmann nicht immer leicht und mitunter sogar erst nach sorgfältiger Untersuchung möglich, einen solchen gefälschten Knochen von einem benachbarten echten zu unterscheiden, so ist das um so mehr bei dem Nichtfachmann der Fall, auf dessen Täuschung ja diese Art der „Rekonstruktion“ in erster Linie abzielt. Ich weiß wohl, daß viele Präparatoren ihren Stolz darein setzen, eine solche Täuschung möglichst vollkommen zu machen, und ich kannte einen derartigen sehr geschickten Fälscher, der durch Zusatz von Schwerspatmehl zum Gips des Modells das Gewicht desselben erhöhte, um auch Fachmänner täuschen zu können; unter allen Umständen ist und bleibt aber eine solche Imitation des echten Knochens durch ein Modell, wenn nicht deutlich und jedermann erkennbar die Grenzen zwischen

den echten und falschen Teilen gezogen werden, eine Fälschung, und zwar oft eine recht gewissenlose Fälschung, wenn es sich nämlich um wissenschaftlich nicht einwandfreie, sondern um leichtfertige oder wenig gründliche „Rekonstruktionen“ handelt. Wenn kleinere Splitter oder Lücken von Knochen ergänzt und mit Gips oder Kitt ausgefüllt werden, so wird nichts dagegen einzuwenden sein, wenn solche unbedeutende Ausfüllungen den angrenzenden Knochenteilen ähnlich gemacht werden; aber schon in jenen Fällen, wo es sich um die Ergänzung einer Diaphyse, also des Mittelstückes eines Röhrenknochens handelt, dessen genaue Länge man nicht kennt, ist eine derartige Fälschung durch Ähnlichmachung der ergänzten Teile mit den vorhandenen echten eine bedenkliche Fälschung, und zwar vom wissenschaftlichen Standpunkte aus eine gefährliche und gewissenlose Fälschung. Sie ist noch viel schlimmer wie die Fälschung vorhandener Skelettreste durch eine bildnerische Ergänzung in wissenschaftlichen Publikationen, bei der nicht ausdrücklich angegeben ist, ob es sich um eine Rekonstruktion handelt oder nicht. In der letzten Zeit hat man sich an eine genauere Unterscheidung zwischen rekonstruierten und nichtrekonstruierten Originalen gewöhnt, obwohl da und dort noch immer auf die Betonung der rekonstruierten Skeletteile und Knochenteile zu wenig Gewicht gelegt wird. Dadurch können sehr folgenschwere wissenschaftliche Irrtümer entstehen. Viele Abbildungen aus früheren Jahrzehnten, in denen die Reproduktion wissenschaftlicher Abbildungen hauptsächlich auf dem Wege der Lithographie geschah, leiden an diesem schweren Fehler. Ich erinnere z. B. an die Lithographien der Säugetierreste aus dem Unterpliozän von Pikermi in Attika durch Albert Gaudry, die zwar in künstlerischer Beziehung sehr hoch stehen, aber doch nicht den Charakter von Dokumenten besitzen, wie dies für die photographische Wiedergabe von Originalen gilt. Jedem Autor steht es nicht nur frei, seine Auffassung von dem Aussehen eines Skelettelementes zur Darstellung zu bringen, sondern es ist sogar seine wissenschaftliche Pflicht, dies zu tun, nur muß man verlangen, daß zwischen Rekonstruktion und Darstellung des Originaldokumentes ein scharfer Unterschied gemacht wird und nicht zu dem Zwecke, um das untersuchte und abgebildete Objekt möglichst vollständig erscheinen zu lassen, Ergänzungen verschwiegen werden, die sich erst bei genauerer Untersuchung des Originales als solche erweisen, aber bei dem Studium der betreffenden Veröffentlichung sehr häufig nicht deutlich erkennbar sind.

Die Reihenfolge der Rekonstruktionsarbeiten. — Ist man bei der Untersuchung der Skelettelemente eines fossilen Restes, der für eine Schausammlung montiert und in einer Haltung aufgestellt werden soll, die dem lebenden Tiere entspricht, so weit zu einer Klarheit gelangt, daß man sich ein Urteil darüber gebildet hat, aus welchen Elementen das Skelett besteht, so wird meist unmittelbar an die Aufstellung des Skelettes geschritten. Die Knochen der Wirbelsäule und der Gliedmaßen werden, nachdem sie zuerst auf Tischen oder auf dem Boden des Präparier- raumes ausgebreitet waren, in ihre gegenseitige natürliche Lage

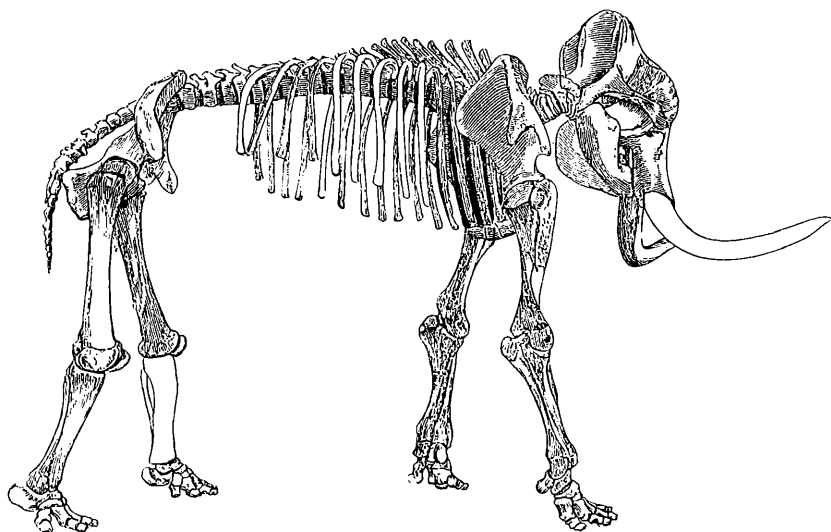


Fig. 36. Beispiel für die fehlerhafte Rekonstruktion des Skelettes eines Mammuts, dessen Kadaver in Fig. 220 abgebildet ist. Trotz der leicht möglichen Vergleiche mit den lebenden Elefanten ist die Rekonstruktion der Arme und Beine unrichtig; Arme zu weit nach vorne geschoben, beide Gliedmaßenpaare an den Beugungsstellen unrichtig gewinkelt, Schädelstellung unrichtig. Rekonstruktion durch W. Salensky im Museum von St. Petersburg. (Nach W. Salensky.)

zu bringen gesucht, Wirbel an Wirbel gefügt, die Gliedmaßenknochen aneinandergelenkt usf. Dann wird meist eine Berechnung angestellt, wie lang und wie stark die Eisenträger für das oft sehr schwere Skelett sein müssen und diese Schätzung sehr oft schon zu einer Zeit durchgeführt, in der man bei weitem nicht die notwendige Klarheit von den allgemeinen Verhältnissen der Skelettabschnitte haben konnte. Dieser vorschnellen Anordnung ist es zuzuschreiben, wenn manche Skelette in montiertem Zustande ganz verzerrt erscheinen, wie z. B. das von Salensky beschriebene

Mammutskelett im Museum von St. Petersburg (Fig. 36) oder das von E. Fraas montierte und von O. Dietrich beschriebene Mammutskelett im Stuttgarter Naturalienkabinett (Fig. 37). Es müssen der endgültigen Feststellung der zur Montage nötigen Eisenkonstruktion eben viel eingehendere Untersuchungen über die Körperhaltung und Gliedmaßenstellung des betreffenden fossilen Tieres vorangehen, als dies oft zu geschehen pflegt, um die Montierung nicht als eine voreilige erscheinen zu lassen; sind einmal

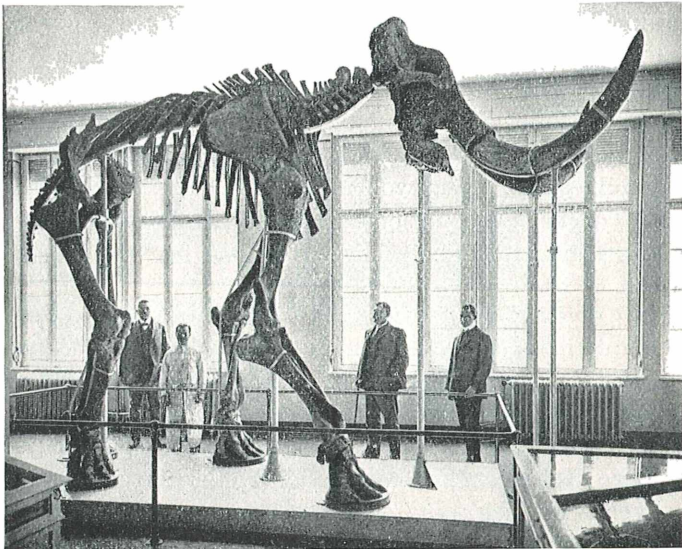


Fig. 37. Beispiel für die fehlerhafte Rekonstruktion eines Mammutskelettes aus Steinheim a. d. Murr in Württemberg (vgl. Fig. 214). Hier sind im Gegensatz zu Fig. 36 die Arme zu weit nach hinten gerückt, wodurch der Rumpf unnatürlich verkürzt erscheint; die übertriebene Winkelung an den Beugstellen der Gliedmaßen ist falsch und widerspricht durchaus dem Skelettbaue eines Elefanten, ebenso ist auch die Schädelhaltung unrichtig. Rekonstruktion von E. Fraas und W. O. Dietrich.

(Nach einer von E. Fraas übersandten Photographie.)

die Eisenstangen geschnitten und die Löcher für die Schrauben gebohrt, so entschließt man sich erfahrungsgemäß nur sehr schwer, Abänderungen durchzuführen.

Die Montierung zum Zwecke der Schaustellung in einem Museum darf nicht die der morphologischen Rekonstruktion unmittelbar folgende Rekonstruktionsarbeit sein und die weitere Feststellung der wahrscheinlichen Körperhaltung, Gliedmaßenstellung und des normalen Bewegungsbildes einem späteren Zeitpunkte vorbehalten

bleiben. Unmittelbar nach der morphologischen Rekonstruktion hat die biologische Rekonstruktion, d. i. die Untersuchung der Frage einzusetzen, in welcher Weise das Tier sich bewegte und in welcher Stellung es ruhte. Zweifellos ist dies der schwierigste, aber auch der wichtigste Teil der ganzen Rekonstruktionsarbeiten. Erst nach Erledigung dieser Fragen wird man sich zu der Inangriffnahme der Frage entschließen können, in welcher Haltung das Skelett zu montieren sein wird und welches Habitusbild anzunehmen ist. Die Montierung des Skelettes kann erst den Schlußstein bilden. Die reichen Erfahrungen der nordamerikanischen Paläozoologen in der Rekonstruktion und Montierung fossiler Skelette haben sie dazu geführt, nicht in den Fehler zu verfallen, mit der Montierung des Skelettes früher zu beginnen, bevor nicht der die Aufstellung leitende Fachmann sich ein Urteil über die Beziehungen des zu montierenden fossilen Tieres zu seiner ehemaligen Umwelt gebildet hat. Wir wollen also zunächst der Frage näher treten, auf welchen Wegen eine Lösung dieser schwierigen Probleme möglich ist und dabei einige Beispiele ins Auge fassen.

Die Feststellung der Gelenkverbindung benachbarter Knochen. — Fügt man die benachbarten Knochen eines fossilen Skelettes aneinander und versucht es, sie in den Gelenken aneinanderzupassen, so wird man die Beobachtung machen, daß die Gelenke sich sehr häufig nicht genau decken, sondern daß das eine konvexe Gelenk sehr häufig viel größer ist als das konkave Gelenk, wenn es sich um konvexo-konkave Gelenkverbindung handelt. Dies ist ja dadurch bedingt, daß das konvexe Gelenk im konkaven eine drehende Bewegung ausführt und je nach der Weite des Spielraumes dieses Gelenkendes mit konkaver Endfläche ist die konvexe Gelenkfläche des Anschlußknochens größer oder kleiner. Dies ist z. B. der Fall bei den im Ellbogengelenk zusammenstoßenden Knochen. Nun darf man nicht irgendeine Mittelstellung, die ja zweifellos möglich ist, als die normale Stellung betrachten. Zu welchen Irrtümern das führen kann, beweisen ja auf das schlagendste die in den meisten Museen falsch aufgestellten Skelette der lebenden Elefanten, bei denen man ja doch leicht Gelegenheit hätte, die Stellung der beiden Hauptabschnitte der Gliedmaßen zueinander festzustellen, wenn nur vorher Studien an lebenden Menagerietieren angestellt würden. Indessen zeigen die montierten Skelette des afrikanischen oder des indischen Elefanten stets eine unrichtige Stellung der Gliedmaßenabschnitte, in-

dem die untere Gelenkrolle des Humerus so in die obere Gelenkgrube der beiden Unterarmknochen eingefügt zu sein pflegt, daß der Arm bei dem stehend montierten Skelette im Ellbogengelenk geknickt, und zwar in einem nach vorne offenen Winkel geknickt erscheint, eine Stellung, die beim Elefanten in der Ruhestellung nicht zu beobachten ist, weil beim stehenden Tiere der Humerus aus dem Ellbogengelenk nach vorne herausspringt und das Gelenk daher „überknöchelt“ erscheint. Wie nicht nur die Beobachtung am lebenden Tiere, sondern jede Photographie eines lebenden afrikanischen oder indischen Elefanten zeigt, bildet somit der Oberarm

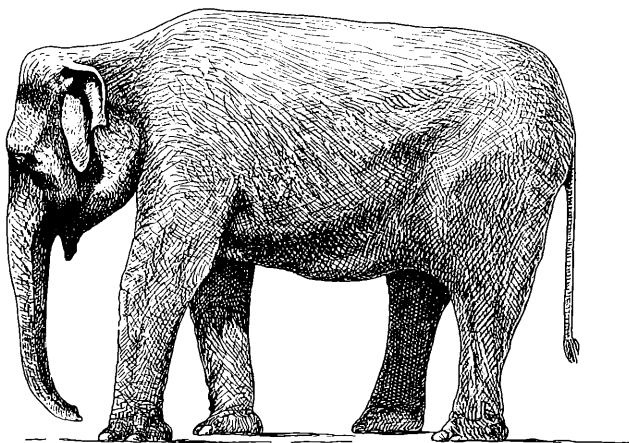


Fig. 38. Indischer Elefant in normaler Standsstellung; das alte Weibchen „Mizzi“ der Schönbrunner Menagerie in Wien. Man vergleiche dieses Bild mit den Skelettrekonstruktionen Fig. 36 und 37, und versuche es, die Muskulatur und Haut nach dem Vorbilde von Fig. 38 bei diesen Mammutrekonstruktionen zu ergänzen. Dabei wird deutlich werden, daß diese Skelettrekonstruktionen ebenso unrichtig sind, wie z. B. Fig. 228 und 233. (Zeichnung von O. Abel, 1918.)

mit dem Unterarm im Stehen nicht nur keinen nach vorne offenen Winkel, wie bei der überwiegenden Mehrzahl der tetrapoden Säugetiere, sondern der Oberarm steht nahezu senkrecht auf dem Unterarm und seine Achse ist infolge der erwähnten Überknöchelung des Ellbogengelenkes sogar ein wenig schräg zu der Achse des Unterarmes gestellt, so daß sie von oben-hinten nach unten-vorn verläuft (Fig. 38). Analog, nur in umgekehrter Richtung, liegen die Verhältnisse zwischen Oberschenkel und Unterschenkel beim indischen Elefanten, während die Hinterbeine des afrikanischen Elefanten meist auch in der Ruhestellung einen im Kniegelenke

nach hinten offenen Winkel bilden. Dieses Beispiel, auf das wir bei der Besprechung der Rekonstruktion fossiler Elefanten und Mastodonten noch zurückkommen werden, zeigt sehr klar, daß wir bei der Einlenkung fossiler Knochen sehr vorsichtig sein müssen, um nicht zu ganz falschen Vorstellungen über die Haltung der Gliedmaßenabschnitte zueinander zu gelangen. Wir werden die Verhältnisse der Gliedmaßenstellung der lebenden Elefanten aber nicht nur bei der Rekonstruktion fossiler Rüsseltiere zu berücksichtigen haben, sondern auch in jenen Fällen, in denen die Gliedmaäenelemente fossiler Wirbeltiere denen der lebenden Elefanten sehr ähnlich sind, die Ergebnisse der Untersuchungen über die Beinstellung der lebenden Elefanten zum Vergleiche heranziehen müssen, wie bei der Rekonstruktion der fossilen Amblypoden, der Arsinoitherien usf., um nicht in denselben Fehler zu verfallen, der uns bei den meisten montierten Skeletten der beiden lebenden Elefantenarten entgegentritt.

Wenn wir dagegen einen rezenten Elefanten nicht in Standstellung, sondern in Schreitstellung montieren, so werden wir Gelegenheit haben, den im Vorschreiten gehobenen Arm im Ellbogengelenk so zu stellen, daß die Gelenkrolle des Humerus voll in die Gelenkgrube des Unterarms eingreift. Der große Spielraum, der bei den meisten in Gelenkverbindung stehenden Knochen vorhanden ist, muß also vor der Ermittlung jener Position, in der das Skelett montiert werden soll, sorgfältig überprüft und die Stellung ermittelt werden, welche die beiden gelenkenden Knochen in der Ruhe und in der Bewegung gegeneinander einnehmen, da wir sonst schweren Irrtümern ausgesetzt sind.

Dieselbe Sorgfalt, die bei der Ermittlung der Schreit- oder Standstellung der Gliedmaßenabschnitte erforderlich ist, hat auch bei der Untersuchung der Wirbelsäule zu gelten. Hier werden die Zygapophysen sorgfältig in Deckung zu bringen sein, um die Krümmung der Wirbelsäule zu ermitteln, und dies gilt insbesondere für die Übergangsregion zwischen Hals und Rücken, da es sich hier um die Frage handelt, ob der Hals steil stand und mit der Rückenachse einen mehr oder minder großen Winkel einschloß oder ob sich der Hals ohne derartigen Wechsel der Achsenlage allmählich aus dem Rückenprofil nach vorn fortsetzte. Derartige Untersuchungen sind oft sehr schwierig durchzuführen, und in vielen Fällen bestehen hier zwischen den verschiedenen Forschern, die sich der Lösung dieses Problems zugewendet haben, Meinungsgegensätze. Auch die Gelenkverbindung des Schädels mit dem

ersten Halswirbel bedarf einer sehr genauen Untersuchung, um festzustellen, ob sich die Schädelachse als Verlängerung der Halsachse darstellt oder ob der Schädel mit dem Halse einen größeren oder kleineren Winkel bildete. Oft geben uns die Erhaltungszustände fossiler Wirbeltiere den entscheidenden Aufschluß, wie dies z. B. bei den Pterodactylen und Rhamphorhynchen der Juraformation der Fall ist, deren Skelette das Hals-Schädelgelenk noch im Kontakt zeigen (Fig. 39), aber in vielen anderen Fällen ist erst

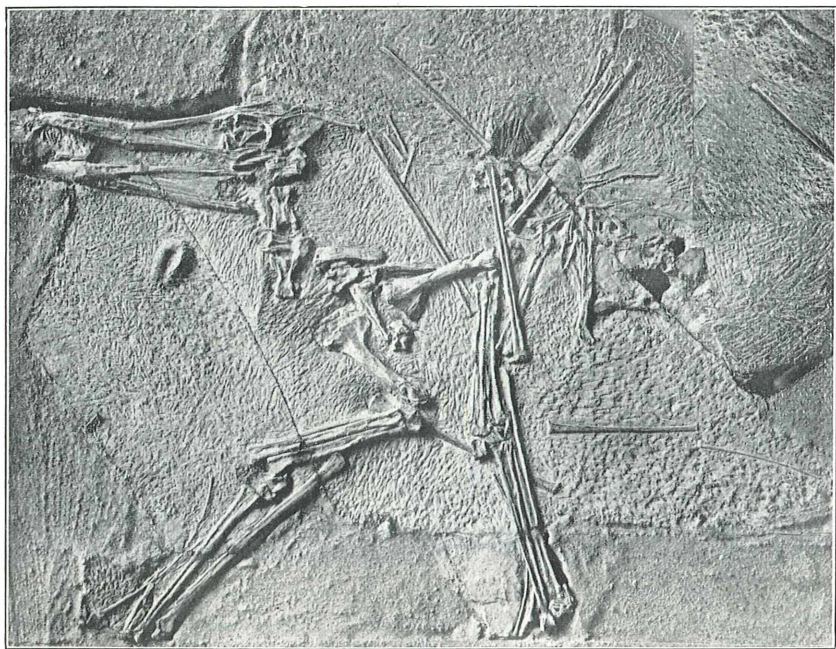


Fig. 39. Skelett von *Pterodactylus suevicus* Quenstedt, aus dem oberen weißen Jura (♂) von Nusplingen, Württemberg. Original im Naturhistorischen Museum zu Stuttgart. (Nach Felix Plieninger, 1907.)

eine mühsame Untersuchung notwendig, um diese Frage sicher beantworten zu können.

In jenen Fällen, in denen es sich um die Rekonstruktion von Formen handelt, die mit noch lebenden Formen in naher verwandtschaftlicher Beziehung stehen, sind diese Fragen meist nicht schwer zu beantworten. Immerhin gibt es aber auch hier genug Fälle, in denen besondere Vorsicht am Platze ist. Dies hat z. B. die genauere Untersuchung der Machairodontinen, einer aus-

gestorbenen Seitenlinie der Familie der Feliden, gezeigt. Erst durch die Untersuchungen von W. D. Matthew sind wir über die Rolle, die der Unterkiefer und der mächtige Eckzahn des Oberkiefers spielt, genauer unterrichtet worden, so daß wir erst jetzt in der Lage sind, eine richtige Rekonstruktion dieser sonderbaren Tiere, die zu den furchtbarsten Räubern der Tertiärformation und der Eiszeit gehört haben, durchführen zu können (Fig. 40). Wo es sich jedoch um die Rekonstruktion von fossilen Skeletten handelt, die Tieren angehörten, welche mit den noch lebenden in keinem engeren Verwandtschaftsverhältnisse stehen, hilft uns bisweilen eine sorgfältige Analyse der Skelettverhältnisse analog an-

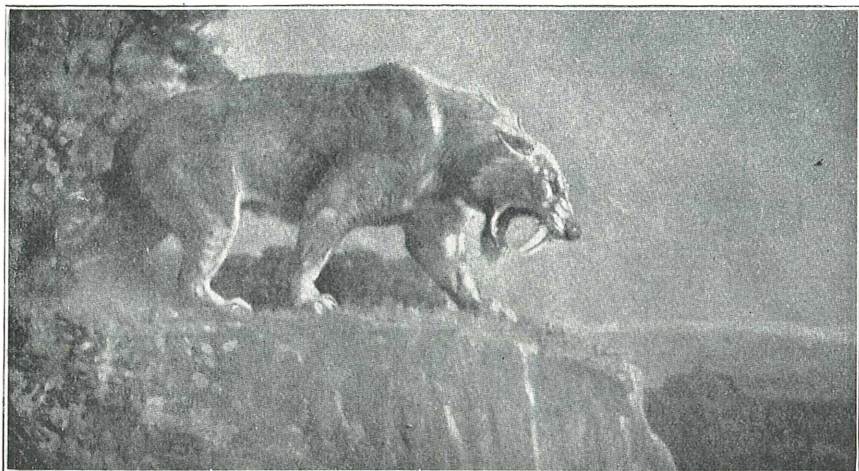


Fig. 40. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Smilodon neogaeus* aus dem pliozänen Pampaslehm Argentinien. Rekonstruktion von Ch. R. Knight.
(Nach H. F. Osborn.)

gepaßter Typen aus anderen, nicht näher verwandten Gruppen, wie dies z. B. bei einem Vergleiche der Ichthyosaurier und Wale der Fall ist; es liegen aber auch genug Fälle vor, in denen wir in der Gegenwart keine genau analogen Typen kennen, so daß wir bei der Rekonstruktion der fossilen Formen in solchen Fällen auf die Analyse der fossilen Reste selbst angewiesen sind. Dies ist z. B. der Fall bei den Flugsauriern, die sich in durchaus eigenartiger Weise an den aktiven und passiven Flug angepaßt haben und bei denen uns sowohl die Fledermäuse als auch die Vögel als Vergleichstypen im Stiche lassen. Dies war auch der Grund, weshalb wir verhältnismäßig so lange Zeit gebraucht haben, um die

Funktion des Skelettes dieser eigentümlichen Formen zu verstehen und die Tiere in einer physiologisch-möglichen Körperstellung zu rekonstruieren. Die paläozoischen Panzerfische sind ein weiteres Beispiel für derartige Typen, die in der lebenden Tierwelt kein physiologisch gleichwertiges Gegenstück finden, dessen Vergleich uns das Verständnis der Funktion der einzelnen Körperteile restlos erschließen könnte, so daß wir auch in diesem Falle lange Zeit gebraucht haben, um uns ein halbwegs befriedigendes Bild von dem Aussehen, der Körperhaltung und Bewegungsart dieser Tiere entwerfen zu können. Auch unter den Säugetieren der Vorzeit liegen einzelne Typen vor, zu deren Verständnis wir nur durch

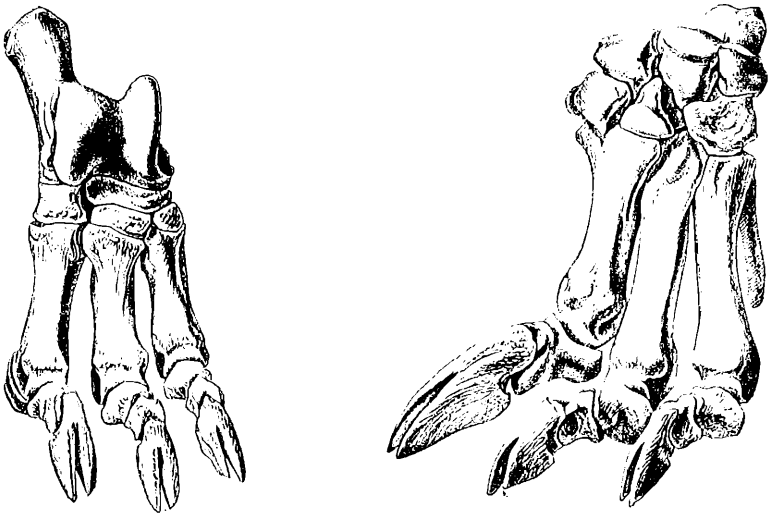


Fig. 41. Handskelett (rechts) und Fußskelett (links) von *Moropus elatus*, einem Chalicotheriiden aus dem Miozän Nordamerikas. (Stark verkleinert.) (Nach W. J. Holland.)

sorgfältige Untersuchungen der fossilen Objekte allein gelangen können, wie z. B. die merkwürdigen Chalicotheriiden zeigen, deren Hände und Füße in Krallen enden, die als Grabwerkzeuge dienten (Fig. 41). Ähnlichkeiten oberflächlicher Natur haben uns früher dazu verleitet, die Funktion der Gliedmaßen der Chalicotheriiden als dieselbe anzusehen, wie sie bei den grabenden Xenarthren Südamerikas, also bei den Gürteltieren, Ameisenbären usw. vorliegt, es hat sich jedoch bei genauerer Untersuchung ergeben, daß diese Analogien nur oberflächlicher Natur sind und nicht ausreichen, um uns den Bau und die Funktion der Gliedmaßen der Chalicotheriiden verständlich zu machen. So sind wir also häufig allein darauf an-

gewiesen, aus der sorgfältigen Untersuchung der Gelenkverbindungen zwischen den benachbarten Knochen fossiler Wirbeltiere einen Schluß auf ihre Stellung und auf ihre Funktion zu ziehen.

Die Rekonstruktion der Körperhaltung und der Gliedmaßenstellung. — Mit der Feststellung des Gelenkverbandes der aneinandergrenzenden Knochen eines fossilen Skelettes ist zwar ein sehr wichtiger Schritt zur Erfassung des Gesamtbildes der fossilen Form getan, aber damit ist die Frage nach der Gliedmaßenstellung und der allgemeinen Haltung der Körperteile, wie des Halses, des Schädels, des Schwanzes usw., nur zum Teil beantwortet. Freilich setzt uns schon eine sorgfältige Untersuchung der Gelenkverbindung zwischen Schädel und Atlas in die Lage, ein Urteil über die Art des Achsenwinkels zwischen Schädel und Hals zu gewinnen, aber es bleiben sowohl hier als auch bei den übrigen Abschnitten des Körpers zahlreiche Fragen offen, die auf anderen Wegen beantwortet werden müssen.

Zu diesen notwendigen Ergänzungen der Untersuchungen, die einer Rekonstruktion voranzugehen haben, wenn dieselbe einen Anspruch auf wissenschaftlichen Wert erheben darf, gehören Muskelstudien.

Die Muskulatur ist nun freilich bei den fossilen Tieren mit überaus seltenen Ausnahmen nicht erhalten und in den wenigen Fällen, wo konservierte Muskeln vorliegen, wie bei den im sibirischen Landeise eingefrorenen Mammutleichen aus der Eiszeit, spielen sie keine Rolle, da die allgemeine Körperhaltung, Gliedmaßenstellung usw. auch auf anderen Wegen erschlossen werden kann und weil gerade in diesem Falle aus der Muskulatur kaum der Nachweis zu erbringen wäre, daß das Ellbogengelenk des Elefanten in Standstellung sich in luxiertem Zustande befindet, wovon später noch die Rede sein wird. Auch die anderen sehr seltenen Überreste von fossilen Wirbeltieren, bei denen sich in versteinertem Zustande Muskeln erhalten zeigen, kommen bei der Frage der Rekonstruktion der Muskulatur eines fossilen Tieres nicht in Betracht.

Wir sind daher bei der Rekonstruktion der Muskulatur fossiler Formen ausschließlich auf die Flächen oder Vorsprünge angewiesen, die uns zeigen, daß an gewissen Stellen des Skelettes Muskelgruppen entsprangen oder sich ansetzten; in der Regel entsprechen rauhe Flächen oder grubige Vertiefungen dem Ursprungsorte von Muskelbündeln, während ihre Ansatzstellen oder Insertionsstellen durch Vorsprünge, Knöpfe oder Leisten bezeichnet zu sein pflegen.

Diese Tatsache setzt uns in den Stand, auch in jenen Fällen ein ziemlich genaues Bild von der Stärke und dem Verlaufe einzelner Muskeln zu gewinnen, die in Verbindung mit den Knochen des Tieres standen und an ihnen die deutlichen Spuren ihres Ursprunges oder Ansatzes zurückgelassen haben. So ist es L. Dollo möglich geworden, schon vor längerer Zeit die Muskulatur der Hinterbeine und des Beckens bei dem bekannten orthopoden „Dinosaurier“ Iguanodon zu ermitteln und auf diese Weise ein Urteil über die Gangart und Körperhaltung dieses ausgestorbenen Reptils zu gewinnen.

Unter den zahlreichen Merkmalen, auf die bei der Beantwortung der Frage nach der Körperhaltung und Gliedmaßenstellung zu achten ist, gehört auch die Berücksichtigung des Vorhandenseins und des Verlaufes von Sehnenzügen oder Muskeln, die mitunter verknöchert sind. Solche Fälle treten uns in der Wirbelsäule der Ornithischier, wie z. B. bei Iguanodon (Fig. 32) oder dem kletternden Hypsilophodon entgegen und sind zur Beurteilung der Schwanzhaltung und damit der allgemeinen Körperhaltung und der Bewegungsart von größter Wichtigkeit. Ebenso wichtig sind übrigens auch die verknöcherten Sehnen oder „Sesambeine“ in dem Armskelett der fossilen Flugsaurier, da sie durch ihre Ausbildung und Lage zu den übrigen Knochen der Vorderextremität das Vorhandensein eines Propatagiums, d. i. einer Hautduplikatur zwischen dem Halse und der Vorderseite der Arme beweisen, die zur Vervollständigung unserer Vorstellung von dem Aussehen dieser eigentümlichen Flugtiere des Mittelalters der Erde von Bedeutung ist.

Die Ermittlung der Muskelzüge und ihrer Stärke ist aber nicht nur notwendig zur Beurteilung der Funktion gewisser mit ihnen in Verbindung stehender Skeletteile, sondern auch für die Feststellung des Gesamtbildes eines fossilen Tieres von Wert. So ist es keineswegs nebensächlich, ob wir eine fossile Form mit sehr dicken und plumpen oder mit schlanken und zarten Gliedmaßen rekonstruieren. Man hat in der Regel angenommen, daß die Saurischier und Ornithischier sehr dicke, elefantenartige Gliedmaßen besaßen. Das mag für Formen wie Brontosaurus und Diplodocus oder Brachiosaurus gelten, aber kaum für das große Heer der bipeden Saurischier und Ornithischier. Die Ähnlichkeit zwischen diesen nur mehr auf den Hinterbeinen gehenden Reptilien und den Vögeln erstreckt sich zweifellos nicht nur auf gewisse Übereinstimmungen des Skelettbaues und der Formen der einzelnen Skelettelemente, die gleichsinnig funktionieren, sondern erstreckt sich wohl auch auf

gewisse andere Körperteile, wie z. B. auf den Unterschenkel und Mittelfuß. Wir sind gewöhnt, in dem Hinterbein eines Laufvogels ein sehr schlankes, nur im Schenkelabschnitt stärkeres Bein zu erblicken; genau dieselbe Stärke bzw. Schwäche der Muskulatur des Mittelfußabschnittes, sowie des Unterendes des Schienbeinabschnittes werden wir aber z. B. für *Compsognathus* oder *Ornitholestes* (Fig. 42) annehmen müssen.

Überhaupt bestehen über die Körperfülle gewisser fossiler Reptilien ganz merkwürdige Anschauungen. Sie mögen zum Teil dadurch bedingt sein, daß man stets an den in den Schausammlungen so häufigen Leguan zu denken pflegt oder ein in der Tat meist dickleibiges Krokodil zum Vergleiche heranzieht. Es scheint mir



Fig. 42. Rekonstruktion des Skelettes von *Ornitholestes hermanni*: ein kleiner Raubdinosaurier aus den Morrison Beds (Atlantosaurus Beds oder Como-Beds, oberste Juraformation) des „Bone Cabin Quarry“ in Wyoming. Original im Amer. Mus. Nat. Hist. New York. (Nach H. F. Osborn.)

jedoch, als ob es richtiger wäre, bei der Rekonstruktion des Lebensbildes fossiler Ornithischier und zweibeiniger Saurischier an Vögel, und zwar an gerupfte Vögel zu denken, die meines Erachtens die weitaus beste Vorstellung vom Aussehen dieser bipeden Reptilien zu geben vermögen. Am nächsten scheint mir das Bild eines gerupften Truthahns dem Bilde zu kommen, das wir uns von einem Dinosaurier mit bipeder Körperhaltung entwerfen müssen, was die Verhältnisse der Muskulatur und des gesamten Habitus betrifft.

Die große Schwierigkeit der Rekonstruktion fossiler Wirbeltiere in der ihnen zukommenden Gliedmaßenstellung und Körperhaltung geht am besten aus den zahlreichen Versuchen hervor, die H. F. Osborn und W. D. Matthew für die Rekonstruktion von

Tyrannosaurus rex aus der oberen Kreide Nordamerikas entworfen (Fig. 43, 44), ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, zu einem Bilde zu gelangen, das nach jeder Richtung hin befriedigen würde.

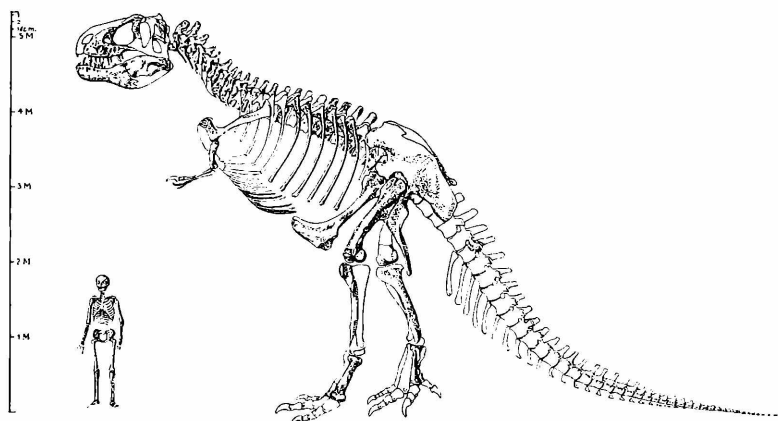


Fig. 43. Erste Rekonstruktion (vgl. die spätere, Fig. 44) von *Tyrannosaurus rex* Osborn, aus der oberen Kreide Nordamerikas, im entsprechenden Größenverhältnisse zu einem Menschen skelett. (Nach H. F. Osborn.)

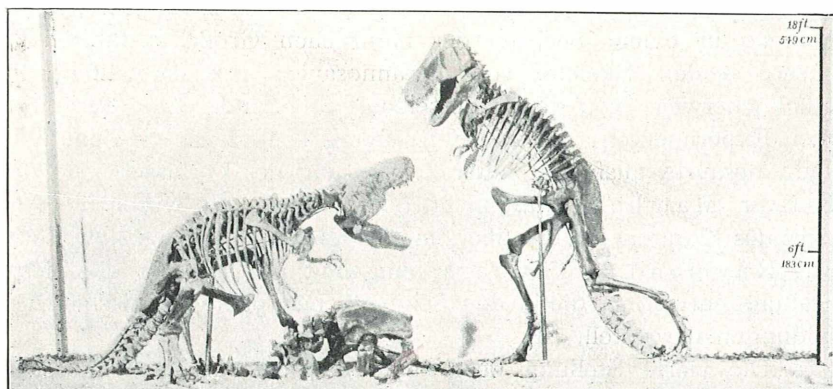


Fig. 44. Zwei Skelette von *Tyrannosaurus rex* aus der Oberkreide Nordamerikas, rekonstruiert im American Museum of Natural History zu New York. (Nach H. F. Osborn.)

H. F. Osborn sagt in einem seiner Berichte über die Restauration des *Tyrannosaurus* (1913) folgendes, das ich hier in Übersetzung wiedergebe :

„Die Montierung dieser beiden Skelette stellt mechanische Probleme von besonders großer Schwierigkeit dar. Die Größe und

das Gewicht der verschiedenen Skelettstücke ist enorm. Die Höhe des Schädels über dem Boden beträgt 18 bis 20 Fuß in der Standstellung; das Kniegelenk erreicht eine Höhe von 6 Fuß über dem Boden. Alle Knochen sind massiv; besonders schwer ist das Becken, das Femur und der Schädel. Die mit der Rekonstruktion von *Brontosaurus* und anderen großen Dinosauriern gemachten Erfahrungen zeigten, daß es unmöglich ist, ein Metallgerüst in der richtigen Stellung aufzubauen, bevor die Knochen wirklich zusammengefügt sind. Auch der Entwurf eines in kleinen Dimensionen ausgeführten Modells der ganzen Rekonstruktion des Tieres vermag dieser Schwierigkeit nicht abzuhelfen.

„Daher wurde bei der Vorbereitung von *Tyrannosaurus* für die Aufstellung eine neue Methode eingeschlagen, nämlich ein verkleinertes Modell jedes einzelnen Knochens des ganzen Skelettes auszuführen und dieses kleine Skelett mit beweglichen Gelenken und Teilen auszustatten, so daß alle Untersuchungen und Experimente über die Stellung an den Modellen ausgeführt werden konnten.

„Dieses schwierige und heikle Unternehmen wurde Mr. Erwin Christman vom künstlerischen Stab der Abteilung für Paläontologie der Vertebraten am Museum anvertraut, der zwei sehr genaue Modelle in einem Sechstel der natürlichen Größe ausführte, die unsere beiden Skelette von *Tyrannosaurus rex* darstellten, die glücklicherweise von genau derselben Größe sind. Eine Serie von drei Experimenten, die Mr. Christman über die Stellung von *Tyrannosaurus* ausführte, unter der Leitung des Verfassers und des Kurator Matthew, war nicht befriedigend. Es wurde die Ansicht des Kurators für Reptilien im Zoologischen Park von New York, Mr. Raymond L. Ditmars, eingeholt und sodann die vierte Stellung entworfen, die in den beigegebenen photographischen Abbildungen dargestellt ist.

„Die vierte Stellung oder Stellungsstudie für die in Aussicht genomme Montage der Originale ist die Stellung, in der sich zwei gleich große Reptilien befinden, die durch dieselbe Beute angelockt erscheinen. Ein Reptil ist über die Beute (durch den Teil eines Skelettes markiert) gebeugt. Der Grund für die Wahl dieser Stellung war der Wunsch, den vollständig erhaltenen Schädel und das Becken möglichst tief gegen den Beschauer zu verlegen. Das zweite Reptil ist in Angriffsstellung dargestellt und erreicht so fast die volle Höhe, bis zu der sich das Tier aufrichten konnte. Der allgemeine Eindruck dieser Gruppe ist der denkbar beste und sehr

realistisch, besonders die gebeugte Stellung. Ein fünfter Positionsversuch soll einige weitere Stellungsmöglichkeiten zur Darstellung bringen. Die aufrechte Figur ist nicht gut ausbalanciert und wäre wirkungsvoller, wenn die Beine näher beisammen stünden, die Schenkel steiler, und der Körper aufrechter stünde. Diese Reptilien haben eine Reihe starker Bauchrippen, die in den Modellen nicht dargestellt sind. Die vierte Position zeigt das Becken in einer fast unmöglichen Stellung, wie am Ischium und Pubis wahrzunehmen ist.

„Die Seitenansicht dieses vierten Positionsversuches stellt das Tier in dem Momente unmittelbar vor dem konvulsiv erfolgenden einzigen Ansprunge und Bisse dar, der die Kampfart der Reptilien nach den Beobachtungen von Mr. Ditmars von der aller Säugetiere unterscheidet.“

Diese Auseinandersetzungen Osborns über die Versuche der Rekonstruktion von *Tyrannosaurus* sind außerordentlich lehrreich. Sie beleuchten die großen Schwierigkeiten, die bei der Lösung der verschiedenen Fragen nach der allgemeinen Körperhaltung, Beinsetzung etc. der fossilen Wirbeltiere vorliegen und zeigen, in welcher Weise man bestrebt sein muß, die Antwort auf diese Probleme zu suchen. Ich habe den Eindruck, daß es notwendig wäre, zur Lösung der Frage nach der Körperhaltung und Gliedmaßenstellung des *Tyrannosaurus rex* in eingehenderer Weise, als dies bisher der Fall gewesen zu sein scheint, die großen Raubvögel, z. B. die großen Tagraubvögel der Gattungen *Sarcorhamphus*, *Gyps*, *Vultur* usw. zum Vergleich heranzuziehen. Das Bild von *Tyrannosaurus* würde dadurch zwar eine Abänderung gegenüber den bisherigen, immerhin sehr wertvollen Rekonstruktionsversuchen bedeuten, aber, wie ich meine, in mancher Hinsicht der Wirklichkeit näher kommen. Die Lebensweise dieser riesigen Dinosaurier dürfte von der unserer heutigen großen Tagraubvögel, wenigstens soweit dies ihre Bewegung auf dem Boden betrifft, in vielen Punkten nicht sehr verschieden gewesen sein. Freilich ist hier immer an einen gerupften Vogel, nicht an den Vogel im Federkleide zu denken. In dieser Hinsicht sind gewiß noch viele eingehende Studien und Vergleiche notwendig, die uns langsam zu einer der Wirklichkeit immer näher kommenden rekonstruktiven Vorstellung bringen werden.

Die Rekonstruktion der Körperoberfläche.

Um eine Skelettrekonstruktion zum Zwecke der Aufstellung in einer Schausammlung durchzuführen, ist es nicht notwendig, sich

mit der Frage der Bedeckung der Körperoberfläche der fossilen Formen eingehender zu beschäftigen. Der Beantwortung dieser Frage wird jedoch der Forscher wie der Künstler nicht entgehen können, die es versuchen, das Tier in „Vollrekonstruktion“, also als Lebensbild, darzustellen.

Bei Reptilien, die hochgradig an das Wasserleben angepaßt waren und bei denen keine Spur von knöchernen Hautschildern gefunden worden ist, darf angenommen werden, daß sie ebenso wie die lebenden Wale nackt gewesen sind. Wir durften diese Annahme schon zu einer Zeit machen, in der noch nicht die prächtigen Hautexemplare in den Liasschiefern von Holzmaden in Württemberg zum Vorschein gekommen waren; wir müssen dasselbe auch für die Plesiosaurier annehmen, obwohl wir bisher noch kein „Hautexemplar“ dieses Tieres kennen, da wir bei den zahlreichen Resten dieser Tiere im Lias Englands und Deutschlands niemals eine Spur von Panzerplatten gefunden haben, die etwa Hautschildern zur Unterlage hätte dienen können. Auch die beiden, gleichfalls hochgradig an das Wasserleben angepaßten Krokodilgattungen *Metriorhynchus* und *Geosaurus* sind nackt gewesen wie die Ichthyosaurier, während uns in den Teleosauriden andere marine Krokodile entgegenreten, die einen starken Knochenplattenpanzer besaßen und daher wohl auch einen Panzer aus Hornschildern getragen haben müssen. Würde uns nicht der Fund mehrerer trefflich erhaltener Exemplare in den lithographischen Schiefern Bayerns gezeigt haben, daß *Geosaurus* keinen Panzer besaß, sondern gänzlich nackt war, so hätten wir bei dem Vergleich mit *Teleosaurus* allerdings schwanken müssen, ob wir bei diesem Krokodil des Jurameeres einen Panzer hätten rekonstruieren sollen oder nicht.

Die außerordentlich schwierige Frage nach der Beschaffenheit der Körperoberfläche bei den Saurischiern und Ornithischiern ist in den letzten Jahren durch mehrere Funde von sogenannten „Mumien“ von *Trachodon* (Fig. 45) in der oberen Kreideformation Nordamerikas (Converse County, Wyoming) sehr gefördert worden. Bei diesen „Mumien“, die heute freilich nichts anderes darstellen als Sandsteinpseudomorphosen nach einer *Trachodon*-mumie, so daß diese selbst bis auf das Skelett völlig zerstört worden ist, ist die Haut im Abdrucke vorzüglich erhalten (Fig. 46), und zwar ist die eigenartige Skulptur der Hautoberfläche so auffallend jener des „Gila Monster“ (Fig. 47), der einzigen lebenden giftigen Eidechse (*Heloderma suspectum*), ähnlich, daß H. F. Osborn die Vermutung ausgesprochen hat, ob nicht der Dinosaurier *Trachodon*

der oberen Kreide eine ähnlich bunt gefärbte Haut besessen haben könnte wie die lebende Eidechse *Heloderma*, deren Körper von graubrauner bis grauer Grundfarbe mit zahlreichen orangegelben Flecken bedeckt ist. Dies ist bisher der einzige, freilich schwache Anhaltspunkt für die Annahme, daß die Saurischier und Ornithischier



Fig. 45. Pseudomorphose nach einer Mumie von *Trachodon annectens* Marsh, aus der obersten Kreide von Converse County, Wyoming. Original im American Museum of Natural History, New York. Stark verkleinert. (Nach H. F. Osborn.)

der Vorzeit nicht einfärbige und unscheinbar gefärbte Tiere waren wie z. B. die Krokodile, sondern daß sie teilweise wenigstens durch bunte Farben gekennzeichnet waren. Dies liegt für die landbewohnenden Saurischier und Ornithischier keineswegs außerhalb des Bereiches der Möglichkeit, wenn wir an die Färbung der Lacertilien und Schlangen oder an die bunten Hautlappen mancher



Fig. 46. Pseudomorphose der Haut von *Trachodon annectens* mit erhaltener Skulptur. Zu beachten sind die isolierten Gruppen größerer Buckel, die allmählich in die Hautpartien mit feinerer Skulptur übergehen, ca. $\frac{1}{2}$ der natürlichen Größe.
(Nach H. F. Osborn.)

Vögel denken, läßt sich aber einstweilen nicht durch irgend einen anderen Analogieschluß, als er uns in der Beschaffenheit der Hautskulptur von Trachodon entgegentritt, zwingend beweisen.

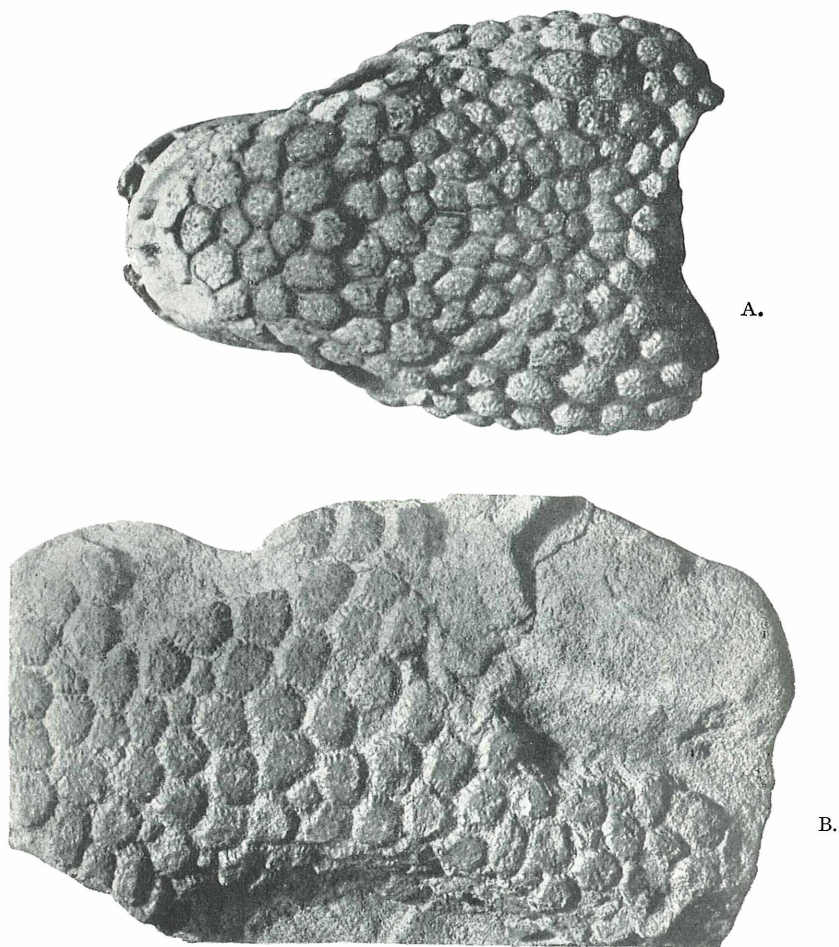


Fig. 47. A: Hautskulptur des Schädels von *Heloderma suspectum*, dem „Gilatier“, verglichen mit B: Hautskulptur von *Trachodon annectens*. Beide Figuren in $\frac{3}{4}$ natürl. Größe. (Nach H. F. Osborn.)

In einzelnen Fällen sind uns Fellreste fossiler Tiere erhalten geblieben, so daß wir nicht nur im allgemeinen über den Besitz eines Fellkleides auch bei Formen, deren lebende Verwandte keines mehr besitzen, unterrichtet sind, sondern auch über die Farbe und

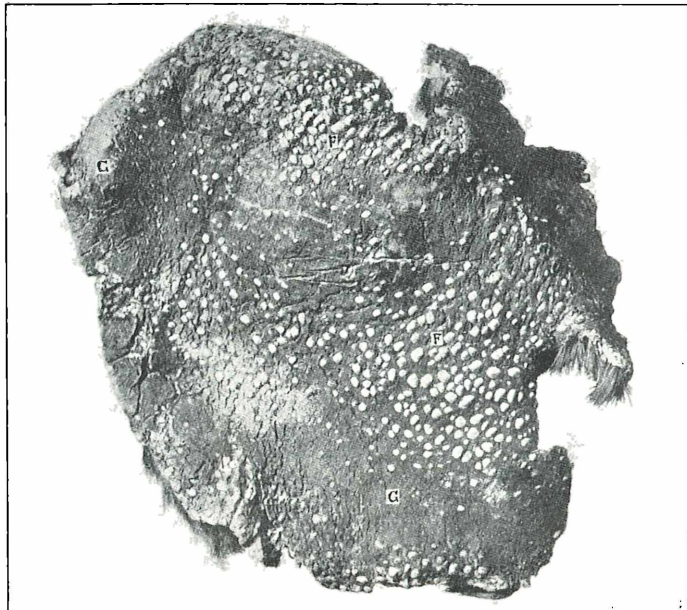
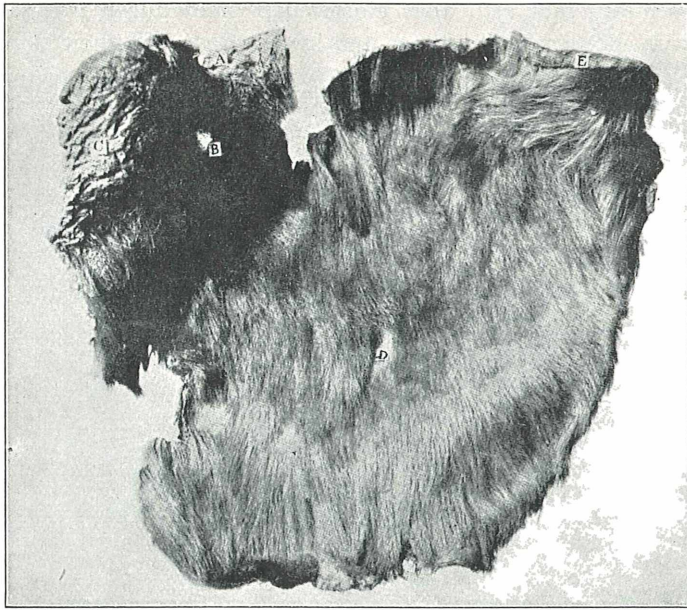


Fig. 48. Fellrest von *Grypotherium domesticum* aus einer Höhle von Ultima Speranza in Patagonien. $\frac{1}{16}$ der natürl. Größe. A Außenseite, B Innenseite des Fellstückes, auf der letzteren Knochenkerne sichtbar. (Nach A. Smith Woodward.)

Länge der Haare Anhaltspunkte gewinnen können. Beispiele für solche, auch durch Fellreste belegte fossile Tiere sind das eiszeitliche Mammut und sein Zeitgenosse, das wollhaarige Nashorn (*Coelodonta antiquitatis*), sowie *Grypoterium domesticum* aus dem Plistozän Argentiniens, von dem einige gut erhaltene Hautstücke mit Fellüberresten aus patagonischen Höhlen (Fig. 48) bekannt geworden sind. Daß auch trotz dieser Funde, die uns doch immerhin über das Aussehen dieser fossilen Arten besser aufklären, als dies bei den nur aus Skelettresten bekannten Typen der Fall ist, noch genug Fehler bei der Rekonstruktion gemacht werden können, zeigt die Mammutrekonstruktion durch Pfizenmayer (Fig. 207). Dieser Autor stellt das Mammut zwar mit einem aus langen braunen Haaren bestehenden Fellkleid dar, aber dieses Fell ist wie gekämmt oder gestriegelt dargestellt, während wir an ein dicht verfilztes Fell denken müssen (Fig. 217), wie es uns in der Gegenwart vom Wisent bekannt ist.

Die Rekonstruktion des Mammuts, von der später ausführlicher die Rede sein soll, zeigt übrigens recht klar, daß selbst die sorgfältigste und auf alle morphologischen und biologischen Fragen Bedacht nehmende Rekonstruktion nur einen Annäherungswert an die Wirklichkeit darstellen kann. Wir hatten früher nicht auf das Vorhandensein eines starken Fettbuckels beim Mammut geschlossen; dieser Eiszeitelefant hat jedoch sicher einen solchen Fetthöcker, ähnlich wie z. B. der Yak, besessen, da die von der Hand des paläolithischen Menschen stammenden Mammutdarstellungen diesen Fetthöcker deutlich zur Schau bringen (Fig. 221 u. f.). So bleiben immer, auch bei der sorgfältigsten und auf einer sehr breiten Grundlage aufgebauten wissenschaftlichen Rekonstruktion eines fossilen Tieres gewisse Einzelheiten zur Vollendung des Bildes übrig, so daß wir uns nie mit einer scheinbar bis in die letzten Einzelheiten durchgeführten Rekonstruktion zufrieden geben dürfen, sondern immer von neuem die Richtigkeit der einzelnen Teile der Rekonstruktion überprüfen müssen.

Freilich hätte uns auch ohne Zuhilfenahme der paläolithischen Mammutzeichnungen die eingehende paläobiologische Analyse des Mammuts auf den Gedanken bringen können, daß diese Elefanten einen Fettbuckel besessen haben. Wir wußten schon lange, daß die Mammute ausgesprochene Steppenbewohner gewesen sein müssen und daß ihr Wohngebiet in den von Stürmen durchwehten Hochsteppen Asiens so gut wie in der nordamerikanischen Eiszeitsteppe und in den Steppengebieten zwischen dem nordischen In-

landeise Europas und den bis tief in das Alpenvorland hinabreichenden Moränen der Alpengletscher zu suchen ist. Eine solche Lebensweise ist aber nicht sehr verschieden von jener, wie sie der lebende Yak in den Hochsteppen Tibets führt. Beim Yak sammelt sich während der nahrungsreichen Sommerzeit Fett an, das in dem Rückenhöcker aufgespeichert wird, ebenso wie dies in den Rückenhöckern des Dromedars und des Trampeltiers, dem Fettschwanz der Fettschwanzschafe oder den Gesäßhöckern einiger madagassischer Halbaffen (z. B. *Chirogaleus*, *Microcebus*, *Opolemur*) in der nahrungsreichen Jahreszeit der Fall ist. Wir würden daher auch berechtigt sein, derartige Fettspeicher auf dem Rücken des wollhaarigen Nashorns der Eiszeit, dem Begleiter des Mammuts, anzunehmen, wenn

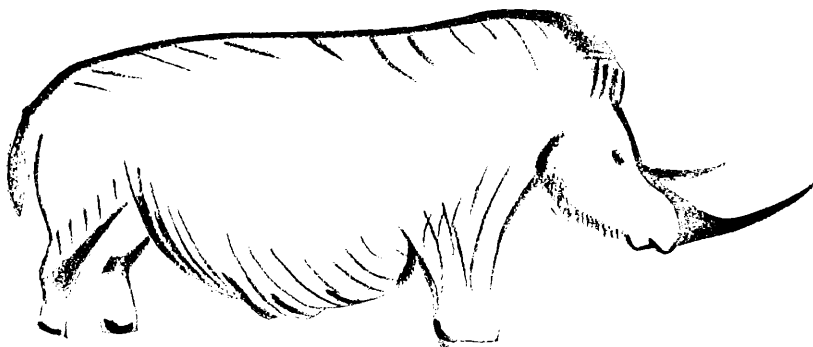


Fig. 49. Abbildung des sogenannten „wollhaarigen“ Nashorns (*Coelodonta antiquitatis* Blum.) aus der Eiszeit, an der Höhlenwand der Grotte von Font-de-Gaume (Dordogne). Die Darstellung ist in Ocker ausgeführt. Sie stammt möglicherweise noch aus dem Aurignacien, was Abbé Henri Breuil vermutet, doch gehört sie wahrscheinlich der Magdalénienzeit an. (Nach H. Breuil.)

wir nicht auch darüber Belege in Gestalt von freilich nur rohen Zeichnungen des Eiszeitmenschen besitzen würden (Fig. 49), die das Vorhandensein solcher Fetthöcker auch bei den Steppen-nashörnern der Eiszeit beweisen (Fig. 50).

Fraglich bleibt in den meisten Fällen die für das Gesamtbild des Tieres jedenfalls sehr bezeichnende Bedeckung des Körpers mit Epidermalbildungen, wie Hörnern, Schuppen, Schildern usw. Bis zu einem gewissen Grade gestatten uns freilich die knöchernen Grundlagen solcher Bildungen, wie z. B. die knöchernen Hornsockel der fossilen Nashornschädel, ein Bild von dem Vorhandensein solcher Bildungen überhaupt zu gewinnen; es ist aber überaus schwer, sich über die Länge solcher Hörner ein Urteil zu bilden. Wir würden z. B. kaum aus den verhältnismäßig schwachen An-



Fig. 50. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Coelodonta antiquitatis* (vgl. Fig. 2 und 49), darstellend eine Kuh und ihr Kalb, in der winterlichen Lößsteppe Niederösterreichs in der Gegend von Krems. Im Hintergrunde eine Herde Mammute.
(Nach einer Zeichnung von O. Abel, 1918.)

satzstellen der Hörner bei dem afrikanischen Doppelnashorn auf die Entwicklung so riesiger Hörner schließen können, wie sie z. B. von Schillings abgebildet und beschrieben worden sind. Daher sind wir auch über die Länge solcher Hornbildungen, die bei ausgestorbenen Formen anzunehmen sind, nur sehr ungenügend unterrichtet. Wir werden wohl vermuten dürfen, daß z. B. *Triceratops* oder die anderen *Ceratopsiden* (vgl. Fig. 155 u. f.) mächtige Hörner besessen haben, da ja die gewaltigen Knochenzapfen als Grundlagen dieser Epidermalbildungen erhalten sind, aber über ihre genaue Länge können wir uns bis jetzt noch kein zutreffendes und genaues Urteil bilden.

Indessen werden wir doch aus der Tatsache, daß bei den *Stegosauriden* (vgl. Fig. 133 u. f.) und *Acanthopholididen* (z. B. *Polacanthus*) Knochenpanzerbildungen vorhanden sind, darauf schließen dürfen, daß nicht nur diejenigen Stellen des Körpers, welche eine solche knöcherne Panzerunterlage besaßen, mit Hornstacheln bewehrt waren, sondern daß wir uns auch die übrigen Körperteile mit Hornstacheln und Spitzschuppen bewehrt denken müssen. Diese Vorstellung entspricht dem Bilde, das uns in der Gegenwart durch die Gattungen *Moloch* und *Phrynosoma* geboten wird, deren Leib über und über mit Hornstacheln bewehrt ist, ohne daß wir bei diesen lebenden Formen eine knöcherne Grundlage für diese kräftigen Stacheln entdecken könnten. Merkwürdigerweise führen die beiden Gattungen *Moloch* und *Phrynosoma*, obwohl nicht näher miteinander verwandt und in weit voneinander entfernten Gebieten wohnend, fast genau dieselbe Lebensweise. Der *Moloch*, eine Gattung aus der Familie der *Agamiden*, ist ausschließlich aus Süd- und Westaustralien bekannt; das schwerfällige Tier führt ein Tag-, oder richtiger ein Sonnenleben und gräbt sich über Nacht in den Sand ein. Seine Nahrung besteht fast ausschließlich aus Ameisen (Fig. 51).

Die der Familie der Leguane angehörende Gattung *Phrynosoma* (Fig. 52) ist in Nordmexiko und in den südlichen Teilen der Vereinigten Staaten zuhause. Man hat dieses Tier wiederholt mit dem *Moloch* verglichen und es „einen Vertreter des *Molochs* unter den Leguanen“ genannt; in der Tat ist die Gesamterscheinung beider Arten überraschend ähnlich. Damit steht aber auch die Gleichartigkeit der Lebensweise in Zusammenhang. Auch dieses kleine Reptil bewohnt sandige, sonnige Hochebenen, gräbt sich über Nacht in den Sandboden ein und geht tagsüber seiner Nahrung nach, die gleichfalls in kleinen Insekten, hauptsächlich aus

Ameisen, daneben aber auch aus Spinnen und zuweilen auch aus kleinen Käfern besteht.

Genau derselbe Typus, den uns in der Gegenwart die Gattungen *Moloch* und *Phrynosoma* darstellen, wird uns unter den fossilen Reptilien durch die *Stegosauriden* und die *Acanthopholi-*

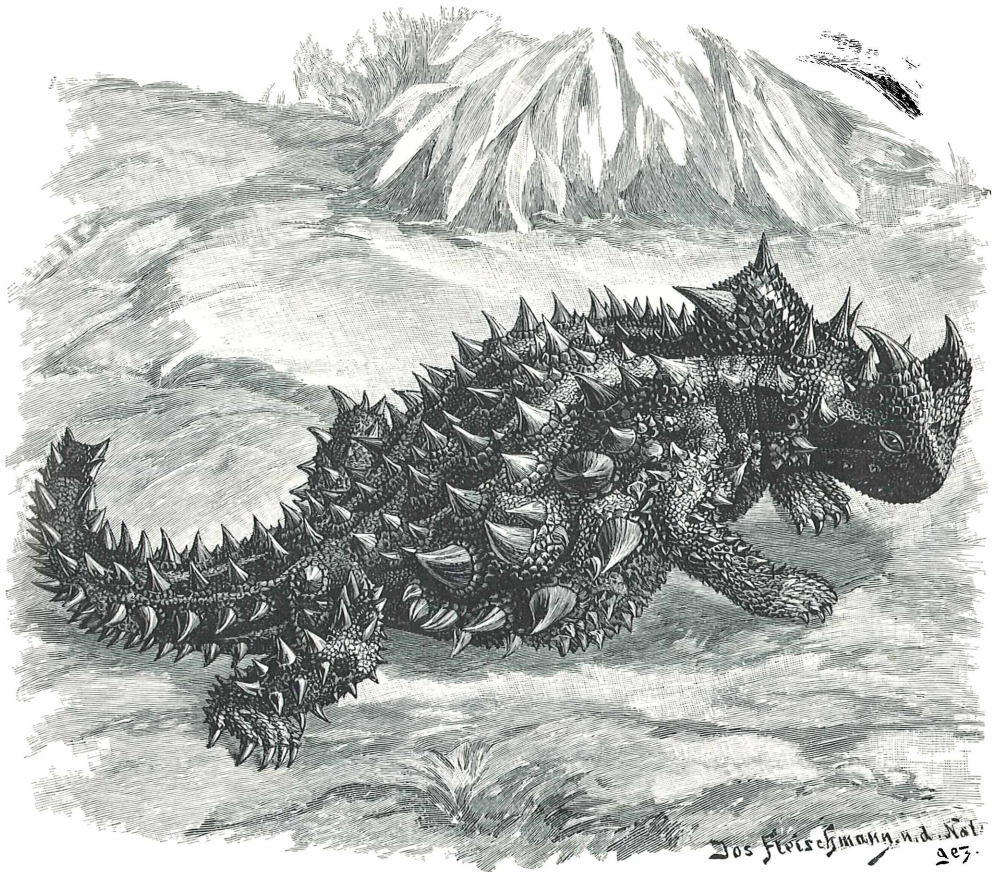


Fig. 51. Der australische Moloch (*Moloch horridus* Gray) in $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.
(Nach Fr. Werner.)

diden verkörpert. Wir werden, ohne uns auf den Boden schwankender Hypothesen zu begeben, per analogiam annehmen dürfen, daß die Lebensweise dieser Ornithischier der Jura- und Kreidezeit von jener der beiden lebenden Gattungen *Moloch* und *Phrynosoma* nicht sehr weit verschieden gewesen sein kann. Damit würde aber auch die bisher weit verbreitet gewesene, eigentlich durch keinen

einzig zwingenden Grund gestützte Auffassung von diesen Tieren als Sumpfbewohnern fallen. In der Tat sind bisher die meisten Saurischier und Ornithischier für Sumpfbewohner gehalten worden, die sich in den Uferdickichten oder im Wasser selbst herumtrieben. Das trifft ja auch, wie wir noch später zu besprechen haben werden, für eine Reihe von Formen, wie z. B. *Diplodocus*, *Brontosaurus* und *Brachiosaurus* zu, darf aber nicht als allgemeine Regel gelten. Schon die Zweibeinigkeit vieler Saurischier und der meisten Ornithischier hätte uns auf den Gedanken bringen müssen,

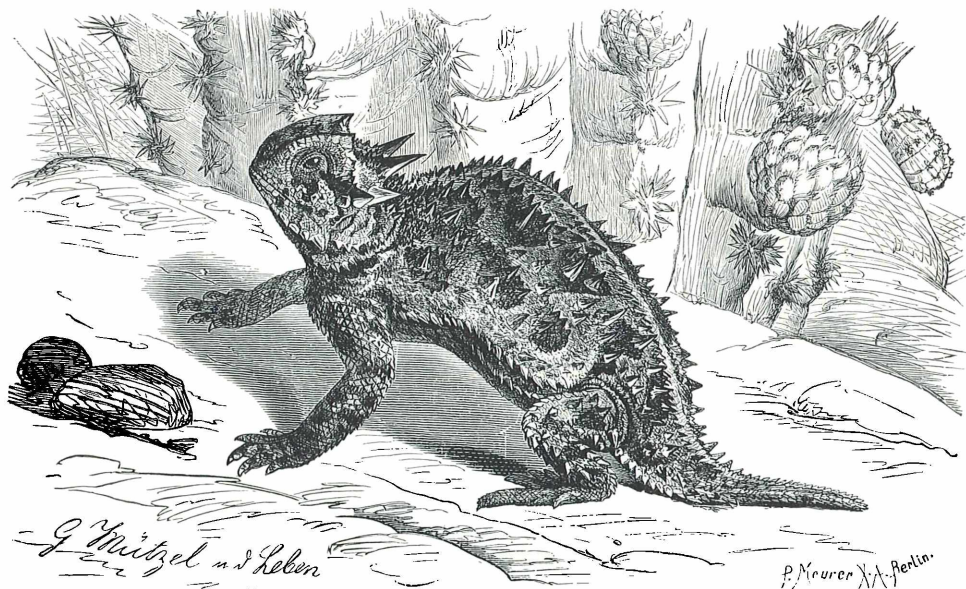


Fig. 52. Die mexikanische Krötenechse (*Phrynosoma cornutum* Harl.) in $\frac{3}{4}$ der natürlichen Größe. (Nach A. Brehm.)

daß wenigstens die Heimat der bipeden Formen in der Steppe oder Wüste zu suchen ist, nicht aber in Sumpfdickichten. Diesem Bilde entspricht auch die Annahme, daß z. B. *Stegosaurus* und *Polacanthus* (Fig. 53) keine Sumpftiere, sondern eher Wüstentiere gewesen sind. Der Fund von Leichen dieser Formen einerseits in den Sumpfbildungen des englischen Wealden, andererseits in den *Atlantosaurus* beds Nordamerikas, die als Absätze eines großen Stromgebietes ähnlich wie das des Nils anzusehen sind, eines Stromes, der an der Wende der Jura- und Kreideformation durch Nordamerika zog, widerspricht dieser hier geäußerten Auffassung

keineswegs. Wir dürfen nicht vergessen, daß in Wüstengebieten die Wüste mitunter messerscharf von der mit reicher Sumpflvegetation bestandenen Flußniederung geschieden ist, wie man dies z. B. im Niltale deutlich beobachten kann. So können Wüstenformen leicht infolge von Wolkenbrüchen in die Flußbildungen eingeschwemmt werden. Ein derartiger Fall kann auch bei den als Wüstenformen anzusprechenden Gattungen *Stegosaurus* oder *Polacanthus* vorliegen.

Ich habe diesen Fall deshalb an dieser Stelle etwas eingehender besprochen, weil er zeigt, in welcher Weise wir zu Vorstellungen über die Lebensweise der fossilen Tiere und über ihr Lebensbild gelangen können. Die Schlüsse, die wir ziehen dürfen, sind freilich nur Analogieschlüsse, aber diese sind zuweilen so

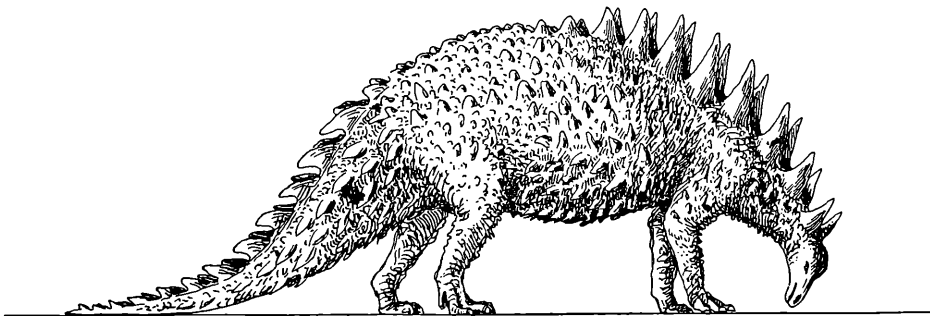


Fig. 53. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Polacanthus Foxi*, Hulke, ein Dinosaurier aus dem Wealden (Unterkreide) der Insel Wight, auf Grundlage des Skelettes im British Museum of Natural History in London (Körperlänge etwa 4 m) und unter Berücksichtigung der analogen Adaptationen von *Moloch* (Fig. 51) und *Phrynosoma* (Fig. 52). (Nach O. Abel, 1922.)

zwingender Natur, daß wir uns nicht davor zu fürchten brauchen, uns auf dem Boden unfruchtbarer Spekulationen zu verlieren und den gesicherten Boden der Forschung zu verlassen. Freilich werden wir uns immer wieder fragen müssen, ob sich in die Kette unserer Schlußfolgerungen nicht irgendwo ein Fehler eingeschlichen hat, der das Endergebnis der Schlußfolgerungen verzerrt.

Die Rekonstruktion der Umwelt der fossilen Tiere. — Zu den schwierigsten Aufgaben aus dem Bereiche der verschiedenen Rekonstruktionsprobleme fossiler Tiere gehört die Rekonstruktion der Umwelt, also der Landschaft und ihres Vegetationscharakters sowie der Begleitfauna der zu rekonstruierenden Form.

In dieser Hinsicht hat die Geschichte der Fossilrekonstruktion leider sehr viele und schwere Irrtümer aufzuweisen.

Viele dieser Irrtümer sind darin begründet, daß den Lagerungsverhältnissen, unter denen das betreffende fossile Tier angetroffen wurde, eine zu hohe Bedeutung für die Entscheidung der Frage nach dem Lebensorte des Tieres eingeräumt wurde. Man hat in sehr vielen Fällen nicht genauer geprüft, ob die Stelle, an welcher der Rest eines fossilen Tieres gefunden worden ist, den Wohnort oder nur den Sterbeort oder gar nur den Begräbnisort des Tieres bezeichnet. Es wird zwar heute kaum jemanden mehr geben, der aus dem Funde eines Mastodonzahnes in den Leithakalkbildungen des Wiener Beckens den Schluß zu ziehen wagen würde, daß Mastodon ein Meerestier, etwa von der Lebensweise einer Seekuh, gewesen sei. Solche Vermutungen sind in früherer Zeit zwar nicht bei der Frage nach der Lebensweise von Mastodon, wohl aber bei jener der Proboscidiergattung *Dinotherium* ausgesprochen worden (Fig. 22), und es hat einige Zeit gedauert, bis sich die Erkenntnis Bahn brach, daß *Dinotherium* hinsichtlich seiner Lebensweise nicht mit dem Dugong zu vergleichen sei, sondern eine ebensolche Lebensweise führte, wie die übrigen Rüsseltiere (Fig. 23).

Bei den verschiedenen Versuchen, das Landschaftsbild, in das man die rekonstruierte fossile Form hineinstellt, auch durch die entsprechende Vegetation zu beleben, ist man in früherer Zeit sehr häufig, ja man kann fast sagen, in der Regel, in den Fehler verfallen, möglichst viele verschiedene aus der betreffenden geologischen Zeitstufe bekannte Pflanzen als Staffage diesem Landschaftsbilde einzuverleiben. Das hat zuweilen zu der Anfertigung von Rekonstruktionen geführt, die den Charakter von Bildern eines botanischen Gartens besitzen, aber nicht den Anspruch darauf erheben können, uns eine Vorstellung von dem Landschafts- und Vegetationscharakter der betreffenden Zeit der Erdgeschichte zu vermitteln. Besonders einzelne geologische Landschaftsbilder, wie die „Ideallandschaften“ aus der Steinkohlenformation oder aus der Juraformation, stellen solche „Pflanzengartenbilder“, wie ich sie nennen möchte, dar, ohne daß sie einen Anspruch darauf erheben könnten, als der Ausdruck der Vorstellungen angesehen zu werden, die sich der Paläobotaniker von dem Vegetationscharakter der betreffenden Landschaft entwirft. So wie in der Gegenwart sind jedenfalls auch in der Vorzeit der Erdgeschichte die Pflanzen nach „Pflanzenformationen“ gruppiert gewesen, d. h. nach Lebensgemeinschaften, die mit dem Begriffe der geologischen „Formation“

nicht das geringste zu tun haben. Erst in neuerer Zeit hat man es gelernt, den geologischen Landschaftsbildern nicht mehr den Charakter von Pflanzengartenlandschaften zu geben. In dieser Hinsicht sind besonders die Rekonstruktionen von Ch. R. Knight und Bruce Horsefall als mustergültige Darstellungen vorzeitlicher Landschaften anzusehen. Freilich ist die Mehrzahl dieser Rekonstruktionsbilder der Tertiärzeit und Quartärzeit entnommen, deren Pflanzenwelt der jetzigen schon so nahe steht, daß wir uns bei der Rekonstruktion der Vegetation auf Darstellungen fossiler Landschaften an gegenwärtige Verhältnisse anzulehnen berechtigt sind. Anders liegt aber z. B. der Fall, wenn wir es versuchen wollen, eine Landschaft aus der Juraformation zu entwerfen, die nicht dem Bereiche der Koniferenwälder und Farnbaumdickichte angehört. Zweifellos muß es ja auch in früheren Zeiten der Erdgeschichte Steppenfloren ebenso wie Hochgebirgsfloren gegeben haben und ebenso werden die Pflanzen in den verschiedenen Klimaten einen sehr verschiedenen Charakter besessen haben, wenn auch die Gegensätze wahrscheinlich nicht so gewaltig gewesen sind als heute. Wir kennen aber von diesen alten Hochgebirgsfloren, Steppenfloren usw. so gut wie nichts. Wahrscheinlich hat es auch in den mesozoischen Wüsten sukkulente Pflanzen gegeben, die manchen Tieren der Vorzeit zur Nahrung gedient haben mochten; von diesen Pflanzen, die freilich anderen Familien und Ordnungen des Pflanzenreiches angehört haben müssen als die heutigen, ist uns aber nichts erhalten geblieben. Nur die Cykadeenstämme, die man an verschiedenen Fundstellen in der Jura- und Kreideformation entdeckt hat, sprechen dafür, daß die Vegetation der trockeneren Landflächen in dieser Zeit zum Teile von Cykadeen bestritten wurde. Daß auch schon in der Permzeit Wüsten und Steppen bestanden haben, habe ich in meinen „Lebensbildern aus der Tierwelt der Vorzeit“ (1922) bei der Besprechung der Rekonstruktion eines Landschaftsbildes Südafrikas in der Karrooformation zu zeigen versucht und die Ansicht vertreten, daß die berühmte Gnetacee „*Welwitschia mirabilis*“ (= *Tumboa Bainesi*) den letzten lebenden Überrest der Wüstenflora dieser weit zurückliegenden Zeit der Erdgeschichte darstellt, für die wir auch mit Rücksicht auf den Anpassungscharakter des Gebisses und der Kiefer der Dicynodonten usw. das Vorhandensein sukkulenter Kryptogamen annehmen dürfen.

Es erweckt jedenfalls in den weiten Kreisen, die sich für die Fortschritte der erdgeschichtlichen und tiergeschichtlichen For-

schungen interessieren, ganz falsche Vorstellungen von dem Landschaftscharakter früherer erdgeschichtlicher Perioden, wenn auf den „Ideallandschaften“ fast nur Vegetationsbilder zur Darstellung gebracht erscheinen, die an den Formenschatz unserer Gewächshäuser erinnern. In der Zukunft wird auch in dieser Hinsicht vieles zu verbessern sein.

Die Lebensbilder aus der Vorzeit der Tierwelt, die in früheren Jahrzehnten entworfen worden sind, leiden aber häufig noch an einem anderen sehr störenden Fehler. Der Wunsch, möglichst viele verschiedene Arten auf einem einzigen Rekonstruktionsbilde zur Darstellung zu bringen, hat dazu geführt, nicht nur solche Tiere nebeneinander zu stellen, die zweifellos niemals in dieser Mannigfaltigkeit friedlich nebeneinander die Landschaft bevölkerten, sondern es ist auch bei derartigen Rekonstruktionen keine Rücksicht darauf genommen worden, daß die einzelnen Vertreter der verschiedenen Arten kaum neben einzelnen Individuen anderer Arten ihrer Nahrung nachgingen, sondern daß in sehr vielen Fällen die Tiere gesellig lebten und daß die verschiedenen Arten sich nicht in wenigen Individuen so untereinander mengten, wie dies in unseren Tiergärten der Fall ist. Solche Bilder, wie sie häufig dargestellt worden sind, ohne daß an die natürlichen Lebensumstände der abgebildeten Tiere gedacht worden wäre, verdienen die Bezeichnung von „Menageriebildern“ und können kaum als der Ausdruck der Vorstellungen betrachtet werden, die wir uns von dem Tierleben der Vorzeit machen müssen. Ich sehe ganz davon ab, solche Bilder, wie sie z. B. von De la Beche entworfen worden sind (Fig. 15) oder wie sie in der bekannten populären Schubert'schen Naturgeschichte dargestellt erscheinen, eingehender zu kritisieren, da sie den Stempel des Dilettantenhaften zu deutlich zur Schau tragen, um heute noch ernst genommen werden zu können. Es ist aber auch in neuerer Zeit von vielen Darstellern vorzeitlicher Lebensbilder der Grundsatz, daß auf einem einzigen Bilde nicht die ganze Fauna und Flora eines geologischen Zeitalters dargestellt werden darf, zu oft unbeachtet geblieben, als daß nicht gegen diese Unsitte Stellung genommen werden müßte, die namentlich bei dem Nichtfachmann ein ganz falsches Bild davon hervorrufen muß, wie sich die modernen Paläozoologen einen Ausschnitt aus dem Tierleben der geologischen Vorzeit vorstellen.

Ein Beispiel eines solchen „Menageriebildes“ finden wir in der von E. Fraas (1910) veröffentlichten Rekonstruktion (Fig. 54), welche das Tierleben an der Oase von Steinheim in Württemberg

in der mittleren Miozänzeit zur Darstellung bringt. Der Einsturzkrater von Steinheim war zu dieser Zeit von einem See erfüllt, in den sich heiße Quellen ergossen, die Sprudelkalk ablagerten. Der Künstler hat hier auf kleinem Raume eine große Zahl verschiedener Arten darzustellen versucht. Die Mitte des Vordergrundes nimmt ein dreizehiges Pferd (*Anchitherium aurelianense*) ein; rechts von ihm schleicht ein kleiner Machairodontine, der „säbelzähne“ *Machai-*

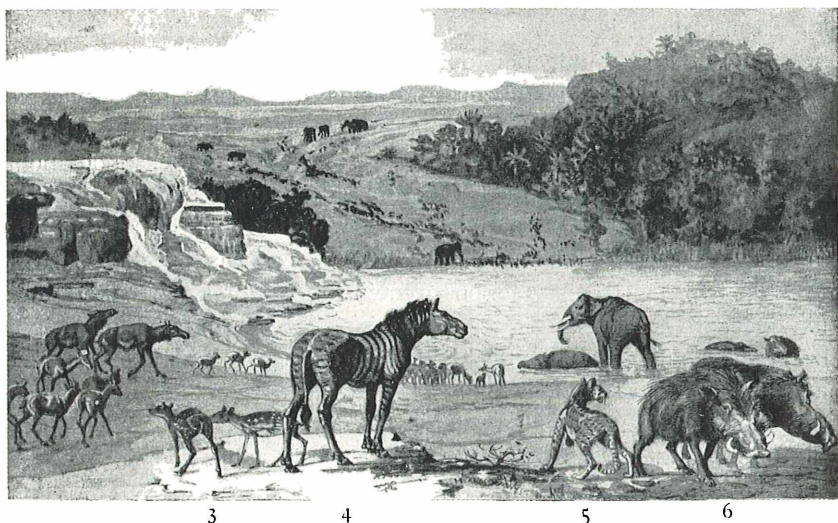


Fig. 54. „Menageriebild“, d. i. ein unnatürliches Lebensbild der miozänen Säugetierfauna von Steinheim in Württemberg. (Nach E. Fraas). Vgl. dazu auch Fig. 55 und 15. Es ist durchaus unwahrscheinlich, daß zu irgendeiner Zeit die hier auf engem Rahmen zu einer Gesellschaft vereinten Tiere friedlich zur Tränke zogen und es ist vielmehr an Verhältnisse zu denken, wie sie an Oasen in Afrika zu beobachten sind und wie sie Schillings in Wort und Bild geschildert hat. E. Fraas hat dargestellt: Links im Vordergrunde zwei große geweihlose Hirsche, *Palaeomeryx eminens* (1), weiter im Vordergrunde (2) ein Rudel kleiner Muntjakhirsche, *Dicroceros furcatus*; daran reihen sich (3) zwei kleine Zwerghirsche, ein dreizehiges Pferd, das *Anchitherium aurelianense* (4); nach rechts folgt *Machairodont* (5), während dicht neben ihm friedlich zwei große Schweine, *Choeropotamus steinheimensis* (6) von der Tränke abziehen. Im See steht ein Mastodon (unrichtige Stellung der Stoßzähne!) und einige hornlose Rhinocerotiden, vermutlich eine kleine *Aceratherium*-Art darstellend. Am jenseitigen Ufer und am Abhang Mastodonten. Links im Mittelgrund die Sinterterrassen des Steinheimer Sprudels.

rodus, der Tränke zu, während unmittelbar neben ihm zwei große Schweine (*Choeropotamus steinheimensis*) von der Tränke abziehen, ohne auf das neben ihnen stehende Raubtier zu achten. Links von *Anchitherium* stehen zwei kleine Hirsche, die der geweihlosen Zwergghirschart *Micromeryx Flourensianus* angehören; in der linken Ecke des Bildes zieht ein Rudel der kleinen, den lebenden Muntjakhirschen gleichenden Gabelhirsche (*Dicroceros furcatus*) dem

Wasser zu, mitten zwischen ihnen zwei Exemplare des großen geweihlosen *Palaeomeryx* *eminens*, einer geweihlosen Hirschart. Im Mittelgrunde steht ein Mastodon im Begriffe, in den See hineinzuwaten, und neben ihm suhlen sich drei hornlose „Nashörner“ (*Aceratherien*). Am jenseitigen Ufer sehen wir dichte Scharen kleiner Huftiere, wahrscheinlich kleine Hirsche, zur Tränke ziehen und teils am Ufer, teils noch in weiterer Entfernung von demselben, wandern Mastodonten dem Wasser zu.

Es unterliegt ja keinem Zweifel, daß wir bis zu einem gewissen Grade berechtigt sind, bei der Rekonstruktion eines derartigen Oasenbildes aus der Miozänzeit an Verhältnisse zu denken, wie sie z. B. von Schillings aus Afrika geschildert worden sind. In dem Bestreben, ein solches Bild zu schaffen, darf aber doch nicht angenommen werden, daß sich mitten zwischen den scheuen Huftieren und unbeachtet von ihnen ein Raubtier zur Tränke begab; ein derartiges friedliches Nebeneinander kommt in der Gegenwart nur in den Fällen einer großen gemeinsamen Gefahr, wie bei einer vulkanischen Katastrophe oder bei einer Überschwemmung, nicht aber in normalen Zeiten vor, und muß daher in hohem Grade unnatürlich wirken. Freilich nehmen nach den Beobachtungen von C. G. Schillings die in der flachen Steppe der Massai weidenden Antilopen keine Notiz von den herumstreifenden, in der flachen Ebene weithin sichtbaren Löwen, aber sie halten sich doch in einer gewissen Entfernung. Eine derartige Darstellung, wie sie die Rekonstruktion des Lebensbildes an der Oase von Steinheim von dem friedlichen Nebeneinander von Huftieren und einem so furchtbaren Raubtiere, wie *Machairodus*, gibt, ist ganz unnatürlich, und ebenso ist es die an eine Menagerie erinnernde Vergesellschaftung der zahlreichen, auf diesem Bilde dargestellten Arten von Huftieren.

Das Bestreben, möglichst viele Arten auf kleinem Raume zusammengedrängt darzustellen, hat auch F. König zu dem Entwurfe eines solchen „Menageriebildes“ verleitet (Fig. 55). Auch hier ist eine Tiergesellschaft am Rande eines Gewässers dargestellt, die ungefähr derselben geologischen Zeit wie die Tierwelt der Steinheimer Oase angehört; hier ist eine Landschaft aus den obersteirischen Braunkohlensümpfen der Miozänzeit als Rahmen für die dargestellte Tierwelt gewählt. Als Staffage der Landschaft erscheinen ungefähr dieselben Tierarten wie auf dem Fraasschen Rekonstruktionsbilde, nur fehlt hier der „säbelzähne“ *Machairodus*. Dieses Bild, das F. König 1914 veröffentlichte, stellt übrigens nach seiner ausdrücklichen Angabe nur eine Skizze dar und ist somit nur als ein

Versuch anzusehen, einen Ausschnitt des Tierlebens der obersteirischen Braunkohlensümpfe auf kleinem Raume darzustellen. In einzelnen Fällen werden wir gewiß berechtigt sein, größere Massen von Tieren auf engem Raume in ein Rekonstruktionsbild einzufügen, wenn wir uns die Bilder vor Augen halten, die Schillings von dem stellenweise überreichen Tierleben der Massaisteppe aufgenommen hat. Es handelt sich aber bei diesen massenhaften Ansammlungen z. B. von Zebras und Gnus fast immer nur um wenige Arten und nicht um zahlreiche verschiedene, die nebeneinander äsen oder ausruhen. Im allgemeinen halten sich die einzelnen Arten voneinander getrennt, und wir werden das gleiche auch für die Säugetiere der Miozänzeit annehmen dürfen.

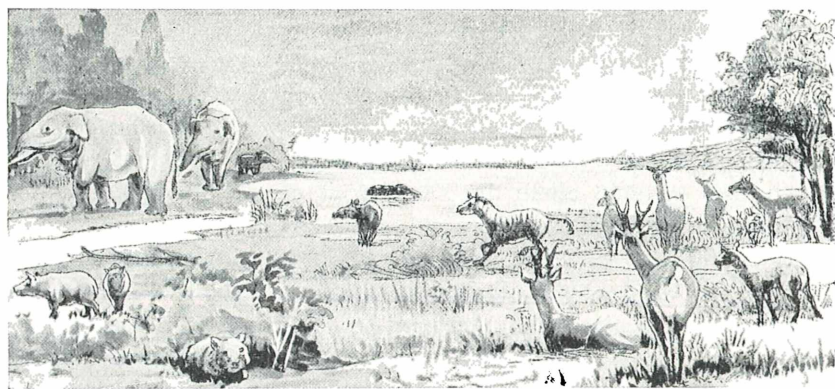


Fig. 55. „Menageriebild“ aus der Miozänzeit Obersteiermarks. Entworfen von Dr. Fr. König, 1912. Für dieses Bild gilt dasselbe wie für das Menageriebild der Steinheimer Oase (Fig. 54). (Nach F. König, 1914.)

Ebenso halten sich auch die zur Tränke ziehenden Arten meist voneinander getrennt und bleiben meist in geschlossenen Rudeln unter der Führung von Leittieren beisammen. Wir werden daher auch bei der Rekonstruktion eines Tränkeplatzes fossiler Säugetiere aus der Miozänzeit nur einige wenige Arten, diese aber in Rudeln vereinigt, darstellen dürfen und nur für einzelne Typen eine Ausnahme machen dürfen, wie z. B. bei den Nashörnern, die auch heute meist einzeln leben. Auf jeden Fall sind „Menageriebilder“, wie sie so häufig entworfen wurden, nur geeignet, im Beschauer falsche Vorstellungen zu erwecken und sollten besser durch eine größere Zahl von Einzelbildern ersetzt werden, wenn die Aufgabe gestellt ist, eine größere Zahl verschiedener Arten in eine Landschaft der Vorzeit zu rekonstruieren.

Beispiele für die Entwicklung unserer Vorstellungen vom Aussehen der fossilen Wirbeltiere.

In welcher Weise wir allmählich zu unseren heutigen Vorstellungen vom Aussehen, der Körperhaltung, Bewegungsart, sowie der Umwelt eines bestimmten fossilen Tieres gelangt sind, kann am besten an der Hand einer Anzahl ausgewählter Beispiele dargestellt werden. Auf diesem Wege läßt sich zeigen, wie sich, entsprechend den zuerst vielleicht sehr dürftigen Resten, auf denen die Rekonstruktion aufzubauen versucht wurde, die ersten Vorstellungen noch sehr weit von dem Bilde des vorzeitlichen Tieres entfernten, das wir heute, nach dem Bekanntwerden zahlreicherer und vollständigerer Reste, von ihm zu entwerfen imstande sind. Die historische Darstellung wird aber auch weiter zu zeigen vermögen, daß es nicht allein die Dürftigkeit einerseits oder die Vollständigkeit der fossilen Reste andererseits ist, welche eine unrichtige oder eine richtige Rekonstruktion bedingen. Die Gründe dafür liegen sehr häufig anderswo, und zwar sind sie in vielen Fällen nicht im Material, sondern im Bearbeiter desselben zu suchen. Wer nicht genügende morphologische Kenntnisse besitzt, um die Rekonstruktion eines Skelettes durchzuführen, dem wird auch das vollständigste Skelett, mag es auch das eines von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende erhaltenen Dinosauriers sein, nichts darüber zu sagen vermögen, ob die Knochen in der Tat vollzählig vorhanden sind oder ob einige wenige oder mehr fehlen. Und wer bei der Inangriffnahme solcher Fragen nicht genügende Kenntnisse aus dem Gebiete der Ethologie, oder, wie sie mit einer deutschen Bezeichnung genannt werden könnte, „Anpassungslehre“ mitbringt, der wird eben nicht in der Lage sein, die Stellung des zu rekonstruierenden Tieres, seine Bewegungsart, seine Umgebung und seine Beziehungen zu den Nahrungstieren, Futterpflanzen oder Feinden, richtig zu erfassen. Auf diesen Umstand sind wohl auch sehr viele verunglückte Fossilrekonstruktionen zurückzuführen.

Ein geschichtlicher Überblick über die Entwicklung unserer Vorstellungen von dem Lebensbilde der fossilen Wirbeltiere wird diese Beziehungen klar hervortreten lassen. Freilich eignen sich

nur jene Fälle, in denen sich die Anschauungen über das Aussehen der vorzeitlichen Wirbeltiere im Laufe der Entwicklung der Paläozoologie geändert haben, zu einer Darstellung, wenn dieselbe in der Lage ist, das fossile Material auf breiter Grundlage in die Besprechung einzubeziehen. Daher habe ich nur eine kleine Auswahl von Beispielen getroffen, an denen ich die Entwicklung unserer rekonstruktiven Vorstellungen darzulegen versuchen will.

Am besten eignen sich dazu, wie mir scheint, die Flugsaurier. Sie zeigen beide Bedingungen einer Fossilrekonstruktion in sehr klarer Weise: erstens die Abhängigkeit der Vorstellungen vom Lebensbilde dieser merkwürdigen Flugierte der Vorzeit von dem Umfange des vorliegenden Materiales und zweitens die Abhängigkeit der Rekonstruktion von dem Ausmaße der Kenntnisse des Bearbeiters des Tieres auf dem Gebiete der Anpassungslehre. Daß gerade auf diesem Gebiete auch noch flugtechnische Probleme mitspielen, die schon zu einer Zeit auftauchten, in der wir noch weit davon entfernt waren, Flugmaschinen zu konstruieren, gestaltet die Frage der Rekonstruktion der Flugsaurier zu einer besonders anziehenden.

Der Besprechung der Flugsaurier *Pterodactylus*, *Rhamphorhynchus* und *Pteranodon* reiht sich die Darstellung der Entwicklung unserer Vorstellungen vom Lebensbilde zweier der zuerst in weiten Kreisen „berühmt“ gewordenen fossilen Wirbeltiere aus dem Jura an, die des „*Ichthyosaurus*“ und des *Plesiosaurus*. Dieses Beispiel wird uns zeigen, wie sich zwar die Vorstellung, die wir heute vom Lebensbilde des *Ichthyosaurus* besitzen, sehr weit von den ersten Rekonstruktionen dieses „Fischdrachen“ unterscheidet, während die älteste Rekonstruktion des *Plesiosaurus*, die auf Grund fast vollständiger Exemplare aus dem englischen Lias möglich war, kaum von den in unserer Zeit entworfenen Lebensbildern des Tieres abweicht. Der Vergleich dieser beiden Entwicklungsreihen der Lebensbilder zeigt sehr klar, daß es im Falle „*Ichthyosaurus*“ der Mangel an Kenntnissen auf dem Gebiete der Anpassungslehre war, der die zahlreichen Fehler in den älteren Rekonstruktionen bedingt hat.

Diesen Beispielen reihen wir dann einige andere aus dem Bereiche der terrestrischen, großen Landreptilien aus der mesozoischen Epoche, dem „Mittelalter“ der Erdgeschichte an. Sie sind deshalb außerordentlich lehrreich, weil sie zeigen, wie schwer es gewesen ist und zum Teil noch immer ist, in das Verständnis der Lebensformen dieser Tiere einzudringen, die sich zwar in manchen

Anpassungsmerkmalen mit analog angepaßten lebenden Typen vergleichen lassen, in anderen aber gänzlich von den Anpassungstypen der rezenten Formen abweichen. Eine eingehendere Besprechung der Rekonstruktionen einiger Saurischier und Ornithischier schien mir deshalb von besonderem Werte für die Darlegung der geschichtlichen Entwicklung der Fossilrekonstruktionen zu sein.

Aus dem großen Heere der übrigen Wirbeltiere habe ich dann ein weiteres Beispiel herausgegriffen, das ich eingehender besprechen werde, das ist die Geschichte unserer Vorstellungen vom Lebensbilde der großen Rüsseltiere der Tertiärzeit und der Eiszeit, wie der Mastodonten, des Dinotheriums und des Mammuts. Die in weiten Grenzen schwankenden Vorstellungen von dem Aussehen dieser fossilen Riesen sind, wenn wir sie in historischer Reihenfolge vorüberziehen lassen, außerordentlich lehrreich für die Geschichte der paläontologischen Rekonstruktion überhaupt. Man sollte es kaum für möglich halten, daß es so lange Zeit gedauert hat, bis wir vom Mammut, das ja noch in die Zeit der paläolithischen Kulturstufe des Menschen hineinreichte und sich den lebenden Elefanten in seiner allgemeinen Gestalt und seiner Bewegungsweise gewiß mehr näherte, als dies bei den meisten Wirbeltieren aus dem Mittelalter der Erdgeschichte der Fall war, eine richtige Vorstellung gewinnen konnten. Wir haben, um die letzten Fehler und Mängel der Rekonstruktionen zu beseitigen, nicht nur einer sorgfältigeren Überprüfung der Bewegungsformen und des Lebensbildes des lebenden Elefanten bedurft, sondern wir mußten auch die vom paläolithischen Menschen hinterlassenen Zeichnungen und Skulpturen in den Kreis der Grundlagen für die Rekonstruktion einbeziehen. Diese Studien waren es, die uns darauf geführt haben, die Montage der rezenten Elefantenskelette in unseren Museen zu revidieren und dieselben, was die Wiedergabe der Gliedmaßenstellung betrifft, zum Teil als fehlerhaft zu bezeichnen. Dies mag ein Beispiel dafür sein, daß eine Fossilrekonstruktion keineswegs als das Produkt einer mehr oder weniger lebhaften Phantasie zu betrachten ist, sondern als die Frucht einer oft sehr langwierigen und mühevollen Untersuchung, die sich nicht nur auf die morphologische Erforschung und Bestimmung der fossilen Reste beschränken darf, sondern in steter Wechselbeziehung mit den Untersuchungen über Form, Bau und Funktion der Körperteile der lebenden Formen aus dem Kreise der Verwandten und dem Kreise der analog angepaßten Typen zu bestehen hat, um den strengen

Anforderungen genügen zu können, die an eine Fossilrekonstruktion gestellt werden müssen.

Aus dem großen Heere der übrigen fossilen Wirbeltiere, deren Lebensbilder bisher zu rekonstruieren versucht worden sind, füge ich diesen Beispielen noch einige wenige an, die besonders auffallende Erscheinungen darbieten. Die Methode der Rekonstruktion von Lebensbildern vorzeitlicher Wirbeltiere wird jedoch durch diese Beispiele kaum in dem Maße klar werden, wie sie es durch die Darlegung der im Vorstehenden genannten Fälle werden dürfte, weshalb ich diesen in meinen Darlegungen einen breiteren Raum einräumen zu müssen glaubte.

Pterodactylus.

Die erste genauere Kenntnis von diesem fliegenden Reptil der oberen Juraformation verdanken wir Collini, der im Jahre 1784 das Skelett eines in den lithographischen Schiefern von Eichstätt in Franken gefundenen Flugsauriers abbildete und beschrieb¹⁾. Es ist dies dasselbe Exemplar, das später von G. Cuvier und Sömmerring untersucht und beschrieben wurde und uns das Verständnis des Skelettbaues und der Lebensweise dieser merkwürdigen Gruppe von Reptilien, die später unter dem Namen Pterosaurier oder Flugsaurier zusammengefaßt wurden, zum ersten Male erschloß.

Collini war bei seinen Untersuchungen zu dem Ergebnisse gelangt, daß dieses „unbekannte Seetier“ eine amphibische Lebensweise geführt haben müsse. Erst Cuvier (zuerst 1801, dann 1809 und zuletzt 1824)²⁾ wies mit aller Schärfe nach, daß es sich in diesem Skelette, das alle seither gefundenen Exemplare von Pterodactylus an Schönheit und Vollständigkeit der Erhaltung übertrifft, ein Reptil gewesen sein müsse, dessen vierter, enorm verlängerter Finger als Spannknochen einer Flughaut diene, während die drei vor dem Flugfinger liegenden kurzen, bekrallten Finger ein An-

1) Collini: Acta Academiae Theodoro-Palatinae. Pars physica, Bd. V, Mannheim 1784, S. 58.

2) G. Cuvier: Reptile volant. — Ders.: Annales du Muséum, Vol. XIII, 1809, p. 424, Pl. XXXI. — Ders.: Recherches sur les Ossements fossiles. 2^{me} édit., T. V, Paris 1824, Part 2, p. 358, Pl. XXIII.

klammern an Bäume ermöglichten. Er sprach weiter die Vermutung aus, daß die Tiere mit Hilfe ihrer drei bekrallten Finger auch zu klettern vermochten, daß sie sich beim Gehen ausschließlich der Hinterbeine bedienten, und daß die große Zahl der Zähne dafür spreche, daß die Nahrung aus Insekten und anderen kleinen Tieren bestand. Cuvier gab dem von Collini zuerst beschriebenen und einstweilen namenlos gebliebenen Tier den Namen *Pterodactylus longirostris* (Fig. 56).

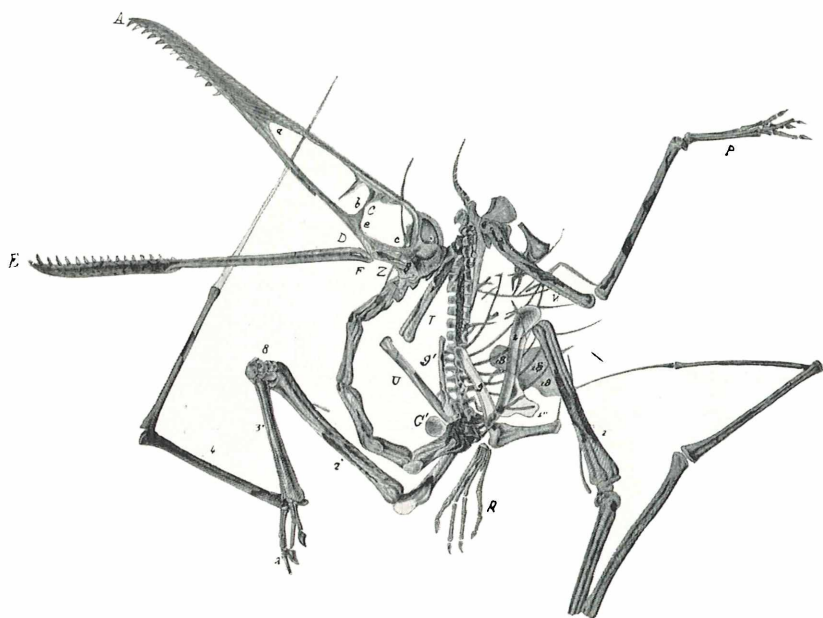


Fig. 56. *Pterodactylus longirostris* (vgl. Fig. 62a). (Nach G. Cuvier, 1824.)

In allen wesentlichen Fragen des Skelettbaues und der Lebensweise von *Pterodactylus* hat Cuvier eine außerordentliche Schärfe des Urteils bewiesen, und wir sind auch heute noch, nach der Entdeckung und Untersuchung so vieler neuerer Funde von Pterodactylen, nur in geringfügigen Punkten gezwungen, von den Untersuchungsergebnissen und Schlußfolgerungen abzuweichen, zu denen der große Anatom, der Begründer der modernen Paläozoologie, bei seinen Untersuchungen in den Jahren 1809 und 1824 gelangte.

Die Ansicht Cuviers von der systematischen Stellung des *Pterodactylus*, den er zu den Reptilien stellte, blieb bei seinen Zeit-

genossen nicht unwidersprochen. Prof. Hermann in Straßburg, der die Aufmerksamkeit Cuviers auf dieses Fossil gelenkt hatte, war der Ansicht, daß es ein Zwischenglied zwischen den Fledermäusen und Vögeln bilde, wie er in einem Briefe an Cuvier schrieb; er entwarf die erste Rekonstruktion des Tieres, „revêtu de son poil“, wie Cuvier berichtet, aber diese Rekonstruktion ist, wie es scheint, niemals veröffentlicht worden. Sie scheint den Beifall Cuviers nicht gefunden zu haben, da Cuvier davon spricht, daß Hermann „s'étoit même amusé à le dessiner entier“. Auch Sömmerring, der dem Tiere 1812 den Namen *Ornithocephalus antiquus* gab¹⁾, obwohl Cuvier schon 1801 den Namen *Pterodactylus longirostris* aufgestellt hatte, vertrat die Ansicht, daß das Tier zwar ein Flugsaurier gewesen sei, aber in die Verwandtschaft der Fledermäuse gehöre. Gegen diese Deutung hatte sich aber außer Cuvier auch Oken in einem in der „Isis“ 1819 (Bd. I p. 1788) erschienenen Aufsätze ausgesprochen, der für die Zuweisung des *Pterodactylus* zu den Fledermäusen eintrat.

Man hätte erwarten dürfen, daß die überzeugenden und sehr eingehenden Darlegungen Cuviers über die Reptilnatur des *Pterodactylus* allgemeine Anerkennung gefunden hätten. Das war aber nicht der Fall; noch im Jahre 1830 vertrat Johannes Wagler²⁾ die Auffassung, daß es sich in *Pterodactylus longirostris* um ein Wassertier handle, dessen Arm als lange Ruderflosse wie die Brustflosse einer Seeschildkröte funktioniert haben sollte, während die kleineren Hinterfüße als pinguinartige, kurze Ruderflossen an der Lokomotion des Tieres im Wasser beteiligt gewesen seien. Wagler hat diese Auffassung in einer Rekonstruktion zum Ausdrucke gebracht, welche, da die Hermannsche Rekonstruktion verloren gegangen ist, die älteste Rekonstruktion dieses Flugsauriers darstellt (Fig. 57).

Die erste Ansicht von der aquatischen Lebensweise des *Pterodactylus* wirkte noch lange nach. De la Beche hatte zwar auf seinem Rekonstruktionsbilde von der Tierwelt des Lias³⁾, das an die tollen Fratzen auf den Bildern des Höllen-Breughel erinnert,

1) S. Th. von Sömmerring: Denkschriften d. kgl. bayr. Akad. d. Wissensch., Bd. III, München 1811—1812, S. 89.

2) J. Wagler: Natürliches System der Amphibien, München 1830, S. 60.

3) Eine nach dieser Rekonstruktion von W. Löffler gezeichnete Tafel findet sich bei F. J. Pictet, *Traité élémentaire de Paléontologie*, Genf 1846, T. IV, Pl. XX (bei p. 376).

einige Pterodactylen im Fluge dargestellt, die sich an die Darstellung Cuviers anlehnten (Fig. 15), aber noch im Jahre 1840 scheint Th. Hawkins den Pterodactylus für ein halbaquatisches Tier gehalten zu haben¹⁾. In der berühmten Darstellung des Kampfes zwischen einem Ichthyosaurus und zwei Plesiosauriern (Fig. 58), nach dem Vorbilde einer von John Martin 1838 entworfenen Darstellung eines Kampfes zwischen zwei Plesiosauriern und einem Iguanodon²⁾ (Fig. 59), sehen wir mehrere Exemplare von Pterodactylus um einen am Meeresstrande liegenden Ichthyosauruskadaver versammelt, und zwar ist gerade ein Pterodactylus im Begriffe, aus den Fluten an das Land zu steigen.

Es ist von großem Interesse, zu sehen, wie sich auf den verschiedenen Rekonstruktionen der Flugsaurier, die sich in den Populärschriften der Mitte des neunzehnten Jahrhunderts verstreut

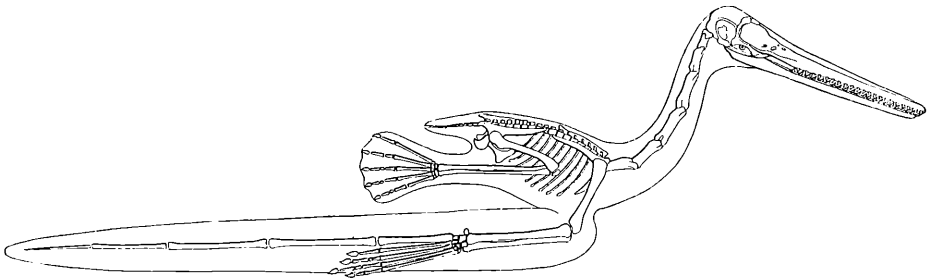


Fig. 57. Rekonstruktion des *Pterodactylus longirostris* als Schwimmtier mit Flossen nach der Auffassung von Joh. Wagler, 1830.

finden³⁾, langsam Irrtümer einschleichen, die sich im Laufe der Zeit, da die älteren Rekonstruktionen immer wieder zur Grundlage von Kopien oder neuen Rekonstruktionen verwendet wurden, steigern und schließlich zu ganz verzerrten Karikaturen führen. Es gibt vielleicht in der Geschichte der paläontologischen Rekonstruktion keinen interessanteren Fall als diesen aus den Rekonstruktionsbildern zur Darstellung gebrachten Wechsel der An-

1) Th. Hawkins: *The Book of the Great Sea Dragons*. 1840 (Titelbild).

2) Gideon A. Mantell: *The Wonders of Geology*. Vol. I, London 1838 (Titelbild).

3) Besonders die Darstellung in W. Buckland: *Die Urwelt und ihre Wunder* (Deutsche Ausgabe, Stuttgart 1837, Bd. V, Taf. XI, Fig. 3), auf der zwei an einer Felswand kletternde Pterodactylen dargestellt sind, ist die Grundlage zahlreicher späterer Rekonstruktionen, so z. B. der von Riou (1863) u. v. a. gewesen.

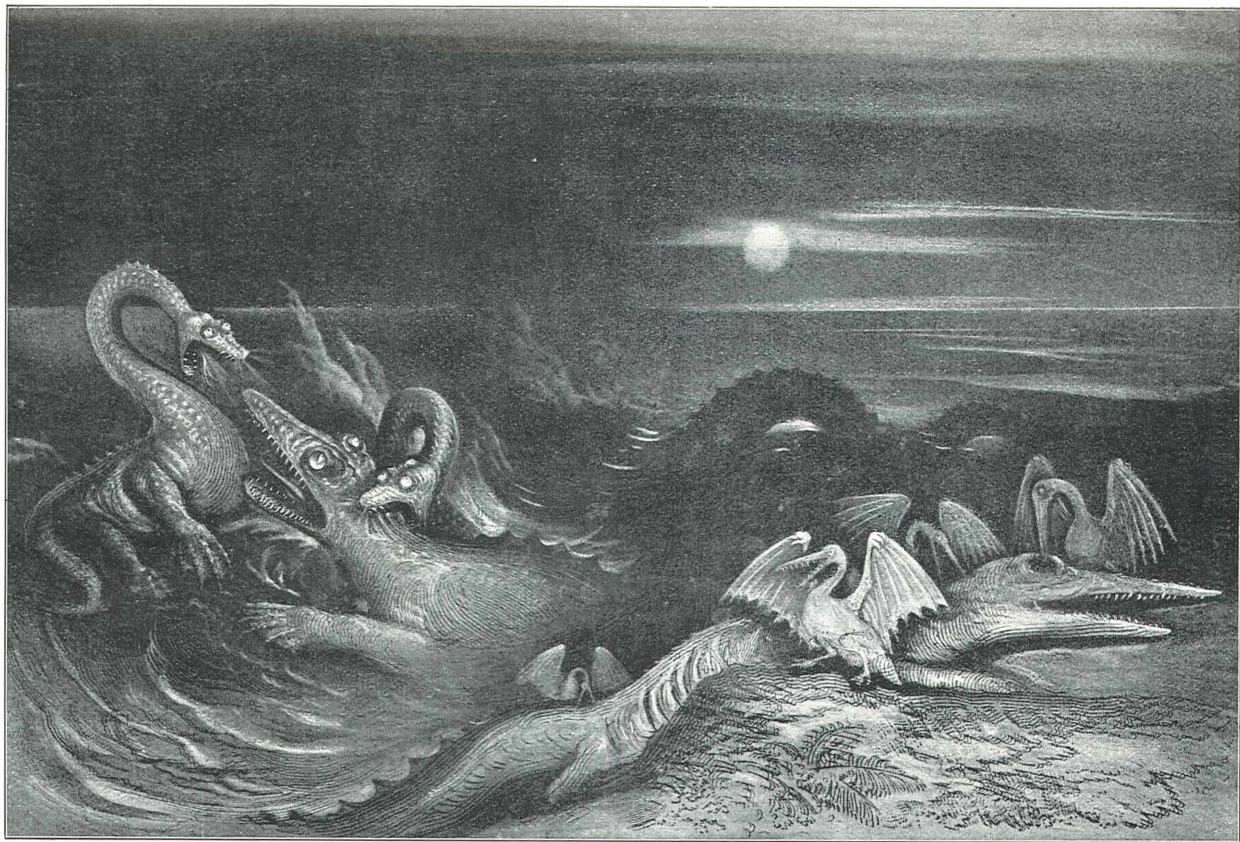


Fig. 58. Pterodactylen bei einem Ichthyosaurus-Kadaver an der Küste des Liasmeeres. In dieser Rekonstruktion streiten noch die zwei verschiedenen Auffassungen von den Pterodactylen als Schwimmtieren und als Flugtieren. Zu beachten ist die Auffassung vom Vorhandensein von fünf langen Flugfingern als Flughautspreizen, die in einer dilettantischen Rekonstruktion eines Flugsauriers aus neuerer Zeit (Fig. 9) nachklingt. (Nach Th. Hawkins, 1840.)

schauungen von dem Aussehen dieser merkwürdigen Reptilien der Juraformation und keinen zweiten Fall, der in gleich klarer Weise den verderblichen Einfluß dilettantenhafter Rekonstruktionen auf die Entwicklung unserer Vorstellungen von dem Lebensbilde vorzeitlicher Tiere zeigen würde.

Cuvier hatte in vollkommen überzeugender und durchaus klarer Weise den Nachweis erbracht, daß die Hand des Pterodactylus außer dem langen, als Spannknochen der Flughaut dienenden „Flugfinger“ nur drei bekrallte Finger umfaßte. In der Rekonstruktion, die Gideon A. Mantell in seinen „Wonders

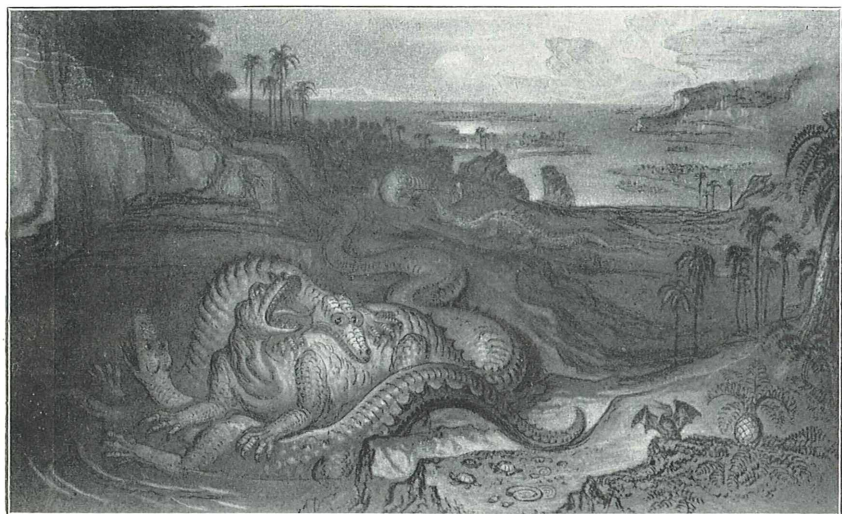


Fig. 59. Kampf zwischen Dinosauriern. Daneben ein Pterodactylus mit gespreizten Flügeln. Zu beachten ist die Auffassung von der Fledermausform der Flügelfläche, die von zwei Flugfingern gespreizt erscheint. (Vgl. damit Fig. 58.)
(Nach einem Gemälde von John Martin, aus G. Mantell, 1838.)

of Geology“ von Pterodactylus mitteilte (Fig. 59, rechts im Vordergrund), erscheint der ausgebreitete Flügel nicht von einem langen Flugfinger allein gespannt, sondern es ist in halber Flügelbreite noch ein zweiter derartig verlängerter Flügelfinger dargestellt. Offenbar ist die Vorstellung einiger Forscher, daß Pterodactylus in die Verwandtschaft der Fledermäuse gehöre, dabei im Spiele gewesen. Allerdings drückt sich Mantell im Texte¹⁾ vorsichtiger aus, da er nur von einer „wing, sustained principally on an elongated

1) G. A. Mantell: l. c. S. 367.

toe“ spricht, und somit das weitere dem Leser überläßt. Da er jedoch den Irrtum in der Rekonstruktion auf dem Titelbilde nicht ausdrücklich berichtigt, so ist er jedenfalls für dieselbe voll verantwortlich zu machen.

Diese falsche Vorstellung von der fledermausartigen Spreizung der Flügelfläche durch mehrere Finger ist bei der von Th. Hawkins veröffentlichten Rekonstruktion, die 1840 als Titelbild seines Foliowerkes „The Book of the Great Sea-Dragons“ erschien (Fig. 58), noch weiter entwickelt. Hier erscheint die Fläche der gespreizten Flügel von fünf gleich langen Knochenstäben gestützt, während vor dem Flügelansatze drei kleine bekrallte Finger dargestellt erscheinen. Kein einziges in der wissenschaftlichen Literatur beschriebenes Flugsaurierskelett konnte zu dieser Auffassung berechtigen. Nur die Zahl der vor dem langen Flugfinger stehenden kleinen, krallentragenden Finger galt als fraglich; während Cuvier ausdrücklich dargelegt hatte, daß nur drei Finger vor dem langen Flugfinger standen, hatte z. B. Wagler deren vier angenommen. So erklärt es sich auch, weshalb in vielen späteren Rekonstruktionen immer wieder vier Finger vor dem Flugfinger dargestellt erscheinen, wie auf der von Riou entworfenen und von L. Figuier 1863 veröffentlichten Rekonstruktion des Pterodactylus (Fig. 60), die von O. Fraas in seinem populären Buche „Vor der Sündfluth!“ wieder abgedruckt wurde. Haben auch bis an unsere Zeit hinein Meinungsverschiedenheiten darüber bestanden, ob vor dem Flugfinger drei oder vier Finger anzunehmen waren, eine Verschiedenheit der Ansichten, die mit der Frage der Homologisierung des Flugfingers mit dem vierten oder fünften Finger der normalen Reptilienhand zusammenhängt, so sind doch ohne Zweifel seit den Untersuchungen Cuviers und der anderen Forscher, die Originalmaterial für ihre Untersuchung zur Verfügung hatten, alle Annahmen von einer Spreizung der Flughaut durch mehrere Knochenstäbe als durchaus haltlos in das Gebiet der Phantasie zu verweisen.

Eine absonderliche Ansicht über die Gestalt des Flügels von Pterodactylus und die Rolle, welche die Metacarpalia der drei bekrallten Finger vor dem Flugfinger spielten, hat Friedrich August Quenstedt¹⁾ im Jahre 1855 veröffentlicht (Fig. 61). Die Metacarpalia von Pterodactylus sind auffallend lang, und zwar besitzen sowohl das Metacarpale des Flugfingers wie die übrigen

1) F. A. Quenstedt: Über Pterodactylus suevicus im lithographischen Schiefer Württembergs. Tübingen 1855. — Ders.: Sonst und Jetzt. Tübingen 1856, S. 130.

Metacarpalia (des dritten, zweiten und ersten Fingers) die gleiche Länge. Wir wissen seit den Untersuchungen von Cuvier und Sömmerring, daß die Metacarpalia der drei vorderen, kurzen, bekrallten Finger sehr lang und schlank sind, und daß sie sich in Gestalt langer, zarter Knochenstäbe dicht an das starke Metacarpale des Flugfingers anlegen; dagegen scheinen die Spreizen der Flug-



Fig. 60. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Pterodactylus longirostris* aus dem oberen Jura (Tithon) Bayerns, in drei Stellungen (fliegend, sitzend, kletternd). Zeichnung von Riou. (Nach L. Figuier, 1863.)

haut, wie sie z. B. auf der Rekonstruktion von Th. Hawkins dargestellt sind, nach der Auffassung dieses Autors von den drei (nach seiner Ansicht sogar noch von mehr) dünnen Knochenstäben der vorderen Metacarpalia gebildet worden zu sein. Quenstedt stellt nun ein Skelett des *Pterodactylus suevicus* aus dem oberen Jura Schwabens mit einem Hauptflügel dar, der vom Flugfinger

gespreizt wurde, während die drei vorderen, dünnen Metacarpalia als Spreizen eines vorderen, kleinen Nebenflügels von sehr eigenartigen Umrissen gedient haben sollen. Es ist dies ein gutes Beispiel für das sehr geringe Verständnis, das Quenstedt für biologische Fragen besaß. So vorzüglich er die verschiedenen Fossilien des Schwäbischen Jura zu unterscheiden vermochte und so groß seine Erfahrungen über die Leitfossilien der mesozoischen Epoche waren, so wenig war er imstande, sich ein Bild von dem Aussehen der Tiere zu machen, die er aus den Gesteinen ans Tageslicht zog. Für ihn blieben die Sammlungen fossiler Tiere immer nur „Archive von Urweltspetrefakten“ im Sinne der alten Geologenschule. Daraus

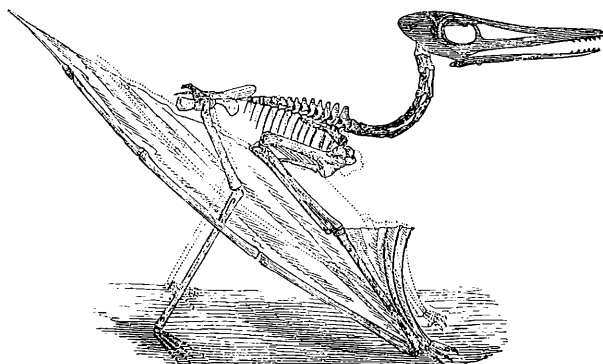


Fig. 61. Rekonstruktion von *Pterodactylus suevicus* aus den Plattenkalken Bayerns. Zu beachten ist die sonderbare Auffassung von dem Vorhandensein eines vorderen Flughautansatzes, der von drei Knochenstäben gespreizt wird, den drei Metacarpalia der bekrallten Finger, die sich Quenstedt als Spannknochen vorstellte. $\frac{1}{6}$ nat. Gr. (Vgl. Fig. 67.) (Nach F. A. Quenstedt, 1856.)

erklärt sich auch, warum seine wenigen Fossilrekonstruktionen, wie die des *Pterodactylus* oder des *Belemnitentieres*, den unvermeidlichen Eindruck von Karikaturen hervorrufen.

Seit dem Erscheinen der populären Bücher von L. Figuier¹⁾ und O. Fraas²⁾ verstrichen mehrere Jahrzehnte, ohne daß ein neuer Versuch gemacht worden wäre, die älteren Rekonstruktionen von *Pterodactylus* durch eine auf den späteren morphologischen Untersuchungen aufgebaute neue zu ersetzen. Die verschiedenen populären Schriften, in denen Darstellungen fossiler Flugsaurier veröffentlicht wurden, hielten sich mit geringen Abweichungen an

1) L. Figuier: *La Terre avant le déluge*. Paris 1863.

2) O. Fraas, *Vor der Sündfluth!* Stuttgart 1866.

das Vorbild der älteren Rekonstruktionen, ohne daß der Versuch einer durchgreifenden Überprüfung dieser älteren Rekonstruktionen unternommen worden wäre.

Die Entdeckung einer großen Zahl verschiedener Arten, die heute in der Gattung *Pterodactylus* zu einer gemeinsamen Stammesgruppe vereinigt werden, hat uns die Erkenntnis gebracht, daß das auch sonst fehlerhafte Rekonstruktionsbild, das vorwiegend auf Grund des ersten genauer beschriebenen Exemplars von *Pterodactylus longirostris* aus dem lithographischen Schiefer Bayerns entworfen worden war, keineswegs dem Bilde entspricht, das wir uns von den übrigen Arten dieser Gattung zu machen haben. Seit den im Jahre 1831 erschienenen Untersuchungen von August Goldfuß¹⁾, der darlegte, daß die Flugsaurier nur infolge weniger Konvergenzen mit den Vögeln und Fledermäusen eine gewisse Ähnlichkeit aufweisen, zweifelte niemand mehr an der schon von Cuvier ausgesprochenen Ansicht der Reptiliennatur dieser eigentümlichen Fluktiere der Vorwelt. Von besonderer Bedeutung für die Erweiterung unserer Kenntnisse von der Morphologie der Flugsaurier wurden die zahlreichen Untersuchungen Hermann von Meyers über die verschiedenen von ihm beschriebenen Arten. Die Mehrzahl der seit den ersten Mitteilungen von Collini, Cuvier, Sömmerring u. a. bekannt gewordenen *Pterodactylus*-arten stammen aus dem lithographischen Schiefer der obersten Juraformation Bayerns, wo sie an verschiedenen Fundorten entdeckt wurden. Später kamen auch an anderen Fundorten, wie z. B. im oberen Jura von Cerin in Frankreich, Reste von *Pterodactylen* zum Vorschein.

Abgesehen von einer im Jahre 1908 erschienenen Rekonstruktion von *Pterodactylus* durch W. Branca²⁾, die sich durch die geringe Breite der Flügelfläche von den älteren Darstellungen unterscheidet, begegnen wir erst in dem Buche „The Dragons of the Air“ von Harry Govier Seeley, das 1901 veröffentlicht wurde³⁾, Rekonstruktionen des *Pterodactylus*, die von den älteren zum Teil sehr beträchtlich abweichen und sich noch am ehesten an die Quenstedtsche Rekonstruktion seines *Pterodactylus*

1) A. Goldfuß: Beiträge zur Kenntnis verschiedener Reptilien der Vorwelt. Nova Acta Caes. Leop. Carol., Bd. XV, 1831, S. 63.

2) W. Branca: Fossile Fluktiere und Erwerb des Flugvermögens. Abh. d. kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin 1908, S. 17, Fig. 7.

3) H. G. Seeley, Dragons of the Air. An Account of Extinct Flying Reptiles. London 1901.

suevicus anlehnen, soweit dies die allgemeine Körperform und Körperhaltung betrifft (Fig. 62 und 63).

Betrachten wir die Rekonstruktionen der verschiedenen Arten

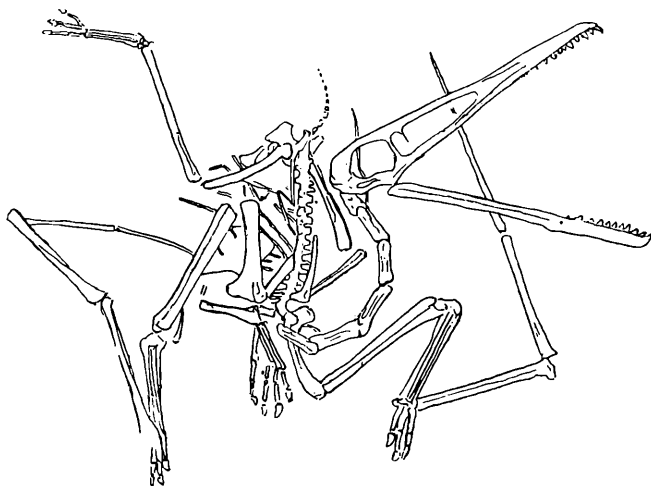


Fig. 62a. Skelett von *Pterodactylus longirostris* Cuvier; Knochen in! der auf der Gesteinsplatte erhaltenen Lage. Spiegelbild von Fig. 56 (Originalabbildung Cuviers). (Nach H. G. Seeley.)

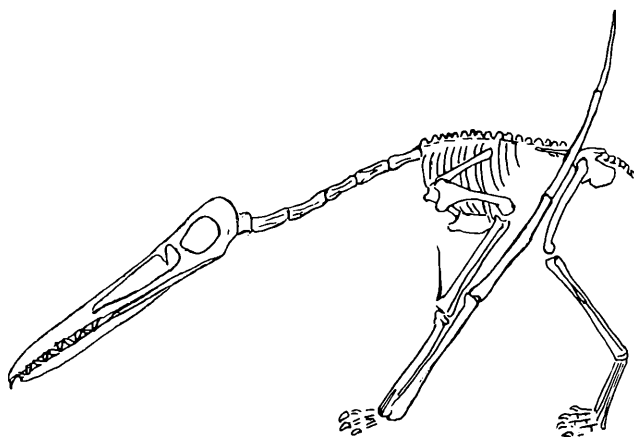


Fig. 62b. Rekonstruktion des Skelettes von *Pterodactylus longirostris*. (Nach H. G. Seeley.)!

der Gattung *Pterodactylus* in dem Buche Seeleys, so werden wir uns des Eindruckes schwer erwehren können, daß diese Tiere so, wie sie von Seeley dargestellt sind, unmöglich ausgesehen haben können; die meisten dieser Rekonstruktionen wirken als

Karikaturen. Es ist außerordentlich lehrreich, eine Analyse dieser Rekonstruktionen durchzuführen, da sie ein Musterbeispiel für die Erörterung der Frage darbieten, in welcher Weise an die Rekonstruktion fossiler Tiere herangegangen werden muß.

Vergleichen wir einmal die Rekonstruktion des Skelettes (Fig. 64) und das Lebensbild (Fig. 65) von *Pterodactylus Fraasi*, die Seeley uns vor Augen führt.

Wir sehen hier ein Tier mit sehr schlanken und sehr zart gebauten Hinterbeinen, in denen die Unterschenkel auffallend langgestreckt sind. Der Metatarsus ist verhältnismäßig lang, die Zehen



Fig. 63. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Pterodactylus longirostris* (vgl. Fig. 61 und 62) durch H. G. Seeley. (Nach H. G. Seeley, 1901.)

dagegen sehr klein und schwach. Die Arme sind kräftig, vom Carpus entspringt ein griffelförmiger Knochen als Spannknochen der sich zwischen den Armen und dem Halse ausspannenden Flughaut, dem Propatagium, nach vorn und oben; der Metacarpus ist sehr langgestreckt und die Finger, wie dies schon von Cuvier festgestellt worden war, sind auf den langen und starken vierten Finger als Flugfinger, sowie auf die drei kleineren vorderen Finger reduziert, während der fünfte fehlt. Der Schädel ist zwar zart gebaut, aber sehr groß, und seine Achse bildet mit der Halsachse einen fast rechten Winkel; die Halswirbel sind sehr kräftig, der Rumpfabschnitt der Wirbelsäule dagegen schwach entwickelt,

das Becken sehr klein und zart und der Schwanz bis auf ein winziges Rudiment verkümmert.

Alle diese Umformungen des Skelettes stehen zweifellos in Zusammenhang mit der weit vorgeschrittenen Anpassung dieser Reptilien an den Flug. Nun hat aber Seeley diese Tiere stehend und gehend dargestellt. Wenn wir auch in den Vögeln ein Beispiel dafür haben, daß auch mit weit vorgeschrittenen Anpassungen an den Flug noch immer das Vermögen zum Gehen, zum Schreiten oder zum Laufen verbunden sein kann, das nur bei den Kolibris, der Turmschwalbe (*Apus*) und einigen anderen aus-

gesprochenen Klettervögeln verloren gegangen ist, bei denen die Beine nur mehr zum Sitzen und Anklammern verwendet werden können¹⁾, so ist damit noch nicht der Nachweis erbracht, daß die Flugsaurier und speziell Pterodactylus auch noch imstande ge-

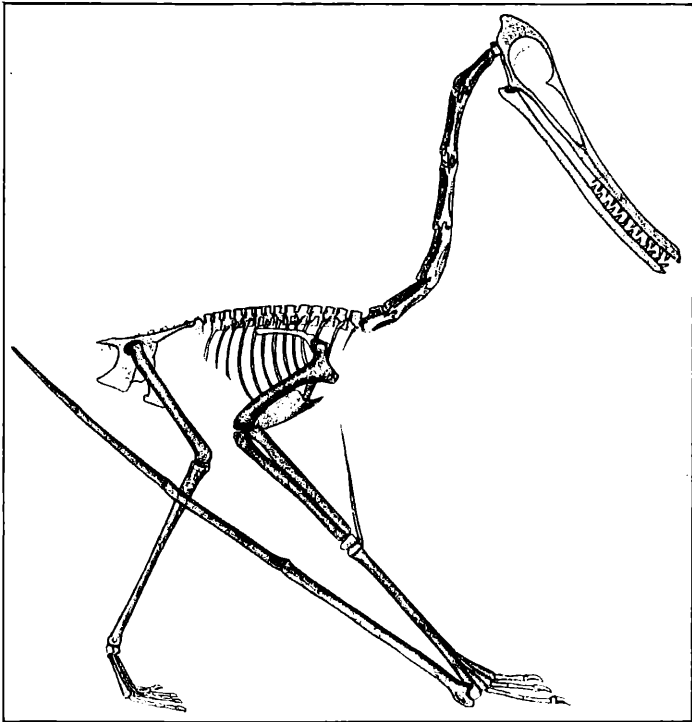


Fig. 64. Skelettreakonstruktion von Pterodactylus (*Cycnorhamphus*) Fraasi.
(Nach H. G. Seeley, 1901.)

wesen sein müssen, sich auf dem Lande gehend und schreitend fortzubewegen.

1) Das Vermögen zu schreiten oder zu laufen ist außer bei den genannten Vögeln nur bei den hochgradig an das Wasserleben angepaßten Colymbiden (speziell beim Eis-
taucher, *Colymbus glacialis* L.) fast ganz verloren gegangen. Die Beine stehen bei diesen Vögeln so weit nach hinten, daß sie zum regelrechten Laufen nicht mehr benützt werden können; die Tiere machen auf dem Lande nur unbeholfene kurze Sprünge und schieben zwischendurch ihre Brust auf dem Boden hin (Brehms Tierleben, 4. Aufl., Bd. VI, 1911, S. 97). Auch stehen die Eis-
taucher nur selten aufrecht, wie dies die Pinguine und Alken zu tun pflegen, und tun es nur dann, wenn sie ihr Gefieder ausschütteln und sich putzen. Unter den fossilen Vögeln entspricht *Hesperornis regalis* aus der Oberkreide von Kansas vollkommen dem Bilde und dem ganzen Anpassungstypus eines

Wir würden in der Tat in Verlegenheit sein, über die Fortbewegung dieser Tiere auf dem Boden ein Urteil zu gewinnen, wenn wir nicht in der Gegenwart einer Gruppe von Wirbeltieren begegnen würden, die in weit vollkommener Weise den Vergleich mit den Pterodactylen gestattet als die Vögel, nämlich die Fledermäuse. Eine sorgfältige Untersuchung und Analyse der Anpassungen der Fledermäuse an die Lebensweise gibt uns ausreichende Antwort auf eine Reihe von Fragen über die Bedeutung

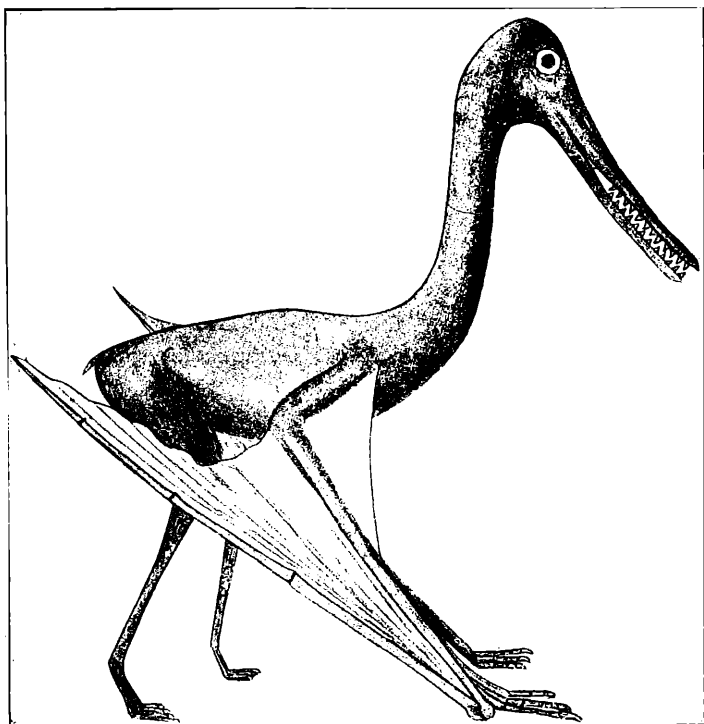


Fig. 65. Lebensbild von Pterodactylus Fraasi, nach der fehlerhaften Auffassung von H. G. Seeley in quadrupeder Schreitstellung. (Nach H. G. Seeley, 1901.)

der Anpassungen und die Lebensweise der Flugsaurier, soweit sie nach dem Typus der Pterodactylen gebaut sind, und gestattet uns, die Frage nach der Gangart der Pterodactylen in vollkommen befriedigender Weise zu beantworten.

lebenden Colymbiden, so daß wir auch für diese, hochgradig an das Wasserleben angepaßten, flugunfähig gewordenen Vögel (die lebenden Colymbiden vermögen noch zu fliegen) gleichfalls annehmen müssen, daß sie weder zu schreiten noch zu laufen vermochten und nur selten sich auf den Hinterbeinen erhoben.

Daß der Skelettbau der Fledermäuse in den Hauptzügen mit dem der Pterodactylen eine weitgehende Übereinstimmung zeigt, ist schon den ersten Beobachtern aufgefallen und hat ja auch zu der seinerzeit vertretenen irrigen Ansicht von der Verwandtschaft der Pterodactylen und Fledermäuse geführt. Freilich ist die Art der Spreizung der Flughaut in den beiden Gruppen ganz verschieden, aber doch besteht eine Übereinstimmung darin, daß beide Typen Hautflieger sind, deren Hände zu einem aktiven Lokomotionsapparat, nämlich zu einem Flügel umgestaltet sind. In beiden Gruppen spielt der Fuß bei der Lokomotion in der Luft nicht die geringste Rolle.

Die Hinterbeine sind sowohl bei den Pterodactylen als auch bei den Fledermäusen auffallend schlank und zart gebaut und die Schienbeine sind in beiden Gruppen sehr lang. Die Fibula ist sowohl bei den Fledermäusen als auch bei den Pterodactylen stark reduziert und hat somit keine Funktion oder doch höchstens nur eine ganz untergeordnete besessen.

Ebenso sind endlich in beiden Gruppen die Zehen des Hinterfußes schwach entwickelt.

Diese Übereinstimmungen zwischen den Pterodactylen und den Fledermäusen sind jedenfalls so groß, daß wir berechtigt sind, die Frage aufzuwerfen, ob nicht die Hinterbeine in beiden Gruppen ganz dieselben Dienste zu verrichten hatten, die jedenfalls ganz anderer Art sein müssen als bei den Vögeln.

Die Fledermäuse sind ohne Ausnahme kaum imstande, auf dem Boden rasch vorwärts zu kommen; sie sind ganz unfähig, sich auf die Hinterfüße allein zu stellen und sich biped fortzubewegen. Setzt man eine Fledermaus auf den Boden, so kann man leicht beobachten, in welcher Weise sie ihre Hinterbeine und Arme benutzt, um vorwärts zu kommen. Das Tier liegt mit dem Bauche dem Boden auf und kommt dadurch vorwärts, daß es mit den Armen ausgreift und mit zitternden, tastenden Bewegungen derselben nach einer Stelle sucht, an der es sich mit den scharfen Daumenkrallen anhängen kann; mit den Hinterbeinen schiebt es den sich an den Armen nach vorn ziehenden Körper mühsam vorwärts, wobei die Sohlenflächen der Hinterfüße dem Boden mit voller Fläche aufgesetzt und dabei die Zehenspitzen nach hinten und außen gestellt werden. Wenn das Tier sich zum Abfliegen vom Boden aus anschickt, stemmt es den Körper durch Unterschieben der Hinterbeine etwas empor, springt einige Male in die Höhe, macht einige Flatterschläge und fliegt dann ab. Bei einer auf dem Boden

kriechenden Fledermaus haben die Oberschenkel eine Stellung, die an die der Frösche erinnert.

Eine Streckung der Hinterbeine tritt bei den Fledermäusen nur dann ein, wenn sie mit den Zehen der Hinterfüße an Baumästen, Felsvorsprüngen u. dgl. aufgehängt sind, oder wenn sie im Geäste klettern, wie dies eine vorzüglich beobachtete Studie von G. Muetzel in Brehms „Tierleben“ zeigt. Muetzel hat einen Kalong (*Pteropus celaeno*) dargestellt, wie er, den Körper nach unten hängend, mit Hilfe seiner Daumenkrallen und den Krallen der Hinterfüße einem Aste entlang klettert (Fig. 66).

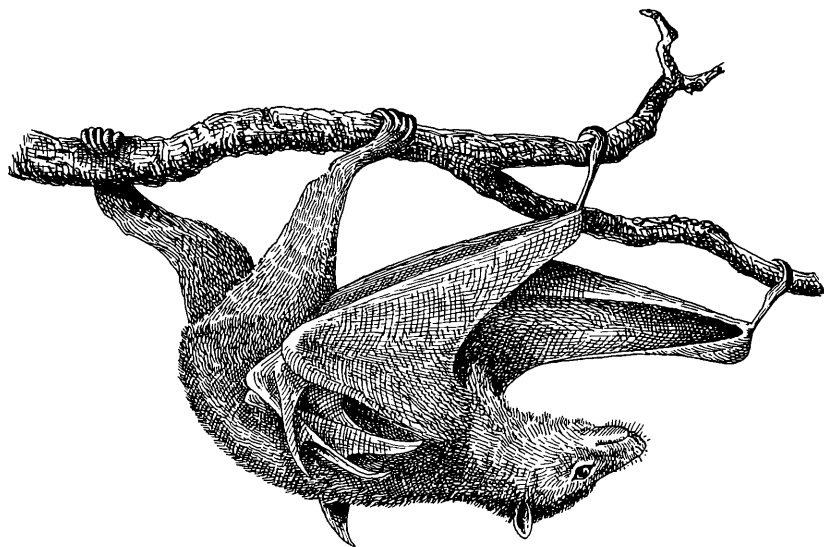


Fig. 66. Kalong (*Pteropus celaeno* Herm.) in Kletterstellung. (Nach A. E. Brehm.)

Wenn wir diese Erfahrungen auf die Pterodactylen übertragen¹⁾, so werden wir nicht lange darüber in Zweifel sein können, warum uns die Zeichnungen Seeleys einen so unwahrscheinlichen Eindruck hervorgerufen haben. Seeley hat den Fehler begangen, bei der Rekonstruktion der Lebensbilder der verschiedenen von ihm dargestellten Pterodactylen die Lebensweise und die Bewegungsarten der lebenden Fledermäuse zu wenig studiert zu haben. Hier

1) O. Abel: Neue Rekonstruktion der Flugsauriergattungen *Pterodactylus* und *Rhamphorhynchus*. Die Naturwissensch., VII. Jahrg., Heft 37, 12. Sept. 1919, S. 661. — Ders.: Die Methoden der paläobiologischen Forschung. Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. X, Wien u. Leipzig, Urban und Schwarzenberg, 1921, S. 270–279.

ist ein deutliches Beispiel dafür, daß der Paläozoologe nur dann imstande ist, in das Verständnis der Anpassungen der fossilen Tiere einzudringen, wenn er die Anpassungen und die Lebensweise der analog angepaßten lebenden Typen auf das genaueste verfolgt und analysiert, da er sonst Gefahr läuft, bei seinen Rekonstruktionen keine lebensmöglichen Gestalten, sondern nur Zerrbilder zu schaffen.

Wenn wir uns vor Augen halten, daß eine Fledermaus nicht imstande ist, ihren Körper auf der Hand und der Fußsohle hoch aufzurichten, sondern daß sie mit der Bauchseite des Rumpfes dem Boden aufruhet und sich nur in der oben geschilderten Weise weiterzubewegen imstande ist, so werden wir das gleiche auch für die Pterodactylen anzunehmen haben. Wir werden also einen Pterodactylus nur in derselben Stellung wie eine kriechende Fledermaus rekonstruieren dürfen, wenn wir ihn auf dem Boden befindlich denken. Das ist fast genau dieselbe Stellung der Gliedmaßen, wie wir sie bei dem trefflich erhaltenen Exemplar des Pterodactylus elegans aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt in Bayern vorfinden. Es war ein schwerer Rekonstruktionsfehler, den Rumpf der Pterodactylen so hoch aufzurichten, wie dies Quenstedt und Seeley bei ihren Rekonstruktionen von Pterodactylen getan haben (Fig. 61—65).

Bei der weitgehenden Analogie zwischen Fledermäusen und Pterodactylen werden wir jedoch berechtigt sein, auch die letzteren in Kletterstellung zu rekonstruieren (Fig. 67). Dann werden wir zwar auch die Gliedmaßen in gestreckterer Haltung zeichnen müssen, aber wir werden nicht vergessen dürfen, den Körper nach unten herabhängend darzustellen; so wird uns aber auch das Bild eines kletternden Pterodactylus bei weitem nicht so fremdartig und karikaturenhaft erscheinen, wie dies mit den Rekonstruktionen Seeleys der Fall ist.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Pterodactylen eierlegende Tiere gewesen sind. Bei ihrer Unbeholfenheit der Fortbewegung auf dem Boden ist die Annahme gerechtfertigt, daß die Eiablage entweder in Astwinkeln der Bäume oder in Vertiefungen der Felsen stattfand, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach an sonnigen Plätzen, da die Eier durch die Sonnenwärme ausgebrütet worden sein dürften¹⁾.

1) In einer vor kurzem erschienenen Abhandlung („Aus dem Leben der Flugsaurier“. Bull. of the Geol. Inst. of Upsala, Vol. XIX, 1924, p. 119) vertritt C. Wiman die Ansicht, daß die Flugsaurier ihre Eier, die sehr klein gewesen sein müssen, bebrütet

Cuvier hatte angenommen, daß die Nahrung der Pterodactylen hauptsächlich in Insekten und anderen kleinen Tieren bestand, die sie während ihres Fluges erhaschten. Schon frühzeitig haben aber andere Forscher die Ansicht ausgesprochen, daß die Nahrung mancher Pterodactylen hauptsächlich aus Fischen bestanden haben dürfte. Die ethologische Analyse des Gebisses der Pterodactylen hat diese Vermutung fast zur Gewißheit erhoben. Auch die Art der Jagd wird bei den Pterodactylen in mancher Hinsicht jener der lebenden Fledermäuse, speziell der Fischerfledermäuse (Noctilionidae) sehr ähnlich gewesen sein. Während

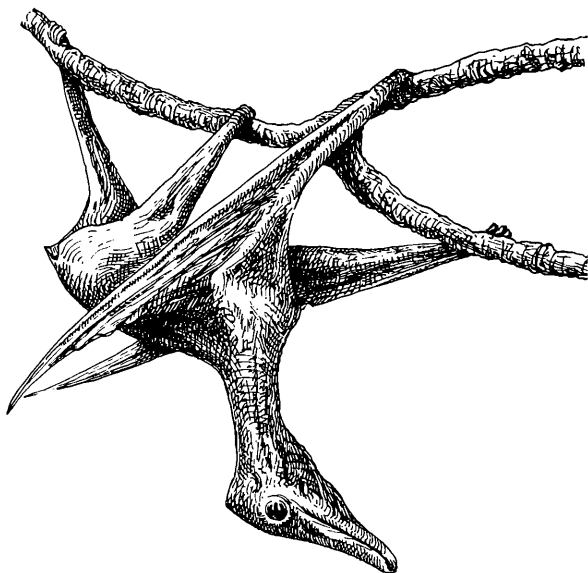


Fig. 67. *Pterodactylus suevicus* Quenst. aus dem lithographischen Schiefer Bayerns, Kletterstellung rekonstruiert (vgl. Fig. 61). (Nach O. Abel, 1919.)

aber nach neueren Beobachtungen Shortts der Kalong Fische an der Oberfläche des Wassers in der Weise fängt, daß er die an der Oberfläche schwimmenden Fische mit seinen Füßen ergreift und dann mit der Beute nach einem Baume fliegt, um sie dort zu verzehren, dürfte der bei vielen Pterodactylen stark verlängerte Schnabel den Tieren gestattet haben, beim Dahinfliegen über die

haben und daß, da die Jungen zu klein waren, um selbst ihrer Nahrung nachzugehen, bzw. sie auf dem Fluge erjagen zu können, eine Zeitlang nach dem Ausschlüpfen der Jungen aus den Eiern ein Füttern der Jungen stattfand.

Wasserfläche die Fische mit den Schnabelenden zu ergreifen, ohne dabei die Flügel in das Wasser eintauchen zu müssen¹⁾. Daß übrigens die Nahrungsweise und die Fangart der Pterodactylen nicht durchaus gleichartig waren, geht aus den außerordentlich verschiedenen Schnabelformen der zahlreichen Arten hervor, ebenso wie auch aus der sehr verschiedenen Körpergröße der einzelnen Arten, von denen manche nur die Größe eines Sperlings besaßen, während andere, wie *Pterodactylus vulturinus* und *P. giganteus*, die Größe eines Adlers erreichten. So wie auch dort, wo viele Fledermausarten nebeneinander leben, jede Art ihr eigentliches Jagdgebiet hat, so ist dasselbe wohl auch für die verschiedenen Pterodactylusarten anzunehmen, die in etwa 23 Arten die Jagdgründe der Korallenriffe der Solnhofener Gegend in der oberen Juraformation bevölkerten.

In der Regel sind, wenn wir von den gänzlich verunglückten Rekonstruktionen kletternder Pterodactylen durch Buckland (1837), Fig. 68, und Seeley (Fig. 62—65) absehen, die Pterodactylen in neuerer Zeit fast immer in fliegender Stellung rekonstruiert worden, da die Flugstellung der Tiere am leichtesten darzustellen ist. Auch Gerhard Heilmann, dem wir eine große Zahl vorzüglicher Fossilrekonstruktionen verdanken, hat nur ein Flugbild (Fig. 69) von *Pterodactylus spectabilis* dargestellt (1916), das von meiner²⁾ im Jahre 1912 entworfenen Rekonstruktion (Fig. 70, 71) derselben Art vor allem darin abweicht, daß die Ausdehnung der Flughaut viel größer angenommen ist und weit über das Knie nach hinten reicht, ähnlich wie dies bei der Mehrzahl der Fledermäuse der Fall ist³⁾. Sowohl in den älteren Rekonstruktionen als auch in den neueren von Heilmann und mir sind die Hinterbeine der Pterodactylen während des Fluges in gespreizter Stellung rekon-

1) C. Wiman hat (l. c. p. 124) die Frage aufgeworfen: „Konnten die Flugsaurier schwimmen?“ und sie bejahend beantwortet (p. 126), da es ihm und Direktor Kjell Kolthoff in Upsala gelungen ist, einige Fledermausarten (*Vespertilio murinus*, *Myotis Daubentonii*, *Pipistrellus pipistrellus* und *P. Nilsonii*), die künstlich ins Wasser gebracht worden waren, beim Schwimmen zu beobachten. Eine gleiche Angabe über das Schwimmen von *Lasionycteris noctivagus* findet sich bereits in der neuen Ausgabe von Brehms Tierleben (Bd. III, Säugetiere, S. 464) zitiert. C. Wiman zieht daraus den Analogieschluß für Pterosaurier, daß auch diese ebensogut zu schwimmen vermochten, wie es die genannten lebenden Fledermäuse zu tun vermögen.

2) O. Abel: Über den Erwerb des Flugvermögens. Vortrag, gehalten im Ver. z. Verbreitung naturwiss. Kenntnisse in Wien, 28. Februar 1912. Wien 1912, S. 16 und 17, Fig. 2.

3) G. Heilmann: Fuglenes Afstamning. Kjöbenhavn 1916, S. 157, Fig. 107.

struiert, und dies ist nach der Analogie der Fledermäuse aller Wahrscheinlichkeit nach die richtige Stellung, die für die fliegenden Pterodactylen anzunehmen ist.

Die Haltung des Körpers wird im Fluge wahrscheinlich dieselbe gewesen sein wie bei den Fledermäusen und nicht wie bei



Fig. 68.

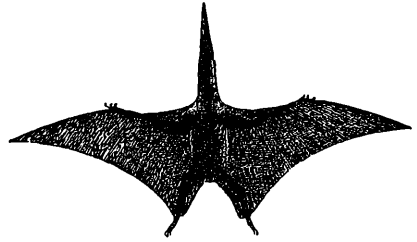


Fig. 69.

Fig. 68. „Wiederhergestellte Pterodactylen“.
(Nach W. Buckland, 1837.)

Fig. 69. Rekonstruktion des Lebensbildes
von *Pterodactylus spectabilis*. (Nach G. Heilmann, 1916).

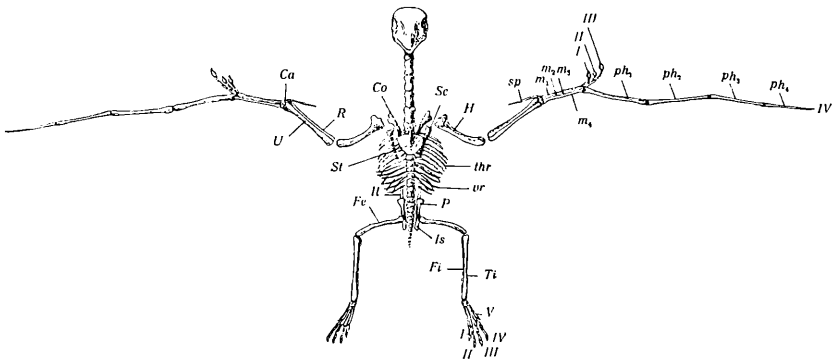


Fig. 70. Rekonstruktion des Skelettes von *Pterodactylus spectabilis* H. von Meyer, aus dem obersten Jura (Tithon) von Eichstätt in Bayern, etwa $\frac{3}{5}$ der natürl. Größe. (Nach O. Abel, 1912.) *Ca* = Carpalknochen, *Co* = Coracoid, *Fe* = Femur, *Fi* = Fibula, *H* = Humerus, *Il* = Ilium, *Is* = Ischium, *m*₁–*m*₄ = Metacarpalia 1–4, *P* = Pubis, *ph*₁–*ph*₄ = Phalangen des Flugfingers, *R* = Radius, *Sc* = Scapula, *sp* = Spannknochen (Sesambein), *St* = Sternum, *thr* = Thorakalrippen, *Ti* = Tibia, *U* = Ulna, *vr* = Gastralrippen („Ventralrippen“), *I*–*V* = 1.–4. Finger bzw. 1.–5. Zehe.

den Vögeln, so daß die Achse der Wirbelsäule nicht mit der Flugrichtung zusammenfiel, sondern schräg zu derselben, und zwar von vorn-oben nach hinten-unten verlief. Daß Pterodactylus ein Flattertier war, das sich nicht schwebend in der Luft zu halten vermochte, sondern unbedingt Flatterschläge ausführen mußte, wird allgemein angenommen.

Daß dagegen die übrigen Bewegungsstellungen und die Ruhestellung von Pterodactylus früher nicht klar erfaßt und erkannt wurden, ist dadurch bedingt, daß man es nicht versucht hatte, die verschiedenen Bewegungsmöglichkeiten der Pterodactylen außer durch die morphologische Methode auch auf zeichnerischem Wege oder auf dem Wege der Konstruktion plastischer Modelle unserem Verständnis näher zu bringen und auf diese Weise zu ermitteln,

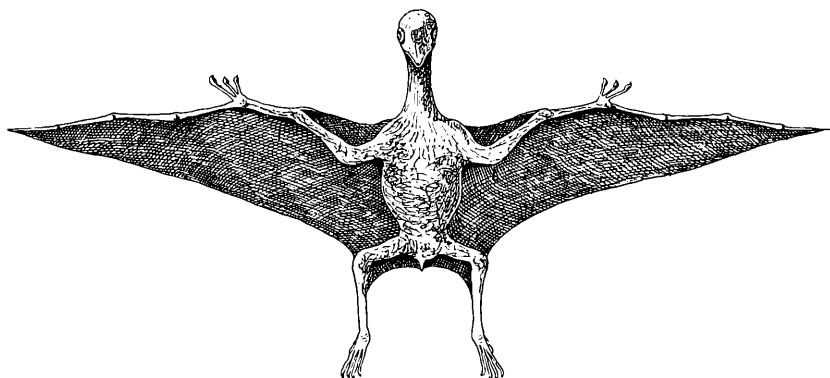


Fig. 71. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Pterodactylus spectabilis* H. von Meyer (vgl. Fig. 70). (Nach O. Abel, 1912.)

welche Stellungen in physiologischer Hinsicht möglich und welche unmöglich sind. Nur dann, wenn viele derartige Versuche ausgeführt worden sind, kann man einen Einblick in den ganzen Komplex von Bewegungsmöglichkeiten erhalten, die den Tieren zu Gebote standen und zum Verständnis der Funktion der einzelnen Körperteile gelangen.

Daß Pterodactylus unmöglich mit hochgestelltem Körper auf allen Vieren gegangen sein kann, daß er auch unmöglich imstande war, sich nur auf den Hinterbeinen fortzubewegen, ebenso wenig wie dies den Fledermäusen möglich ist, sondern daß er, den Körper nach unten hängend, im Gezweige oder an Felsvorsprüngen geklettert sein muß, habe ich schon früher erwähnt. Von dieser Erwägung ausgehend, habe ich es 1919 (l. c.)

versucht, eine Pterodactylusart, und zwar *P. suevicus*, die seinerzeit von Quenstedt und später von Seeley in ganz karikaturenhafter Weise rekonstruiert worden war, in verschiedenen Bewegungsstellungen zu zeichnen (Figg. 67, 72—75). Bei der Durchführung dieser Versuche ergab sich zunächst, daß sich das Tier in Ruhestellung mit seinen Hinterfüßen aufgehängt haben muß, genau so, wie es die Fledermäuse tun. Da auch bei diesen die Beine gestreckt

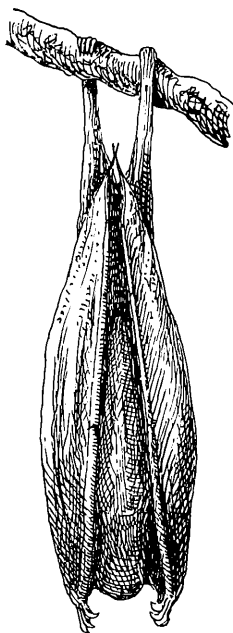


Fig.

Fig. 72. *Pterodactylus suevicus* in Ruhestellung. (Nach O. Abel, 1919.)

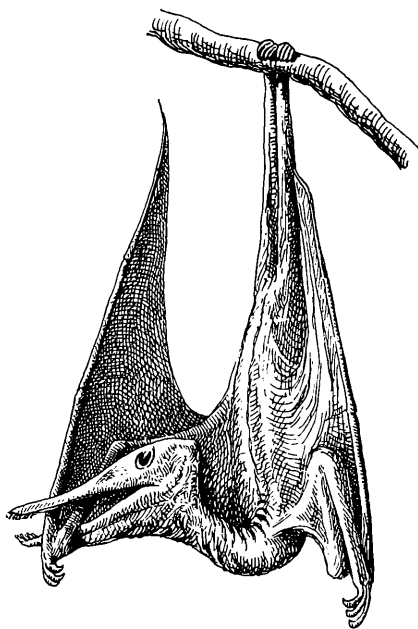


Fig. 73.

Fig. 73. *Pterodactylus suevicus* in Hängestellung. (Nach O. Abel, 1919.)

gehalten werden, wenn das Tier in Hängestellung ruht, und da nur in sehr seltenen Fällen die Hinterbeine bei der Hängestellung im Kniegelenk gebeugt erscheinen, so habe ich auch für *Pterodactylus* eine derartige Streckung der Hinterbeine während der Hängestellung ebenso wie in der Kletterstellung auf allen Vieren angenommen. Ob die Hinterfüße den Baumast, an dem sich das Tier aufhängte, gleichsinnig umfaßten oder ob die Sohlenflächen einander zugewendet waren, so daß die Hinterfüße eine Art Zange bildeten, ist eine untergeordnete Frage. Es wird wohl beides möglich, aber vielleicht bei den einzelnen Arten verschieden gewesen sein.

Da die Fledermäuse vor dem Abfliegen ihre Flügel zu putzen pflegen, so können wir den Versuch machen, auch Pterodactylus in einer solchen Stellung zu rekonstruieren (Fig. 73). Dabei können wir auch über die Art des Zusammenlegens der Flughaut und des ganzen Armes einen Aufschluß erhalten. Die Flugfläche, die sich zwischen der Hinterseite des Armes, dem Rumpfe und dem Oberschenkel ausspannte und die somit dem Plagiopatagium der Fallschirmsäugetiere der Gegenwart entspricht, konnte wahrscheinlich in der Weise zusammengelegt werden, wie ich dies in Fig. 67 darzustellen versucht habe. Von vorn gesehen, bildete der Arm im zusammengefalteten Zustande eine W-förmige Linie, da der Unterarm gegen den Oberarm zurückgelegt wurde, die Phalangen des Flugfingers aber gegen den Metacarpus, während der letztere wieder gegen den Unterarm zurückgelegt wurde. Diese Art des Zusammenlegens der Armabschnitte ist von der Art des Zusammenfaltens der Fledermausflügel verschieden, geht aber aus der Beschaffenheit der Gelenke der einzelnen Armabschnitte der Pterodactylen klar hervor¹⁾.

1) Auf Grundlage von Beobachtungen an verschiedenen Exemplaren von Pterodactylen kam ich (Grundzüge der Paläobiologie, 1912, S. 322) zu der Überzeugung, daß die Pterodactylen, abweichend von den Rhamphorhynchoidea, instande waren, den Flugfinger W-förmig zusammenzulegen. Ich meinte damit nicht, daß die einzelnen Phalangen dicht aneinander gelegt worden seien, sondern nur, daß die straffe Linie, die der Flugfinger während des Fluges besessen haben muß, einer W-förmigen Platz gemacht haben müsse, wenn das Tier Ruhestellung war. G. A. Arthaber hat Gründe gegen diese Auffassung geltend gemacht (Denkschriften d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 97, 1919, S. 443). Seither ist durch J. Hofker (Beschrijving van een exemplaar van Pterodactylus longirostris Cuvier. Koninkl. Akad. van Wetenschappen Amsterdam, Vergaderingen, Afdeel. XXX, 1922, Nr. 6 u. 7) ein Exemplar von Pterodactylus longirostris aus Solnhofen (im Geologischen Museum zu Leiden in Holland) beschrieben worden, bei dem die beiden proximalen Phalangen des Flugfingers genau dieselbe Abknickung zeigen wie bei dem von mir abgebildeten Exemplare von Pt. scolopaciceps (Paläobiologie, S. 321, Fig. 236) und dem von H. v. Meyer beschriebenen, durch Gipsabgüsse weit verbreiteten Pt. spectabilis (Paläobiologie, S. 322, Fig. 237), so daß kaum mehr ein Zweifel daran möglich ist, daß der Flugfinger an dieser Stelle eingeknickt werden konnte, einer Stelle, die übrigens genau dem Handwurzelgelenke entspricht; die am letztgenannten Exemplar zu beobachtende Knickung des Flugfingers im Gelenke zwischen der zweiten und dritten Phalange des Flugfingers entspricht aber weiter genau dem Ellbogengelenke. So muß ich daran festhalten, daß die Befunde an den Pterodactylen, soweit sie gut erhalten sind, deutlich erkennen lassen, daß der Flugfinger an den beiden genannten Stellen abgelenkt werden konnte und nicht starr verblieb, wie es bei Rhamphorhynchus und dessen Verwandten auch in der Ruhestellung der Fall gewesen zu sein scheint, da hier niemals derartige Abknickungen zu beobachten sind.

In der Ruhestellung waren die Pterodactylen wahrscheinlich genau so wie die Fledermäuse an den Hinterbeinen aufgehängt (Fig. 72) und trugen die Flügel zusammengefaltet. Es darf angenommen werden, daß sie ihren Kopf unter den Flügeln verbargen; dies geschah vermutlich in der Weise, daß der Hals gegen die Bauchseite umgebogen und der Schädel zwischen die Flügel auf den Bauch gelegt wurde.

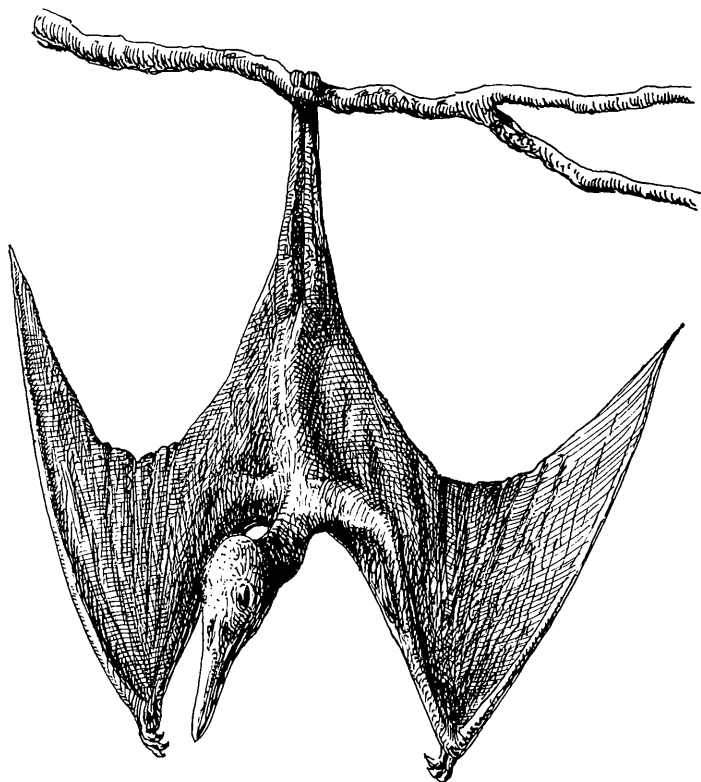


Fig. 74. *Pterodactylus suevicus*, zum Abfliegen bereit. (Nach O. Abel, 1919.)

Die Art des Abfliegens der Pterodactylen wird nur bei der Annahme der oben geschilderten Hängestellung verständlich. Das Tier hätte sich niemals zum Abfliegen anschicken können, wenn es nur mit den Krallen der drei Vorderfinger an einem Felsvorsprung oder an einem Baumast befestigt gewesen wäre. Wenn wir dagegen auf zeichnerischem Wege den Versuch machen, einen Pterodactylus im Abfliegen darzustellen, so ergibt sich, daß dies

nur dann möglich war, wenn er mit den Hinterfüßen in der geschilderten Weise aufgehängt war und sofort nach Loslassen des Astes die Flügel ausbreiten konnte.

Wenn sich ein Pterodactylus auf dem Boden bewegte, was jedenfalls nur sehr selten vorgekommen sein dürfte, so werden wir für diese Bewegungsart genau dieselbe Körperstellung wie bei einer kriechenden Fledermaus anzunehmen haben, wobei der Bauch dem Boden aufruhte und nur dann empor gestemmt wurde, wenn die Hinterbeine unter den Körper geschoben und der Hinterleib

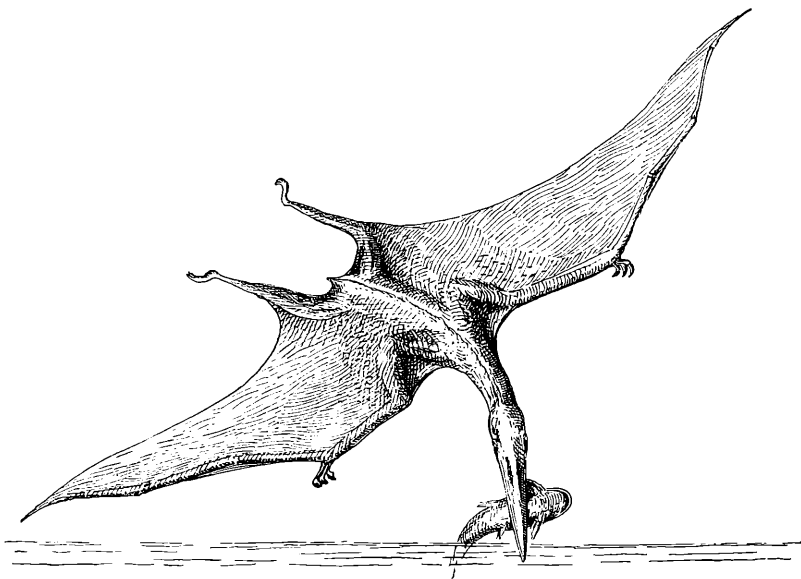


Fig. 75. Pterodactylus suevicus, an der Meeresoberfläche fischend.
(Nach O. Abel, 1919.)

dadurch ein wenig gehoben wurde. Die Krallen der drei Vorderfinger werden hierbei die gleichen Aufgaben wie die Daumenkralle bei den Fledermäusen zu versehen gehabt haben. Nach allem, was wir über die Bewegungsmöglichkeiten der Pterodactylen heute sagen können, ist diejenige Art der Lokomotion, welche Quenstedt und Seeley uns wahrscheinlich zu machen versucht haben, gänzlich ausgeschlossen.

Das allgemeine Habitusbild eines Pterodactylus wird kaum wesentlich von dem einer Fledermaus verschieden gewesen sein. Freilich müssen wir dabei von der sehr eigentümlichen Gestalt des

meist sehr langsnabeligen Schädels absehen, der dem Tiere einen durchaus eigenartigen Anblick verliehen haben muß.

Daß der Hals so schlank und vogelähnlich war, wie er von Quenstedt und später von Seeley gezeichnet wurde, ist wohl als ausgeschlossen zu betrachten. Er muß im Gegenteil sehr faltig gewesen sein und die Verbindung mit der Schnauze ist aller Wahrscheinlichkeit durch einen großen Kehlsack hergestellt worden, so daß die Unterseite der Schnauze an die eines Pelikans erinnert haben dürfte.

Fortgesetzte Studien über die Rekonstruktion des Lebensbildes von Pterodactylus haben mich zu einer klareren Vorstellung über die Haltung des Halses und Schädels während des Fluges geführt, als ich sie früher hatte. Es war mir stets unwahrscheinlich geblieben, daß Pterodactylus und seine Verwandten den Hals beim Fluge gestreckt gehalten hätten. Gut erhaltene Exemplare zeigen fast immer eine sehr bezeichnende Biegung des Halses, wobei die Längsachse des mit dem Vorderteile des Halses einen rechten Winkel bildenden Schädels ungefähr parallel zur Rumpfachse zu stehen kommt. Dies läßt, auch wenn wir berücksichtigen, daß keineswegs jede derartige Halskrümmung bei fossilen Wirbeltieren einen Schluß auf die Halshaltung während des Lebens gestattet (postmortale Rückwärtsbiegung infolge Zusammenziehens der dorsalen Halsmuskulatur!) im vorliegenden Falle doch einen Schluß auf die Hals- und Schädelhaltung des lebenden Pterodactylus zu. Bei Pteranodon z. B. wird wahrscheinlich der Schädel beim Fluge ähnlich wie der eines Pelikans getragen und nur beim Vorstoßen nach einer Beute und bei Wendungen nach vorn geneigt worden sein.

Sehr schwer ist es, zu einer klaren Vorstellung über die Beschaffenheit der Körperoberfläche zu gelangen. Daß die Tiere nackt gewesen sind, d. h. keine Schuppen oder andere hornige Epidermalbildungen trugen, ist wohl aus dem Fehlen jeder Spur solcher Bildungen in den sonst die feinsten Hautbildungen (z. B. Federn) im Abdrucke zeigenden lithographischen Schieferen Bayerns mit Sicherheit zu erschließen; über die Färbung der Haut fehlen uns jedoch die Anhaltspunkte. Es ist sowohl möglich, daß die Tiere eine einförmig graue, braune oder fleischfarbene Haut besessen haben, als es auch möglich ist, daß diese Haut eine bunte Farbenzeichnung trug, welche bei den verschiedenen Pterodactylusarten sehr verschieden gewesen sein kann. Da sich unter den fast zweitausend Arten umfassenden Lacertiliern der Gegenwart nicht eine einzige Type befindet, die schuppenlos wäre, so fehlt uns die Möglichkeit,

in diesem Punkte einen Analogieschluß zu ziehen, zumal auch die übrigen lebenden Reptilien in keiner Weise uns die Grundlagen für derartige Vergleiche vermitteln.

Bleibt also trotz sorgfältiger paläobiologischer Untersuchungen über die Bewegungsart und das Aussehen der Pterodactylen noch immer eine Reihe von Fragen offen, so daß wir noch nicht imstande sind, ein Lebensbild der Pterodactylen in allen Einzelheiten zu rekonstruieren, so mag doch die Erörterung der geschichtlichen Entwicklung unserer Vorstellungen von diesen erloschenen Flugsauriern gezeigt haben, daß wir seit den ersten tastenden Versuchen einer systematischen Bestimmung des *Pterodactylus longirostris* und den ersten Rekonstruktionsversuchen dieser merkwürdigen Tiere sehr wesentliche Fortschritte zu erzielen vermochten, die wir vor allem der Vertiefung der paläobiologischen Untersuchungsmethode, d. h. der sorgfältigen Vergleichung der Anpassungen der analog gebauten lebenden Formen und der fossilen Typen verdanken.

Rhamphorhynchus.

Während *Pterodactylus* und *Pteranodon* zwei Gattungen bilden, die der Gruppe der kurzschwänzigen, durch einen langen Metacarpus gekennzeichneten Pterodactyloidea angehören, ist *Rhamphorhynchus* der Vertreter einer anderen Gruppe fliegender Reptilien, die schon von allem Anfang an eigene Anpassungswege eingeschlagen hat. Hier findet sich fast immer¹⁾ ein langer Schwanz ausgebildet, dessen Ende ein horizontal stehendes, rhombisches Hautsegel trug, welches als Höhensteuer diente, und ein weiteres, sofort in die Augen fallendes Kennzeichen aller Angehörigen der durch *Rhamphorhynchus* vertretenen Gruppe der Rhamphorhynchoidea bildet die im Gegensatz zu den Pterodactyloidea auffallend kurze Mittelhand. Der Flugfinger ist bei den älteren Gattungen, wie z. B. bei *Dimorphodon* aus dem

1) Die einzige bisher bekannt gewordene Ausnahme von dieser Regel bildet der erst vor kurzem beschriebene Rhamphorhynchoide *Anurognathus Ammoni* Doederlein aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt (Bayern). — L. Doederlein: *Anurognathus Ammoni*, ein neuer Flugsaurier. Sitzungsber. d. Bayer. Akad. d. Wissensch., math.-phys. Kl., München 1923, S. 117.

unteren Lias von Lyme Regis (Dorsetshire), noch ziemlich kurz, erreicht aber bei den letzten Vertretern dieser Gruppe, wie bei *Rhamphorhynchus Gemmingi* aus dem obersten Jura Bayerns, eine sehr bedeutende relative Länge.

Als Goldfuß (1831) das im lithographischen Schiefer von Solnhofen in Bayern entdeckte Skelett eines Rhamphorhynchoiden beschrieb¹⁾, das im Bonner Museum aufbewahrt wird, war nur der von Collini, Cuvier, Sömmerring u. a. wiederholt beschriebene kurzschwänzige *Pterodactylus longirostris* genauer bekannt. Goldfuß stellte auch diese neue Form unter dem Namen *Pterodactylus crassirostris* zu dieser Gattung und entwarf eine Rekonstruktion, die in viele Lehrbücher und populäre Schriften über Geologie überging und immer wieder reproduziert wurde.

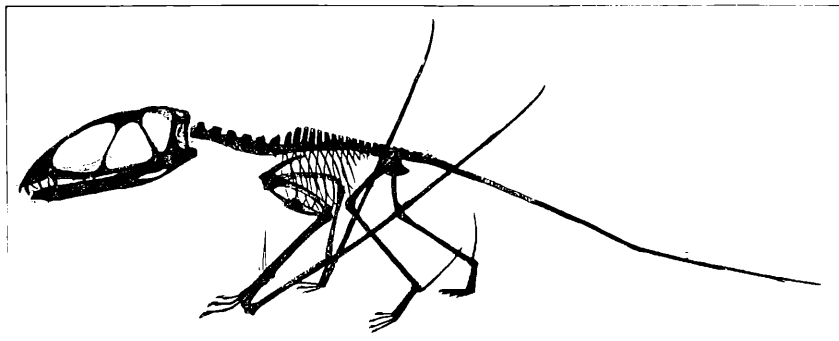


Fig. 76. *Dimorphodon macronyx*, Lias Englands; Skelett in Schreitstellung rekonstruiert.
(Nach H. G. Seeley.)

Noch in der letzten Ausgabe der „Vergleichenden Anatomie“ von Wiedersheim²⁾ ist dieser Rest als „*Pterodactylus*“ abgebildet, obwohl seit den ersten Mitteilungen über diesen Rest eine systematische Stellung und die Unterschiede von *Pterodactylus* längst klargestellt worden sind.

Die Goldfußsche Rekonstruktion ergänzte den hinteren Körperabschnitt des Skelettes, das später von A. Wagner den Gattungsnamen *Scaphognathus* erhalten hatte, nach *Pterodactylus longirostris*. Goldfuß war gewiß zu dieser Ergänzung berechtigt,

1) A. Goldfuß: Beiträge zur Kenntnis verschiedener Reptilien der Vorwelt. Nova Acta phys.-med. Acad. Caes. Leop. Carol., Bd. XV, 1831, S. 63.

2) R. Wiedersheim: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1909, Fig. 159.

da ja früher nur kurzschwänzige Flugsaurier bekannt waren. Ein unverzeihlicher Fehler lag jedoch in der Annahme, daß dieses Tier vor dem zu einem Flugfinger verlängerten, stärksten Finger der Hand noch vier weitere bekrallte Finger besaß, eine Annahme, für die bei der relativ guten Erhaltung dieser Skelettregion nicht die geringste Veranlassung vorlag.

Im Jahre 1828 entdeckte Miss Mary Anning im unteren Lias von Lyme Regis (Dorsetshire) das Skelett eines langschwänzigen Flugsauriers, der zuerst von W. Buckland 1835 beschrieben wurde¹⁾ und später durch R. Owen den Namen *Dimorphodon macronyx* erhielt²⁾. R. Owen führte zuerst eine Skelettkonstruktion dieser Art durch, die später durch eine von Ridewood ausgeführte Zeichnung, die A. Smith-Woodward³⁾ 1898 veröffentlichte, verbessert wurde (Fig. 76). J. Smith hat eine in das populäre Buch „*Extinct monsters and creatures of other days*“ von H. N. Hutchinson aufgenommene Rekonstruktion des Lebensbildes dieser Art entworfen, die durch einen eigentümlichen Wulst am Hinterrande des Flügels auffällt, was einer ganz willkürlichen Annahme entspricht⁴⁾ (Fig. 77).

Nach der ersten Entdeckung von *Scaphognathus crassirostris* kamen in den lithographischen Schieferen Bayerns verschiedene andere Flugsaurier zum Vorschein, die Hermann von Meyer unter dem Gattungsnamen *Rhamphorhynchus* beschrieb⁵⁾. Der lange Schwanz konnte schon bei diesen ersten Untersuchungen nicht der Beobachtung entgehen; so kam man dazu, dieses Tier in einer von *Pterodactylus* stark abweichenden Körperform zu rekonstruieren, und zwar ist besonders die von Riou ausgeführte und von Louis Figuier in seinem Buche „*La terre avant le Deluge*“ (1863) veröffentlichte Rekonstruktion⁶⁾ in weitesten Kreisen

1) W. Buckland: On the discovery of a new species of *Pterodactyle* in the Lias at Lyme Regis. Transactions of the Geol. Society of London (2), Vol. III, 1835, p. 217, pl. 27.

2) R. Owen: On a new genus (*Dimorphodon*) of *Pterodactyle*, with remarks on the geological distribution of flying reptiles. Report Brit. Assoc. Advanc. Sci., 28th Meeting, Leeds 1858, p. 97.

3) A. Smith Woodward: Outlines of Vertebrate Palaeontology. Cambridge 1898, p. 227, Fig. 138.

4) H. N. Hutchinson: Extinct Monsters etc., 2. Aufl., London 1910, p. 205, Pl. XXXII.

5) H. v. Meyer: *Pterodactylus* (*Rhamphorhynchus*) Gemmingi. Palaeontographica, Bd. I, 1851, S. 1 Taf. V. — Ders.: Ibidem, Bd. VII. 1860, S. 79, Taf. XII.

6) L. Figuier: La terre avant le déluge. 5^e édit., Paris 1866, p. 216, Fig. 159

bekannt geworden (Fig. 78), wozu in Deutschland der Nachdruck dieser Rekonstruktion durch O. Fraas („Vor der Sündfluth!“) sehr viel beitrug. Obwohl seither durch besser erhaltene Skelettreste

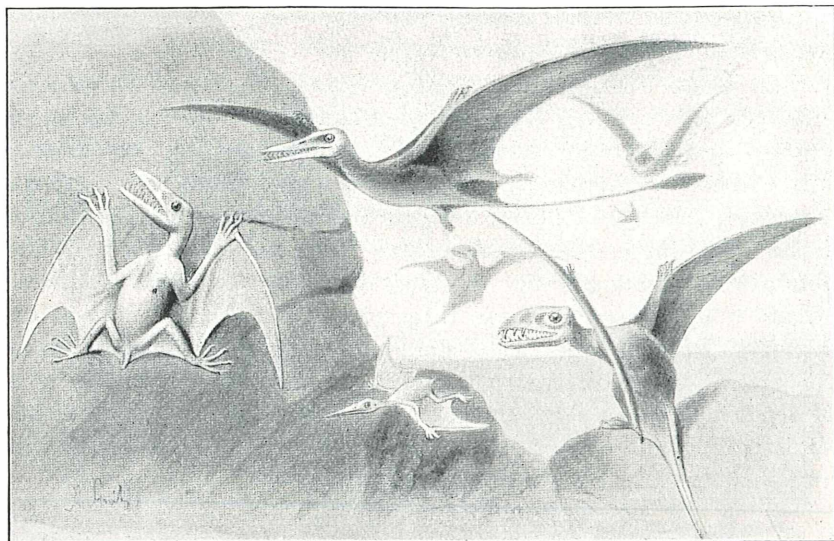


Fig. 77. Beispiel eines „Menageriebildes“, auf dem verschiedene, aus verschiedenen geologischen Formationen stammende Flugsaurier nebeneinander, also durchaus unrichtig, zur Darstellung gebracht sind. — Oben, in der Mitte: Rekonstruktion von *Rhamphorhynchus phyllurus* (Tithon, Bayern); unten, in der Mitte: *Pterodactylus spectabilis* (Tithon, Bayern); links: *Rhamphorhynchus crassirostris*, als *Pterodactylus* rekonstruiert (Tithon, Bayern); rechts, im Vordergrund: *Dimorphodon macronyx* (Lias, England). (Rekonstruiert von J. Smit, aus H. N. Hutchinson, 1910).

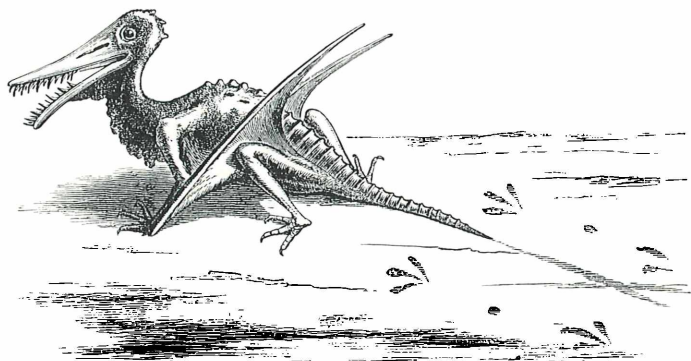


Fig. 78. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Rhamphorhynchus*, einem Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer (oberster Jura) Bayerns, entworfen von Riou. (Nach L. Figuier, 1866.)

in den lithographischen Schiefern Bayerns unsere Kenntnisse von der Körperform und dem Aussehen dieses Reptils gegenüber der Vorstellung Riouss wesentlich erweitert worden sind, so daß uns diese Zeichnung nur mehr als eine verzerrte Karikatur des Tieres erscheint, so ist doch dieses abenteuerliche Rekonstruktionsbild noch immer nicht aus der Populärliteratur verschwunden, wie ein Aufsatz über „Die Herkunft der Vögel“ von Friedrich Knauer¹⁾ aus dem Jahre 1912 zeigt, in dem eine Rekonstruktion des Rham-

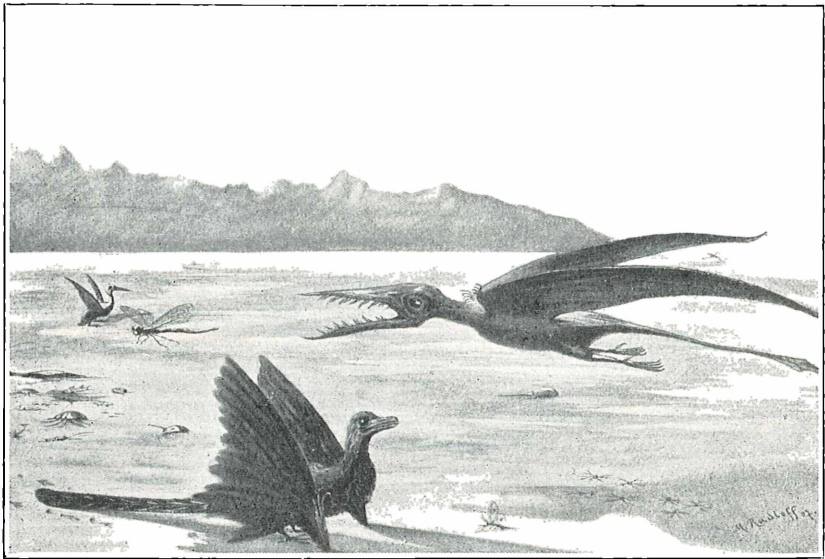


Fig. 79. Rekonstruktion eines Lebensbildes am Strande von Solnhofen (Bayern) in der Tithonzeit. Nach den Angaben von Johannes Walther, entworfen von M. Rudloff, 1907. Links im Vordergrund Archaeopteryx, rechts ein nach einer Libelle jagender Rhamphorhynchus, links im Hintergrunde Pterodactylus. (Nach J. Walther.)

phorhynchus neben solchen des gleichalterigen Pterodactylus und Archaeopteryx, aber auch des großen Flugsauriers Pteranodon (von F. Knauer Pterodactylus ornithosoma genannt!) aus der Oberkreide erscheint. Wie leichtfertig derartige Rekonstruktionen in populären Schriften verbreitet werden, zeigt dieser Fall sehr deutlich; hier erscheint Rhamphorhynchus noch immer in den allgemeinen Körperumrissen, wie sie die Rioussche Rekonstruktion

1) F. Knauer: Die Herkunft der Vögel. Wochenschr. f. Volksbildung „Urania“, V. Jahrg., Nr. 5, Wien 5. Febr. 1912, S. 83.

aus dem Jahre 1863 zeigt, aber während die letztere wenigstens den Flugfinger von der Handwurzel entspringen läßt, erscheint in der Knauerschen Rekonstruktion der Flügel mit häutiger Basis aus dem Hüftwinkel entspringend, von wo aus er sich zu einem dreieckigen Segel verbreitert und vorn durch ein, weder mit dem Hinterbein noch mit dem Arme in irgendeiner Verbindung stehendes raaenähnliches Gebilde abgeschlossen erscheint; der Arm ist nach dieser Auffassung ohne alle Verbindung mit dem Flügel oder einer anderen Hautverbreiterung. Und noch ein zweiter Fall zeigt gerade bei Rhamphorhynchus die leichtfertige Popularisierung solcher seit langer Zeit überholter Rekonstruktionen sehr deutlich.

Im Jahre 1904 wurde, wie schon früher (S. 8) erwähnt, von der Firma „Etruria“ in Seegerhall bei Frankfurt a. M. ein, auf Grundlage der Rekonstruktion von Riou aus dem Jahre 1863 entworfenes Modell des Rhamphorhynchus in den Handel gebracht, das möglicherweise auch der Zeichnung Fr. Knauers (1912) zum Vorbilde gedient hat. Dieses Modell, das unbegreiflicherweise weite Verbreitung fand, was nur durch den geringen Grad der Kenntnisse der betreffenden Käufer entschuldigt werden kann, unterscheidet sich von allen früheren Rekonstruktionen des Rhamphorhynchus dadurch, daß neben dem Modell dieses Tieres, dessen Größe höchstens die eines Adlers erreicht haben dürfte, wie aus den erhaltenen Skeletten hervorgeht, eine menschliche Figur als Maßstab angebracht ist, nach deren Verhältnissen Rhamphorhynchus die Größe eines Mammuts besessen haben müßte! (Fig. 9, S. 12).

Einen sehr wesentlichen Fortschritt unserer Vorstellungen vom Aussehen des Rhamphorhynchus brachte die Entdeckung eines noch mit den Abdrücken der Flughaut und des Schwanzsegels erhaltenen Skelettes, das O. C. Marsh im Jahre 1882 als Rhamphorhynchus phyllurus beschrieb¹⁾ (Fig. 80). Dieser Fund brachte zum ersten Male den Nachweis, daß dieses Reptil ein Schwanzsteuersegel besaß, das von zarten Fortsätzen gestützt oder gespreizt wurde; O. C. Marsh war zuerst der Ansicht, daß das Segel vertikal stand, doch ist nach neueren Untersuchungen wahrscheinlich geworden, daß es wagerecht, d. h. parallel zur Flugflächenebene, orientiert war. Stromer²⁾ hebt allerdings (1910) hervor, daß die

1) O. C. Marsh: The wings of Pterodactyles. American Journ. of Science and Arts, Vol. XXIII, New Haven 1882, p. 251, Pl. III.

2) E. von Stromer: Bemerkungen zur Rekonstruktion eines Flugsaurierskelettes. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. LXII, Berlin 1910, Monatsber. S. 85. — Ders.:

beiden Hälften des rhombischen, an den Außenecken abgerundeten Segels ein wenig asymmetrisch sind, doch liegt bei einem gut erhaltenen Exemplar des Münchener Museums das Segel in horizontaler Lage auf der Platte; die flugtechnische Bedeutung kann kaum eine andere als die eines horizontalen Höhensteuers gewesen sein, das am Ende des langen, starren, von zahlreichen Sehnen straff gehaltenen Schwanzes stand und dessen Höher- und Tieferstellen, das durch eine Abbiegung des Schwanzes an dessen Wurzel ermöglicht wurde, das Steigen oder Fallen des fliegenden Tieres bedingen mußte (Fig. 81).

In einem am 21. Oktober 1909 in der k. k. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien gehaltenen Vortrage (Verh. d. Ges.,



Fig. 80. *Rhamphorhynchus phyllurus*, Exemplar mit erhaltenen Abdrücken der Flughaut und des Schwanzsegels. Tithon von Eichstätt (Bayern). (Nach O. Ch. Marsh.)

Bd. LX, 1910, S. 141) habe ich meine damaligen Ansichten über die Lebensweise des *Rhamphorhynchus* dargelegt. Ich betrachtete ihn früher als ein Tier von dem Aussehen und der Lebensweise eines Mauerseglers, dessen Flügel auch im Ruhezustand starr und mit ihren Spitzen gekreuzt gehalten wurden, und der sich im Ruhezustande mit den physiologisch wie ein einziger Haken funktionierenden drei Krallen der Vorderfinger jeder Hand an Baumäste oder Felsenvorsprünge anzuhaken pflegte. Die Flugstellung schien mir in der Weise anzunehmen zu sein, daß das Tier mit weit ausgespannten Flügeln ohne Flügelschläge segelte

und dabei den langen Schwanz herabhängen ließ. Die Frage, ob die Tiere Tagtiere oder Nachttiere waren, ließ ich unentschieden.

F. König¹⁾ hat in zwei Mitteilungen, die sich als die Ergebnisse seiner Vorstudien zu den von ihm entworfenen plastischen Rekonstruktionen von Flugsauriern darstellen, zu einzelnen dieser Fragen Stellung genommen. Er hat die Ansicht vertreten, daß die Flugsaurier „flinke, kluge, enorm gefräßige Tiere mit nächtlicher Lebensweise“ waren, die von Fischen und Insekten lebten. In der Frage über das Anhängen in der Ruhestellung schloß er sich an meine Ausführungen an. Für die nächtliche Lebensweise von Rhamphorhynchus würden nach F. König besonders die

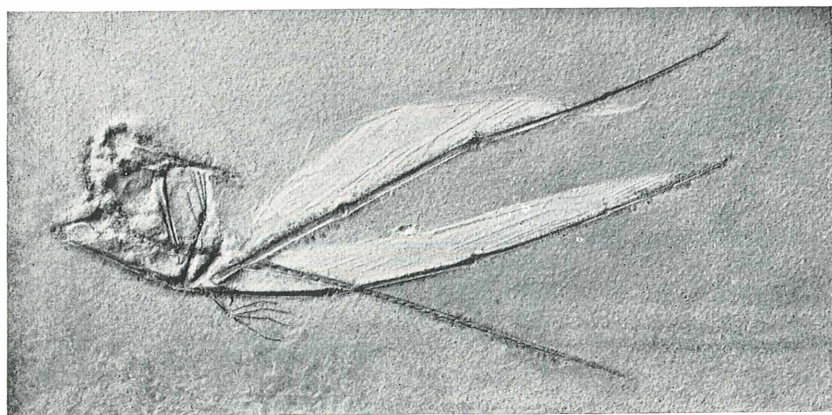


Fig. 81. Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. Meyer, aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. Obwohl das Exemplar in stark verwestem Zustande in die Lagune eingeschwemmt wurde, ist der Abdruck der Flughaut im später erhärteten Kalkschlamm noch deutlich erhalten, nur war dieselbe am Vorderende des einen Flugfingers bereits abgelöst und erscheint verkürzt. (Nach einer Photographie von L. v. Ammon.)

großen Augenhöhlen sprechen. Bei der Ausführung der Rekonstruktionen wurde er von E. von Stromer, F. Plieninger und mir beraten; sie geben somit ziemlich genau die Anschauungen wieder, die wir damals von dem Aussehen dieser merkwürdigen Flugreptile besaßen.

Im Gegensatz zu Pterodactylus ist Rhamphorhynchus, wie ich 1912 näher ausführte²⁾, zweifellos ein Drachenflieger gewesen. Die

1) F. König: Notizen zu einigen plastischen Rekonstruktionsversuchen (Habitusmodellen) von Flugsauriern, speziell Rhamphorhynchus. S.-A. a. d. Antiquariatskatalog Nr. 24 von O. Schönhut Nachf., München 1910. — Ders.: Fossilrekonstruktionen, München, E. Dultz & Co., 1911, S. 42.

2) O. Abel: Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, S. 321—327.

ganze Konstruktion der von Rhamphorhynchus repräsentierten Flugmaschine entspricht in überraschender Weise unseren Eindeckerflugmaschinen; während sich Pterodactylus so wie die Fledermäuse durch Flatterschläge fortbewegt haben muß, liegt bei Rhamphorhynchus ein Anpassungstypus vor, der für einen passiven Drachenflug spricht. Die Flügel, die wie bei Pterodactylus nur als Hautflügel ausgebildet und am Hinterrande des zu einem „Flugfinger“ verlängerten vierten Fingers ausgespannt sind, enden spitz und sind viel schmaler als bei Pterodactylus (Fig. 81); eine Knickung des Flugfingers in W-Form, wie wir sie bei Pterodactylus feststellen konnten¹⁾, ist bei Rhamphorhynchus nicht zu beobachten und die Phalangen des Flugfingers konnten allem Anschein nach nicht gegeneinander gelenkt werden, sondern blieben auch in der Ruhelage starr. Das Bild des fliegenden wie des ruhenden Rhamphorhynchus muß somit ein wesentlich anderes als das eines Pterodactylus gewesen sein. Da der lange, schwere Schwanz schon allein ein Aufhängen an den Füßen unmöglich gemacht haben dürfte, hatte ich früher angenommen, daß die Aufhängung der ruhenden Tiere nur mit Hilfe der drei bekrallten Finger erfolgte, und daß der Schwanz nach unten herabhing²⁾. Beachtenswert ist die Drehung der fünften Zehe nach einwärts, so daß die beiden fünften Zehen als Spannknochen eines Uropatagiums gedient haben müssen; diese Drehung ist schon bei einem der ältesten Verwandten von Rhamphorhynchus, bei *Dimorphodon macronyx* aus dem Unterliass Englands, deutlich zu beobachten. Auch in dieser Hinsicht unterscheidet sich der Anpassungstypus von Rhamphorhynchus von dem eines Pterodactylus sehr bestimmt. Die Zehen sind zart gebaut und scheinen nur schwache Krallen getragen zu haben. Jedenfalls ist die sonst in allen Einzelheiten sehr gründlich durchgearbeitete Rekonstruktion durch E. von Stromer (1910, verbessert 1913) in diesem Punkte abzuändern; die Sohlenfläche des Hinterfußes dürfte kaum nach vorn und unten, sondern nach hinten und unten gerichtet gewesen sein, so daß die Zehenspitzen nach hinten standen, ähnlich wie dies bei den Fledermäusen der Fall ist, während wir für eine solche Stellung bei Pterodactylus keine Anhaltspunkte aus den vorhandenen Skeletten gewinnen können und annehmen müssen, daß bei dieser Gattung die Zehen nach vorn gerichtet waren und

1) O. Abel: Über den Erwerb des Flugvermögens. Vortr. d. Ver. z. Verbreit. naturwiss. Kenntnisse in Wien, 52. Jahrg., Wien 1912, Heft 8.

2) O. Abel: Über die allgemeinen Prinzipien der paläontologischen Rekonstruktion. Verhandl. d. k. k. Zool.-Bot. Ges. in Wien, Bd. LX, 1910, S. (145).

sich somit noch in derselben Lage und Stellung wie bei ihren flugunfähigen, kletternden Vorfahren befanden.

Im Gegensatz zu dieser Auffassung hat vor kurzem C. Stieler¹⁾ die Meinung vertreten, daß sich Rhamphorhynchus auf dem festen Boden in bipeder Stellung fortbewegte.

Die Argumentation Stielers ist folgende: Wäre das Uropatagium zwischen dem Schwanz und der Hinterextremität ausgespannt und durch die fünfte Zehe als Stützknochen gespannt gewesen, so wäre es unverständlich, warum Rhamphorhynchus einen stark entwickelten Trochanter besessen hat, was nach Stieler auf eine kräftige Inanspruchnahme des Oberschenkelknochens und damit der ganzen Hinterextremität hinweist. Ferner ist nach Stieler das Vorhandensein eines vogelartigen Tibiotarsus wie die Ausbildung des Kniegelenks ein Beweis für eine vogelartige, d. i. bipede Bewegungsart von Rhamphorhynchus. Die Körperachse war nach der Meinung Stielers beim gehenden Rhamphorhynchus steilgestellt, wobei aber die Femora nicht nach vorn gerichtet, sondern seitlich abgespreizt gewesen sein sollen. Die bipede Stellung und Gangart von Rhamphorhynchus sei daher nicht mit der der Vögel oder Säuger zu vergleichen. Die bekrallten Fingerspitzen konnten bei dieser Bewegungsart den Boden nicht berührt haben, wie Stieler hinzufügt.

So wichtig und wertvoll diese Beobachtungen Stielers an einem unverdrückten Exemplar eines rhamphorhynchoiden Flugsauriers aus dem süddeutschen Lias sind, so kann ich doch seinen Schlußfolgerungen nicht beipflichten. Aus der Untersuchung der Rhamphorhynchen aus den Plattenkalken Bayerns geht ziemlich deutlich hervor, daß die Zehen in normaler Lage nach hinten abstanden. In einer solchen Lage ist an ein bipedes Gehen oder Schreiten des Tieres nicht zu denken. Nichtsdestoweniger ist jedoch der Hinweis auf die Ausbildung eines Tibiotarsus, eines stark entwickelten Trochanter und eines gut entwickelten Kniegelenks sehr wertvoll. Verschiedene andere Kennzeichen, wie sie im Baue des Beckens bestehen, und die nun durch die erwähnten Beobachtungen Stielers eine weitere Vermehrung erfahren, sprechen dafür, daß Rhamphorhynchus, wie wohl die Flugsaurier überhaupt, von Vorfahren abstammen, die eine Lebensweise und Bewegungsart besaßen, wie sie etwa durch *Otocryptis* unter

1) C. Stieler: Neuer Rekonstruktionsversuch eines liassischen Flugsauriers. Naturwiss. Wochenschr., N. F. Bd. XXI, 14. Mai 1922, Nr. 20, S. 275. — Nachtrag: Ebenda, 1922, Nr. 33.

dem Agamen und durch *Tarsius spectrum* in der Gegenwart verkörpert werden. Der lange Metatarsus ist kaum eine Anpassung, die während der Entstehung der Anpassungen an den Flug zur Ausbildung gelangt sein dürfte, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach schon vorher erworben worden zu sein scheint. Die Abknickung der letzten Phalange der fünften Zehe und deren starke Abspreizung nach hinten läßt kaum eine andere Deutung und Erklärung als die zu, daß die fünfte Zehe an der Spreizung der Flughaut, und zwar des Uropatagiums, beteiligt war; und wenn dies der Fall war, dann ist an einen bipeden Gang kaum zu denken. Hingegen ist es sehr wahrscheinlich, daß das Kniegelenk durchaus nicht außer Funktion gesetzt war, sondern daß sowohl Oberschenkel als auch Unterschenkel durch eine verschiedene Winkelstellung zueinander im Kniegelenk eine wichtige Rolle bei der Veränderung der Flugflächengröße und ihrer Stellung spielten. Ja, es ist auch möglich, daß zwischen dem Plagiopatagium und der Vorderseite des Oberschenkels eine Spalte bestand, wenn auch an diese Möglichkeit, soweit ich sehen kann, bisher nicht gedacht worden ist. Keinesfalls kann ich mich der Ansicht anschließen, die Wiman¹⁾ über die Beziehungen zwischen dem Kniegelenke und der Flugfläche der Rhamphorhynchoidea zum Ausdruck gebracht hat und die sich an die Rekonstruktionen von *Tribelesodon* und *Dimorphodon* durch Baron Franz Nopcsa²⁾ anschließt. In den genannten Rekonstruktionen ist nämlich ebenso, wie ich dies selbst früher (1912) angenommen hatte, der Außenrand und Hinterrand der Flugfläche in einer Linie angenommen, die von der Spitze des Flugfingers in schwach konkaver Krümmung bis zur Fußwurzel zieht, so daß die Knie in die Flugfläche selbst zu liegen kommen und hierbei in dem einen Falle die beiden Hauptabschnitte der Hintergliedmaße einen stumpfen, im anderen Falle einen rechten Winkel bilden (vgl. die beiden zitierten Figuren bei Nopcsa, 1923, Fig. 6 und 7). Ich kann diese Ansicht nicht mehr aufrechterhalten und muß daher auch die Rekonstruktionen von Nopcsa und Wiman in diesem Punkte als unrichtig bekämpfen. Das Kniegelenk kann unmöglich in der Flugfläche selbst gelegen gewesen sein, sondern bildete bestenfalls so, wie ich dies 1919 darzustellen versuchte, einen im Hinterrande der Flughaut liegenden Stützpunkt derselben. Es ist

1) C. Wiman: Über *Dorygnathus* und andere Flugsaurier. Bull. Geol. Inst. Upsala, Vol. XIX, 1923, p. 29, Fig. 2, p. 44, Fig. 10.

2) Baron Franz Nopcsa: Neubeschreibung des Trias-Pterosauriers *Tribelesodon*. Paläontol. Zeitschr., Bd. V, 1923, S. 176, 177, Fig. 6 u. 7.

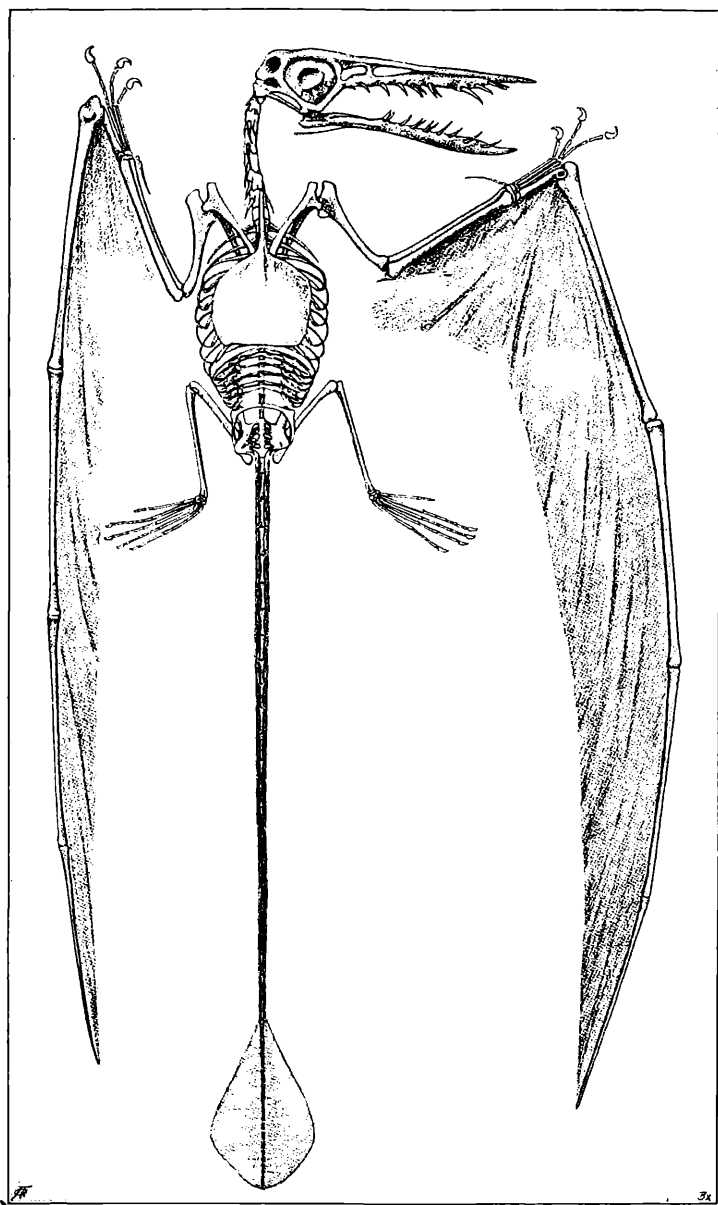


Fig. 82. *Rhamphorhynchus Gemmingi* H. v. Meyer. Rekonstruktion des Skelettes und einzelner Partien der Haut. (Nach E. v. Stromer.)

aber, wie betont, auch möglich, daß der Vorderrand des Oberschenkels überhaupt frei war, so daß zwischen Flughaut und Oberschenkel eine Spalte bestand, was vom flugtechnischen Standpunkte aus durchaus nicht unvorteilhaft gewesen wäre, weil dadurch die Bewegungsfreiheit der Hinterbeine größer gewesen sein müßte und die Einstellung, Spreizung und Senkung des Uropatagiums von der des Plagiopatagiums gänzlich unabhängig wurde. Dagegen kann ich mich nicht mit der Auffassung befreunden, daß zwischen den Hinterbeinen und dem Schwanz eine bis zur Schwanzwurzel reichende tiefe Spalte klappte, wie dies kürzlich Wiman für *Dorygnathus banthensis* und *Triebesodon longobardicus* annahm (l. c., 1923, p. 29 und 44). Über diese Frage hat eine eingehende Debatte anlässlich des Vortrages von C. Wiman über dieses Thema beim fünften Paläontologentag in Wien (September 1923) stattgefunden, wie die später darüber zu veröffentlichenden Diskussionsberichte zeigen werden.

Über die Stellung der hinteren Gliedmaßen beim Fluge können wir aus den verschiedenen Skeletten aus den lithographischen Schieferen Bayerns wichtige Tatsachen erschließen. Fast immer stehen die Oberschenkel in einem rechten Winkel zur Wirbelsäule nach außen abgespreizt. Sie müssen also, da die gut erhaltenen und nicht zu stark durch den Verwesungsprozeß beeinflussten Exemplare immer wieder diese Gliedmaßenstellung aufweisen, normal in einer Ebene gelegen gewesen sein, die ungefähr parallel zur Flugfläche verlief. Daß sie nicht nach unten gerichtet gewesen sein können, so daß die Knie nach vorn statt nach außen zu stehen gekommen wären, das geht schon aus dem Verhalten und der Lage der vorderen breiten Beckenspange hervor, die eine solche Drehung nach unten nicht gestattet haben würde. Nur nach vorn und hinten, also in der Ebene der Flugfläche, konnte eine Bewegung der Femora erfolgen. Damit ist aber auch die Bewegungsmöglichkeit der Hinterbeine bei einer eventuellen Kriechbewegung scharf umgrenzt; der Hinterleib des kriechenden Tieres konnte keinesfalls, wie es bei manchen Fledermäusen bei der Kriechbewegung auf festem Boden der Fall ist, in die Höhe gestemmt werden. Es ist aber überhaupt sehr fraglich, ob dieses Tier auf dem Boden zu kriechen vermochte, wie wir dies für die Pterodactylen annehmen können.

Von den Fledermäusen wissen wir, daß das Aufhängen an den Beinen das Abfliegen in hohem Grade erleichtert. Freilich können manche Fledermausarten auch vom flachen Boden, aber nur mit

großer Mühe und erst nach mehreren Sprüngen auffliegen. Bei Rhamphorhynchus dürfte jedoch, wie wir später zu zeigen versuchen werden, ein solches Auffliegen vom Boden aus, obwohl er kein Flattertier, sondern ein passiver Flieger, ein „Drachenflierer“ war, gut möglich gewesen sein.

Die Rekonstruktion der Bewegungsbilder von Rhamphorhynchus setzt uns vor eine schwere Aufgabe. Das Flugbild von Rhamphorhynchus ist relativ leicht zu entwerfen, aber schwieriger ist die Ermittlung des Lebensbildes eines hängenden oder abfliegenden Tieres. Die Versuche, Rhamphorhynchus kriechend oder gehend darzustellen, wie dies z. B. Riou getan hat (Fig. 79), sind schon aus dem Grunde als fehlgeschlagen zu betrachten, weil eine Fährten-type, die bei Eichstätt und Solnhofen gefunden und von Albert Opperl (1862) als *Ichnium lithographicum* beschrieben¹⁾ worden ist, keinesfalls mit Rhamphorhynchus in Beziehung gebracht werden kann, da sie von einem Tiere eingedrückt worden sein muß, das einen Hinterfuß mit drei gespreizten Vorderzehen besaß. J. Walther²⁾ hat später in dieser Fährte die Hüpfspur des Urvogels (*Archaeopteryx*) erblicken wollen, aber es scheint, daß sie am ehesten mit einem kleinen cöluroiden Dinosaurier aus der Verwandtschaft von *Compsognathus longipes*, in Beziehung zu bringen ist, der sich zweifellos, wie die kleinen, scharfen Abdrücke der Hände beweisen, beim langsamen Hüpfen auf die Daumenkrallen stützte und sich also in ähnlicher Weise wie ein Känguruh fortbewegte³⁾. Mit Rhamphorhynchus können diese Fährten keinesfalls in Beziehung gebracht werden⁴⁾.

Unter den zahlreichen neueren Rekonstruktionen soll nunmehr noch die von O. Jaekel (1910) entworfene⁵⁾ (Fig. 83) kurz besprochen werden. In der Texterklärung zu dieser Rekonstruktion erwähnt Jaekel das Vorhandensein von vier bekrallten, freien Fingern vor dem Flugfinger, was aber vielleicht, da die Zeichnung

1) A. Opperl: Über Fährten im lithographischen Schiefer. Paläont. Mitt. a. d. Museum d. Kgl. Bayr. Staates, Bd. II, Stuttgart 1862.

2) J. Walther: Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. Festschr. f. E. Haeckel, Jena 1904, S. 147.

3) O. Abel: Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, S. 73.

4) Andere Fährten, die von T. C. Winkler und J. Walther als Rhamphorhynchusfährten gedeutet worden sind, können gleichfalls nicht mit Sicherheit in dieser Weise gedeutet werden; die von Winkler als Sitzspur eines *Pterodactylus Kochi* gedeutete Fährte (O. Abel, l. c., S. 72) ist sicher eine *Limulus*fährte.

5) O. Jaekel: Rekonstruktionen fossiler Tiere. Meyers Großes Konversationslexikon, Bd. XXII, Suppl. 1909—1910, Taf. III, Fig. 2.

nur drei bekrallte Finger zur Schau trägt, ein Lapsus calami sein mag. In einer späteren Mitteilung¹⁾ hat O. Jaekel (1915) nur drei freie, krallentragende Finger für Rhamphorhynchus angegeben, was den Tatsachen entspricht. Gänzlich verunglückt erscheinen dagegen in Jaekels Rekonstruktion aus dem Jahre 1910 die Hinterbeine von Rhamphorhynchus. Sie erscheinen hier in hohem Grade vogelähnlich, eine Annahme, zu der kein einziger Fund berechtigen würde. Die Hinterfüße scheinen der Zeichnung zufolge in drei vogelartig eingekrümmten Zehen zu enden, was der Annahme entsprechen würde, daß das Tier Greifzangenfüße besaß, was sicher nicht der Fall war; ebenso ist der Mittelfußabschnitt so vogelähnlich dargestellt, als ob die Metatarsalia miteinander verwachsen wären, was gleichfalls nicht der Fall ist; und überdies ist

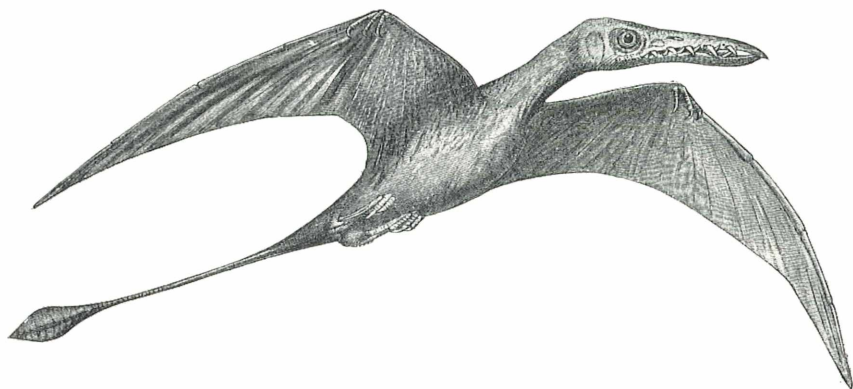


Fig. 83. Rekonstruktion des Lebensbildes von Rhamphorhynchus.
(Nach O. Jaekel, 1910.)

der Mittelfußabschnitt viel zu lang dargestellt. Es scheint, daß das Bestreben, die Hinterbeine möglichst vogelähnlich darzustellen, die Veranlassung zu dieser unrichtigen Rekonstruktion war.

Das Gebiß von Rhamphorhynchus spricht dafür, daß wir in ihm einen Fischjäger zu erblicken haben, der über den fischreichen Meeresgründen der Ufergegenden in der Solnhofener Gegend jagte. Wir werden uns am ehesten eine Vorstellung von der Jagdart dieses hochspezialisierten Flugreptils machen können, wenn wir an die fischenden, oft in dichten Schwärmen fliegenden Möven denken.

1) O. Jaekel: Die Flügelbildung der Flugsaurier und Vögel. Anat. Anzeiger, Bd. 48, Weimar 1915, S. 1.

Sehr schwer ist es, die Frage zu beantworten, ob Rhamphorhynchus so wie die übrigen Flugsaurier ein Tagtier oder ein Nachtier war. Für das letztere würde die bedeutende Größe der Augen sprechen, die besonders bei Rhamphorhynchus Gemmingi auffallend groß gewesen sind, wie nicht nur aus der Größe der Augenhöhlen, sondern auch aus der Größe des Sklerotikalplattenringes hervorgeht, der das Auge schützte.

Es sprechen aber noch andere Erwägungen für die nächtliche Lebensweise von Rhamphorhynchus. Die Jagdart dieses Flugreptils und seine ganzen Lebensgewohnheiten scheinen jenen der lebenden Scherenschnäbel, z. B. des Rhynchops flavirostris des mittleren und oberen Nilgebietes oder des Rhynchops nigra des La Platabereiches außerordentlich ähnlich gewesen zu sein.

Darwin¹⁾ hat auf einem See bei Maldonado, im Stromgebiet des Rio Parana, die Jagdweise des südamerikanischen Scherenschnabels genau beobachtet. Die Tiere fliegen gegen Abend aus und scheinen, nach Darwin, die Nacht hindurch zu jagen; ihre Nahrung besteht aus kleinen Fischen, die sie an der Oberfläche des Wassers in der Weise fangen, daß sie ihren über den Schnabel des Oberkiefers ziemlich weit vorspringenden Unterkiefer nach unten senken und mit geöffnetem Schnabel die Oberfläche des ruhigen Wassers derart durchpflügen, daß der Unterschnabel eine lange schmale Spur auf dem spiegelglatten Wasser zurückläßt. Hierbei werden also die Flügel zweifellos nicht in das Wasser getaucht und ihr Flug ist daher als Segelflug zu bezeichnen, wozu sie durch die lange, schmale, spitz zulaufende Flügelform in hohem Maße befähigt sind. Wenn sie die Oberfläche verlassen, wird ihr während des Pflugfischens ruhiger Flug unregelmäßig, wild und rapid. Auch bei Monte Video beobachtete Darwin, daß die Scherenschnäbel während des Tages ruhig auf den Schlammflächen am oberen Ende des Hafens saßen und erst gegen Abend auf die Jagd ausgingen. Der Schwanz dient dazu, beim Fluge zu steuern und ist beständig in Tätigkeit. Wird ein Fisch mit dem eingetauchten Unterkiefer erfaßt, so wird er in die Höhe geworfen und von dem zuklappenden Schnabel wie mit einer Zange erfaßt.

Auch der afrikanische Scherenschnabel wird erst nach Sonnenuntergang munter, bei trübem Himmel auch schon in den späten Nachmittagsstunden; er fliegt in der Regel in kleinen Gesellschaften

1) Ch. Darwin: Reise eines Naturforschers um die Welt. Aufl., Stuttgart, 1882, S. 156.

von vier bis fünf Stück aus. Die eingetauchte Schnabelhälfte bleibt oft minutenlang unter Wasser und hierbei werden nach Brehm hauptsächlich auf dem Wasser schwimmende Insekten gefischt.

Schon 1912 habe ich in meiner „Paläobiologie der Wirbeltiere“ darauf hingewiesen, daß die Schnabelform von Rhamphorhynchus, besonders die des Unterkiefers, in sehr auffallender Weise an die Schnabelform der Scherenschnäbel erinnert und daß wir hier das Beispiel einer konvergenten Anpassung an die gleiche Nahrungsweise vor uns haben; ich habe weiter die Meinung geäußert, daß diese Flugsaurier ähnlich wie Möven über die weiten Wasserflächen dahinstrichen, um an der Oberfläche des Meeres nach Fischen zu jagen.

Fortgesetzte Untersuchungen und Vergleiche haben mich zu der Überzeugung geführt, daß diese Übereinstimmung in der Lebensweise des Scherenschnabels und des Rhamphorhynchus noch viel weiter geht und sich nicht allein auf die gleichartige Fangmethode beschränkt, sondern auch auf die Flugart und weiter noch auf die übrigen Lebensgewohnheiten erstreckt. Bei Betrachtung der von der Meisterhand Wilhelm Kuhnerts gemalten Tafel in der letzten Auflage von Brehms Tierleben, welche den Scherenschnabel im ruhenden Zustande, im Ufersande liegend, darstellt, ist die Ähnlichkeit der allgemeinen Körperform mit der eines Rhamphorhynchus geradezu überraschend. Wir müssen die Frage aufwerfen, ob nicht auch Rhamphorhynchus tagsüber in derselben Weise wie der Scherenschnabel auf dem Sande zu liegen pflegte und sich erst gegen Abend auf die Jagd begab.

Wenn Rhamphorhynchus dieselbe Ruhestellung wie der Scherenschnabel einzunehmen pflegte, so ist zunächst die Frage zu beantworten, wie dies mit dem für Rhamphorhynchus anzunehmenden passiven Segelfluge in Einklang zu bringen ist. Wir müssen prüfen, ob es dem Tiere möglich gewesen sein kann, sich aus der liegenden Stellung zum Fluge zu erheben, ohne daß ein Abfliegen von einem erhöhten Abflugsplatze, etwa von einem Baumast, erforderlich wäre.

Die Antwort darauf gibt uns die Art und Weise, wie sich der Mauersegler (*Cypselus apus*) vom flachen Boden aus in die Luft zu schwingen vermag. Dieses Tier, dessen Flug als das typische Beispiel eines Segelfluges gelten kann, wobei lange Zeit hindurch kein einziger Flügelschlag erfolgt, ist nach Brehm „nur in der Luft heimisch, auf dem Boden hingegen fremd. Man kann sich kaum ein unbehilflicheres Wesen denken als einen Segler, der am Fliegen verhindert ist und sich auf dem Boden bewegen soll. Von Gehen

ist bei ihm keine Rede mehr; er vermag nicht einmal zu kriechen. Man hat behauptet, daß er unfähig sei, sich vom Boden zu erheben; dies ist aber, wie ich mich durch eigene Beobachtung überzeugt habe, keineswegs der Fall. Legt man einen frisch gefangenen Segler auf den Boden, so breitet er sofort seine Schwingen, schnellst sich durch einen kräftigen Schlag mit ihnen in die Höhe und gebraucht die Flügel sodann mit gewohnter Sicherheit. Er häkelt sich geschickt an senkrechten Mauern oder Bretterwänden an und verwendet die scharf bekrallten Zehen außerdem zur Verteidigung“.

Diese Beobachtung macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß auch Rhamphorhynchus das Baumleben, das seine Vorfahren jedenfalls geführt haben müssen und das die Pterodactylen, wie wir bereits besprochen haben, ähnlich wie die Fledermäuse beibehalten haben, mit einer Lebensweise vertauscht haben muß, die zwischen ruhigem Liegen auf dem Strande während des Tages und dem Segelfliegen während der Nacht wechselte. Auch Rhamphorhynchus konnte wohl ebensogut wie der Mauersegler sich vom flachen Boden in die Luft schwingen und ihm kam hierbei wahrscheinlich noch der lange, starre, von Sehnen straff gehaltene Schwanz in hohem Grade zu Hilfe. Während sich der Mauersegler nur durch Schläge mit den weit gespreizten Flügeln auf den Boden von diesem in die Höhe zu schnellen vermag, konnte Rhamphorhynchus außerdem noch durch einen kräftigen Schwanzschlag auf den Boden den Absprung verstärken. Ja, es ist sogar anzunehmen, daß er sich höchstens gelegentlich mit Hilfe seiner drei bekrallten Vorderfinger an einem Aste oder Felsen ankrallte, daß aber seine normale Ruhestellung nicht wie bei den Pterodactylen im Aufhängen, sondern im Liegen bestand, so wie uns dies der lebende Scherenschnabel zeigt. Es gibt wenige Fälle von Konvergenzerscheinungen, die uns bis in Einzelheiten die Feststellung der Lebensweise so gut ermöglichen, wie dies bei einem Vergleiche des lebenden Scherenschnabels und des Rhamphorhynchus der oberen Juraformation der Fall ist.

Wir dürfen wohl auch annehmen, daß die Verwandten von Rhamphorhynchus, die wir mit *Tribelesodon* aus der lombardischen Trias bis in die Triasformation zurückverfolgen können, in der Lebensweise nicht sehr wesentlich von Rhamphorhynchus abgewichen sind. Freilich ist bei *Dimorphodon macronyx* aus dem Unterlias Englands die Flügellänge weit geringer als bei Rhamphorhynchus *Gemmingi*, dem am genauesten bekannten Vertreter der Rhamphorhynchoidea aus dem oberen Jura Bayerns, und auch der

Schädel zeigt nicht die schon bei einem anderen Rhamphorhynchoiden des Oberlias Schwabens, *Campylognathus Zitteli*, zu beobachtende Abwärtsbiegung des Unterkieferendes, aber trotzdem scheinen sich schon bei *Dimorphodon* dieselben Lebensgewohnheiten angebahnt zu haben, die wir in so einseitiger Weise bei *Rhamphorhynchus* entwickelt finden.

Die Rekonstruktion des *Rhamphorhynchus Gemmingi* in Flugstellung, die ich 1912 entwarf, hat mich in verschiedenen Punkten nicht befriedigt. So schien mir der Umriß des Uropatagiums und die Art des Überganges des Plagiopatagiums in das Uropatagium aus flugtechnischen Gründen unrichtig zu sein. Wiederholte Untersuchungen und Rekonstruktionsversuche haben mich zu der Er-

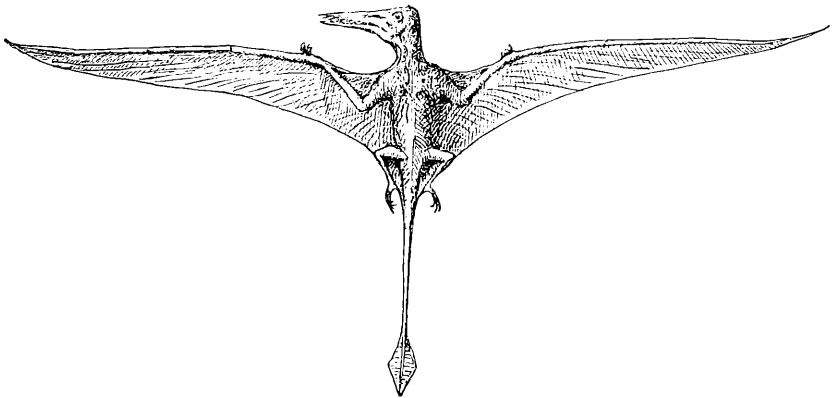


Fig. 84. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Rhamphorhynchus Gemmingi*.
(Nach O. Abel, 1920.)

kenntnis der Ursache dieser unwahrscheinlichen Umrißform der Flughaut geführt; der Fehler lag daran, daß ich die Hinterbeine in gestreckter Haltung rekonstruiert hatte. Wenn wir die Hinterbeine in die Flughautenebene so eintragen, daß die Femora rechtwinkelig auf die Wirbelsäulenachse zu stehen kommen und somit beide Femora eine einheitliche Achse besitzen, so wird mit einem Schlage klar, in welcher Weise wir die Unterschenkel in diese Zeichnung einzutragen haben (Fig. 84). Sie fallen mit dem Hinterrande der Flügelfläche zusammen und konvergieren stark nach hinten; da die abgebogene fünfte Zehe zweifellos zur Spannung des Uropatagiums, das ist der Hautduplikatur zwischen den Hinterbeinen und dem Schwanz, gedient haben muß, so ergibt sich daraus eine Dreieckform des Uropatagiums, und die Gesamtform der Trag-

flächen bekommt eine einheitliche, vom flugtechnischen Standpunkte aus verständliche Gestalt (Fig. 85).

Es ist aber noch ein weiterer Fehler in meiner Rekonstruktion aus dem Jahre 1912 zu berichtigen. Ich habe in dieser die Lage des Schultergürtels viel zu weit nach vorn verlegt. Dasselbe hat auch E. von Stromer in seinen Rekonstruktionen von 1910 und 1913 getan. Dadurch erhält in der Vollrekonstruktion der Rumpf eine viel bedeutendere Länge, als er tatsächlich besaß. Wenn wir die Entfernung des Brustschultergürtels vom Becken bei einem

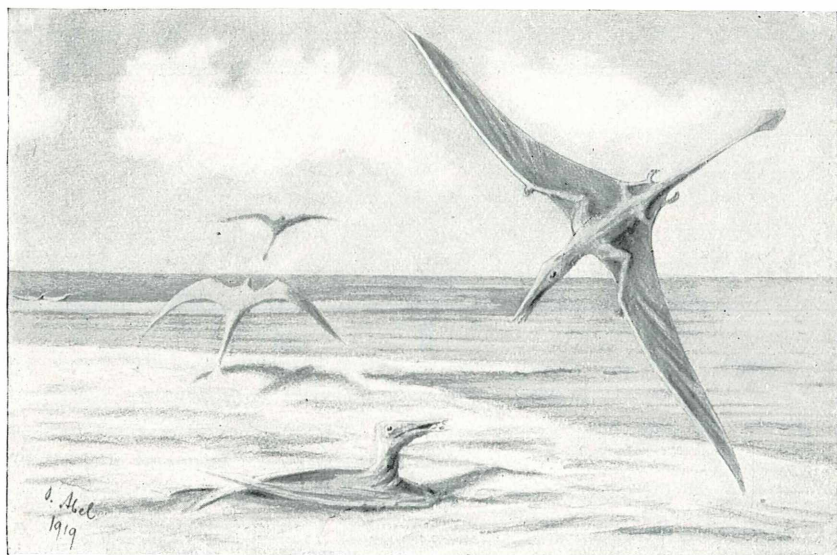


Fig. 85. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Rhamphorhynchus Gemmingi* am Strande von Solnhofen in Bayern. Im Vordergrunde ein Exemplar in Ruhestellung, auf dem Strande liegend. (Nach einem Aquarell von O. Abel, 1919, im Paläobiologischen Institut der Universität Wien.)

Exemplare messen, das nicht die starken Verschiebungen aufweist, wie sie leider die meisten, in stark verwestem Zustande fossil gewordenen Reste aus den Solnhofener Schiefen zeigen, und zu diesem Zwecke das im Nationalmuseum zu Washington befindliche Exemplar wählen, so ergibt sich, daß das Schultergelenk in die Linie fällt, die durch die Grenze zwischen Hals und Rumpf bezeichnet wird. Das Schultergelenk müßte also in der Stromer'schen Rekonstruktion um ungefähr 7—8 mm nach hinten verschoben eingetragen werden. Diese Lage des Schultergelenkes, die wir nunmehr festgestellt haben, entspricht übrigens genau der Lage,

die es bei Pteranodon besitzt, wo ja die Orientierung keine Schwierigkeiten macht, weil die Scapula durch ein wohlausgebildetes Gelenk mit dem Notarium, d. i. mit dem zu einem dem Sacrum entsprechenden Komplex mehrerer miteinander verschmolzenen Rückenwirbel fest verbunden erscheint.

Diese kleinen Verbesserungen und Berichtigungen zeigen, daß wir bestrebt sein müssen, immer wieder die Rekonstruktion eines fossilen Tieres zu überprüfen, und daß wir uns nicht mit einer Rekonstruktion zufriedengeben dürfen, die ein halbwegs befriedigendes Bild gibt. Wenn auch die letzten Rekonstruktionen von Rhamphorhynchus gegenüber der von Riou im Jahre 1863 entworfenen immerhin einen wesentlichen Fortschritt unserer Kenntnisse von diesem merkwürdigen Flugreptil der oberen Juraformation zum Ausdruck bringen, so bleiben doch noch immer einzelne Fragen in der Rekonstruktion des Tieres offen. Dazu gehört z. B. die Frage nach der Haltung des Halses während des Fluges, die Frage der schrägen oder horizontalen Stellung der Körperachse während des Horizontalfluges u. a. m., die durch eine weitere Vertiefung der Untersuchungen über die Funktion der Körperteile bei Rhamphorhynchus gewiß der Lösung zugeführt werden können, zumal es sich hier um ein ausgesprochenes Problem der Aviatik handelt.

Pteranodon.

Die ersten Funde von Flugreptilien auf dem Boden Nordamerikas fallen in den Herbst 1870.

In diesem Jahre kamen in den Ablagerungen der oberen Kreideformation in Westkansas, gelegentlich der vom Yale College in New Haven veranstalteten Ausgrabungen, verschiedene Knochen eines riesigen Flugsauriers zum Vorschein, welche Othniel Charles Marsh richtig als Überreste eines Flugsauriers erkannte und sie anfänglich mit einer im Grünsand Englands gefundenen, und von Harry Govier Seeley provisorisch als *Pterodactylus Oweni* unterschiedenen Art identifizierte¹⁾. Im Jahre 1870 wurden die Flugsaurierreste aus dem der mittleren Kreide

1) O. C. Marsh: Note on a new and gigantic species of *Pterodactyle*. American Journ. of Science (3), Vol. I, 1871, p. 472.

angehörenden „Grünsand“ von Cambridge durch H. G. Seeley¹⁾ von *Pterodactylus* getrennt und in der Gattung *Ornithocheirus* vereinigt, die durch nicht weniger als fünfundzwanzig Arten in der englischen Kreideformation vertreten sein sollte; die Mehrzahl dieser Reste bestand aus sehr dürftigen Fragmenten, die jedenfalls nicht zur Unterscheidung einer so großen Artenzahl berechtigen.

Da sich bei weiteren Funden in der Oberkreide von Kansas ergab, daß die amerikanische Art nicht mit einer der europäischen identifiziert werden könne, errichtete O. C. Marsh 1872 die neue Art *Pterodactylus occidentalis* für diese Reste²⁾. Zwei weitere Arten wurden als *Pterodactylus ingens* und *Pt. velox* beschrieben.

Als die Funde von Pterosauriern in diesen Schichten sich in rascher Folge mehrten, kam O. C. Marsh zu der Erkenntnis, daß in ihnen eine bisher unbekannt gewesene Gattung vorliege, der er den Namen *Pteranodon* gab und für die er eine eigene Unterordnung der Flugsaurier, die *Pteranodontia*, errichtete³⁾. Der Fund eines fast vollständigen Schädels, der durch den Besitz eines langen Scheitelkammes auffällt⁴⁾, welcher aus einem sehr zarten, dünnen Knochenblatt besteht, gestattete einen tieferen Einblick in die Organisation dieses Skeletteiles, als dies bei den europäischen Kreideflugsauriern bis dahin möglich war. Die für den Schädelrest errichtete neue Art wurde *Pteranodon longiceps* genannt und eine weitere, kleinere Type als *Pteranodon gracilis*, eine fünfte als *P. comptus* unterschieden.

Zweifellos sind mehrere dieser Artnamen nur als Synonyme zu betrachten; der Umstand jedoch, daß die Reste der in der Oberkreide von Kansas gefundenen Flugsaurier in der Mehrzahl der Fälle nur aus vereinzelteten Knochen bestehen — das Peabody Museum der Yale University in New Haven besitzt allein die Reste von 465 Individuen — macht die Lösung der Frage nach der Identität dieser Reste und ihrer Einreihung in eine

1) H. G. Seeley: *The Ornithosauria* etc. Cambridge 1870.

2) O. C. Marsh: *Discovery of additional remains of Pterosauria, with description of two new species.* American Journ. of Science, Vol. III, 1872, p. 241.

3) O. C. Marsh: *Notice of a new suborder of Pterosauria.* American Journ. of Science, (3), Vol. XI, 1876, p. 507.

4) O. C. Marsh: *Principal characters of American cretaceous Pterodactyls. Part I: The skull of Pteranodon.* American Journ. of Science (3), Vol. XXVII, 1884, p. 423.

einzigste Art sehr schwierig¹⁾. Auch von einer anderen Gattung, die Marsh als *Nyctosaurus* unterschied²⁾, liegen mehrere Arten vor.

Unter den verschiedenen Rekonstruktionen des riesigen *Pteranodon*, dessen größte Exemplare eine Spannweite der Flügel von über 8 m erreichten, ist die erste wissenschaftlich durchgearbeitete die von Samuel Wendell Williston³⁾ aus dem Jahre 1897. Es liegt zwar nur eine Skelettreakonstruktion vor, aber es sind in dieser auch die Umrissse der Flügel und des Uropatagiums eingetragen, deren Existenz Williston annimmt. Von Wichtigkeit ist die Auffassung Willistons (Fig. 86) über die Gestalt des Hinterhauptes von *Pteranodon*, da er nur einen kurzen Kamm an dieser Stelle seiner Rekonstruktion einzeichnet. Seit den Untersuchungen von G. F. Eaton⁴⁾ unterliegt es jedoch, da sie von photographischen Dokumenten begleitet sind (l. c. Pl. II), keinem

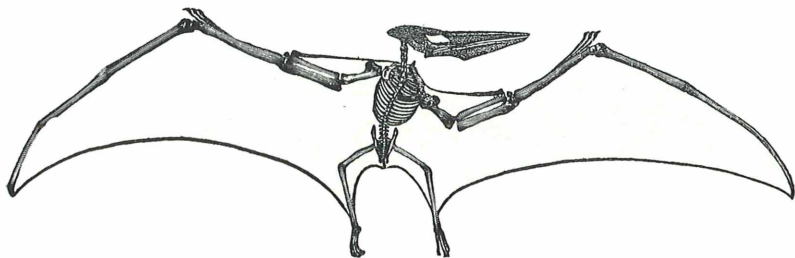


Fig. 86. Rekonstruktion von *Pteranodon*. (Nach S. W. Williston.)

Zweifel mehr, daß der Schädel nach hinten in einen enorm verlängerten, sehr dünnen, aber dabei relativ hohen Knochenkamm auslief, und daß somit die Beobachtung von O. C. Marsh vollkommen richtig war. Die Willistonsche Rekonstruktion hat die Grundlage der von Frederic A. Lucas⁵⁾ 1902 veröffent-

1) G. F. Eaton: *Osteology of Pteranodon*. Mem. of the Connect. Acad., Vol. II, New Haven 1910.

2) O. C. Marsh: *Principal characters of American Pterodactyls*. Amer. Journ. of Science, Vol. XII, 1876, p. 479.

3) S. W. Williston: *Restoration of Ornithostoma (Pteranodon)*. Kansas Univ. Quart. Journ., VI, Ser. A, Lawrence, Kansas, 1897, p. 35.

4) G. F. Eaton: *Osteology of Pteranodon*. Mem. of the Connect. Acad. etc., l. c., 1910.

5) F. A. Lucas: *The greatest flying creature, the great Pterodactyl Ornithostoma*. Ann. Report Smithsonian Inst., Washington 1902, p. 657.

lichten Rekonstruktion (Fig. 87) gebildet, so daß auch in dieser der lange Hinterhauptschamm fehlt. Ich hatte in einer 1907 für meine Vorlesungen angefertigten Wandtafel¹⁾ das Vorhandensein eines ein wenig längeren Hinterhauptschammes angenommen, mich aber sonst, von unbedeutenden Einzelheiten abgesehen, an die von F. A. Lucas entworfene Rekonstruktion gehalten. Übereinstimmend war in allen diesen älteren Rekonstruktionen die Stellung der Hinterbeine während des Fluges als gespreizt angenommen worden, wofür als Analogie die Beinstellung der fliegenden Fledermäuse

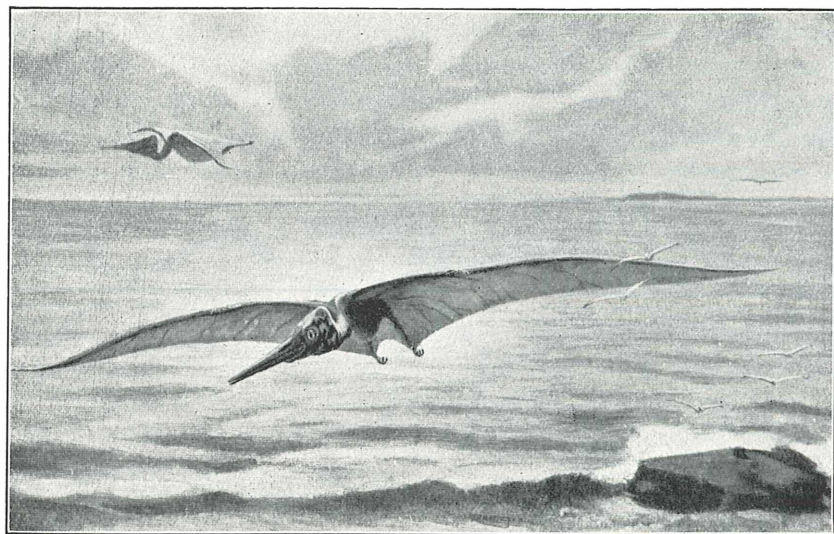


Fig. 87. Rekonstruktion des Lebensbildes von Pteranodon ingens Marsh, aus der Oberkreide von Kansas. (Nach F. A. Lucas, 1901.)

und der Pterodactylen herangezogen wurde. Der Hals des Pteranodon war nach der Auffassung von F. A. Lucas dünn und schlank, war in starkem Bogen gekrümmt und ging vorn in einen großen Kehlsack über.

Diese Rekonstruktion hat in den Lehrbüchern und in der Lehrbuchliteratur weite Verbreitung gefunden.

Neuere Untersuchungen, über die ich in einem in der Wiener Urania am 27. Mai 1916 gehaltenen Vortrage kurz berichtete, haben

1) O. Abel: Bau und Geschichte der Erde. Wien u. Leipzig 1909, S. 134, Fig. 159.

mich jedoch zu einer abweichenden Auffassung über die Rekonstruktion von Pteranodon geführt.

Schon vor Jahren war es kaum mehr zweifelhaft, daß dieses riesige Flugreptil¹⁾ kein Flatterflieger gewesen sein kann, sondern ebenso wie der Albatros oder der Fregattvogel ein Gleitflieger gewesen sein muß, der imstande war, sich ohne beträchtlichen Muskelaufwand den größten Teil des Tages schwebend in der Luft zu erhalten.

Versuchen wir es, das Tier in der Seitenansicht als Skelett zu rekonstruieren, so fällt uns vor allem das enorme Mißverhältnis zwischen dem Schädel, Hals und Schultergürtel einerseits und dem dagegen verschwindend kleinen Rumpfe andererseits auf. Der für die Eingeweide zur Verfügung stehende Raum ist verschwindend klein im Verhältnis zu der gewaltigen Entwicklung des Schädels und des Halses. Das muß uns den Gedanken nahelegen, daß die Verdauung kaum ausschließlich in der Leibeshöhle erfolgt sein kann, sondern daß, worauf mich Professor Heinrich Joseph gelegentlich der Vorlage meiner neuen Rekonstruktion (Fig. 88) aufmerksam machte, wahrscheinlich außerhalb der Leibeshöhle eine Vorverdauung vor sich gegangen sein muß, und zwar könnte dieselbe im Kehlsack erfolgt sein, der ja nach der übereinstimmenden Ansicht aller Forscher, die sich in den letzten Jahren mit der Rekonstruktion von Pteranodon beschäftigt haben, vorhanden gewesen ist. Die Nahrung des Tieres, das in den Kiefern keine Zähne mehr besaß, scheint nur aus Fischen bestanden zu haben, die sie an der Oberfläche des Wassers erbeuteten, da sie zum Tauchen infolge des sehr geringen Körpergewichtes wahrscheinlich ebenso unfähig gewesen sein dürften wie die Pelikane, die mit einer einzigen Ausnahme (eine mittelamerikanische Art) nicht imstande sind, durch Stoßtauchen ihre Beute zu erjagen, sondern nur auf der Oberfläche seichter Gewässer fischen.

1) Obwohl Pteranodon das größte bis jetzt bekannte Flugtier darstellt, da die Spannweite bei den größten Exemplaren den Betrag von 8,40 m erreicht haben dürfte, so wird doch die Spannweite der größten lebenden Vögel meist zu gering angegeben. Nach E. H. Hankin und D. M. S. Watson erreicht der große Pelikan eine Spannweite von etwa 5 m (15 Fuß), während beim Albatros Spannweiten von 10, 11, 12, 13, ja von 17,5 Fuß und in einem Falle sogar von 18 Fuß (6 m) gemessen worden sind, mit welcher Ziffer die von Bennett gemessene Spannweite eines Albatros mit 4,25 m bedeutend übertroffen ist. (E. H. Hankin and D. M. S. Watson: On the flight of Pterodactyls. The Aëronautical Journal, Official Organ of the Aëronautical Society of Great Britain, Nr. 72, October 1914.)

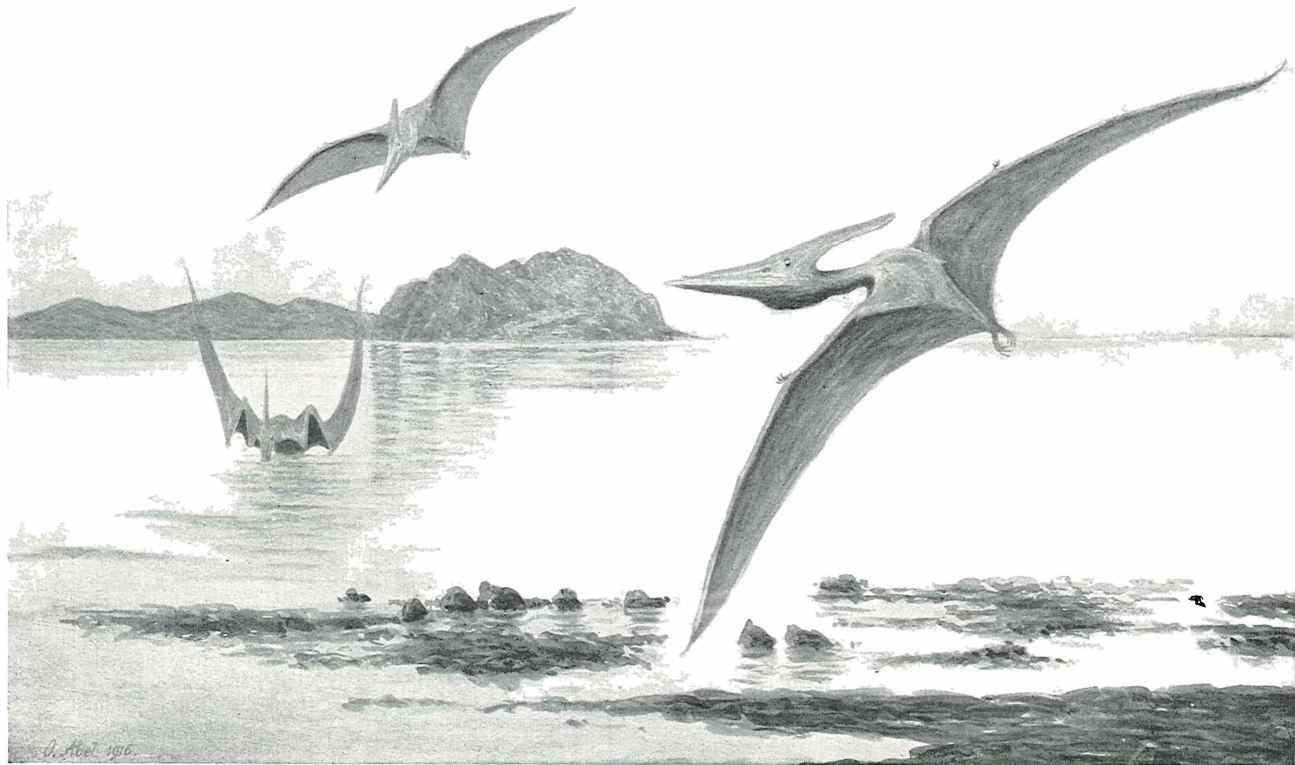


Fig. 88. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Pteranodon ingens* Marsh, auf dem Oberkreidemeer (Niobrara Cretaceous) von Kansas.
(Nach einem Aquarell von O. Abel, 1916, im Paläobiologischen Institut der Universität Wien.)

Die Enge des Beckenausganges, wie die geringe Größe des Beckens überhaupt, spricht entschieden dafür, daß Pteranodon nur sehr kleine Eier gelegt haben kann, die ein Gansei an Größe kaum übertroffen haben dürften, was im Verhältnis zu der Spannweite eines voll erwachsenen Pteranodon, der über acht Meter klapferte, ein Mißverhältnis ist, wie wir es z. B. bei den Vögeln nicht antreffen ¹⁾.

Die Hinterbeine des Tieres hat man bisher immer in gespreizter Stellung während des Fluges rekonstruiert ²⁾. Verschiedene Versuche haben mich jedoch zu der Überzeugung geführt, daß eine solche Haltung der Hinterbeine nicht als wahrscheinlich angenommen werden kann. Obwohl die Hinterbeine sehr dünn und zart gebaut sind, so sind sie doch auffallend lang, und zwar viel länger als bei Pterodactylus. Diese Verlängerung kann nicht etwa dadurch zu erklären versucht werden, daß an ein Aufhängen des Körpers an den Hinterbeinen zu denken ist, wie wir dies nach der Analogie der Fledermäuse für die Pterodactylen annehmen müssen. Dagegen wird die Länge der Hinterbeine verständlich, wenn wir sie dicht aneinander geschlossen rekonstruieren; dann wirken sie als Spannknochen der Flügel, deren Hinterrand von der Spitze des Flugfingers bis zur Ferse lief und nicht etwa am Knie endete; die Flügel wären in diesem Falle viel zu schmal gewesen, um dem Tiere das Gleitfliegen zu ermöglichen.

Der lange, sehr zarte und dünne Knochenkamm, in welchen das Hinterkaupt von Pteranodon auslief (Fig. 89), hat ohne Zweifel beim Fluge und vielleicht auch beim Fischen eine wichtige Rolle gespielt. Man war lange Zeit im Zweifel, ob sich nicht an diesem Kamme Muskeln angesetzt haben. Dies ist aber, wie aus den eingehenden Untersuchungen von G. F. Eaton hervorgeht, kaum der Fall gewesen.

1) Zuletzt hat sich C. Wiman mit diesem Problem beschäftigt und ist zu dem Schlusse gelangt, daß 1) alle Flugsaurier mit Rücksicht auf die Kleinheit des Beckenausganges sehr kleine Eier gelegt haben müssen; 2) daß die Zahl der Eier einer Brut sehr gering gewesen sein muß; 3) daß das Größenverhältnis zwischen dem Muttertier und dem eben ausgeschlüpften Jungen ungefähr dasselbe wie bei den übrigen Reptilien; 4) daß die Flugsaurier ihre Eier bebrütet haben; 5) daß die Eiablage in einem wärmeisolierenden Nest, z. B. im Moos an einem nach Süden sehenden Absatz der Uferfelsen geschah; 6) daß eine Brutpflege der Jungen stattgefunden haben muß, bis sie instande waren, sich ihre Nahrung selbst zu suchen. (C. Wiman: Aus dem Leben der Flugsaurier. Bull. Geol. Inst. Upsala, Vol. XIX, 1924, p. 115—119.)

2) Dasselbe nehmen E. H. Hankin, D. M. S. Waston und G. Howard Short an (Aëronautical Journal, Official Organ of the Aëronautical Society of Great Britain, Nr. 72, 1914).

Allerdings ist es sehr auffallend, daß wir bei zwei lebenden Vögeln, die Fischfresser sind, am Hinterhaupte, und zwar an derselben Stelle wie bei Pteranodon, Knochen oder Knorpelstäbe ausgebildet finden, die aber nicht mit dem knöchernen Schädel fest verbunden, sondern von ihm getrennt sind. Das ist der Fall bei den Kormoranen (*Phalacrocorax*) und den mit ihnen nahe verwandten Schlangenhalsvögeln. In beiden Fällen dienen diese Fortsätze zum Ansätze von starken Muskeln, die den Tieren beim Vorstoßen des Schnabels und beim Erfassen der Beute wesentliche Dienste leisten. Die Stäbe dienen zum Ansätze der Temporalmuskeln.

Es ist jedoch sehr unwahrscheinlich, daß der lange, als Vorsprung des Hinterhauptes bei Pteranodon ausgebildete und nicht locker mit dem Schädel verbundene Hinterhauptskamm von Pteranodon seiner ganzen Länge nach von Muskeln besetzt gewesen ist. Sowohl beim Kormoran als auch beim Schlangenhalsvogel ist der Hals hochgradig beweglich und erinnert, wie zahlreiche Beobachter angegeben haben, beim Schlangenhalsvogel (*Plotus*) in seiner großen Beweglichkeit an die Bewegungen einer Schlange, was dem Tiere den Namen verschafft hat. Das ist jedoch bei Pteranodon kaum anzunehmen. Hier scheint der Schädelkamm seiner ganzen Länge nach frei gewesen zu sein und hat wohl nur mehr als Seitensteuer, vielleicht aber auch noch als Balancierapparat gedient. Es ist aber immerhin wahrscheinlich, daß bei den Vorfahren von Pteranodon die Funktion des Kammes eine andere gewesen ist, und daß sie ursprünglich dieselbe war wie bei den Kormoranen und Schlangenhalsvögeln.

Die eingehendsten Studien über die Funktion der Flügel bei den großen Pterodactyloidea, insbesondere bei Pteranodon, sind von E. H. Hankin, D. M. S. Watson und G. Howard Short angestellt und im „*Aëronautical Journal*“, 1914 veröffentlicht worden. Die Untersuchung der Gelenkverbindungen zwischen den Armknochen bis zu den Phalangen des Flugfingers ergab, daß die Bewegungsfähigkeit des Flügels bei den großen Flugsauriern, z. B. bei Pteranodon, eine andere gewesen sein muß als bei den Vögeln und Fledermäusen. Hier ist das Schultergelenk ein Kugel- und Pfannengelenk, bei Pteranodon aber ein Sattelgelenk. Daher ist bei den erstgenannten Flugtieren eine Bewegung des Flügels nach allen Seiten, d. h. nicht nur nach oben und unten, sondern auch nach vorn und hinten möglich; bei Pteranodon aber ist nur eine Bewegung nach oben und unten möglich. Die Bewegung des langen Metacarpalabschnittes habe ich in der 1916 entworfenen Rekon-

struktion (Fig. 88), in der ich einen Pteranodon auf die Meeresoberfläche niederstoßend darzustellen trachtete, zum Ausdruck zu bringen versucht, und bin der Ansicht, daß diese Stellung der Flügel unbedingt eintreten mußte, wenn das Tier niederstieß, um einen Fisch zu erhaschen.

Konnte im Schultergelenk von Pteranodon nur eine Bewegung des Humerus von oben nach unten und umgekehrt in rein vertikaler Richtung erfolgen, so war hingegen die Bewegungsmöglichkeit im Ellbogengelenk bei Pteranodon eine andere; bei den Vögeln gestattet die Gelenkbildung im Ellbogen nur eine horizontale Bewegung, bei Pteranodon liegt aber die Bewegungsebene nicht in der

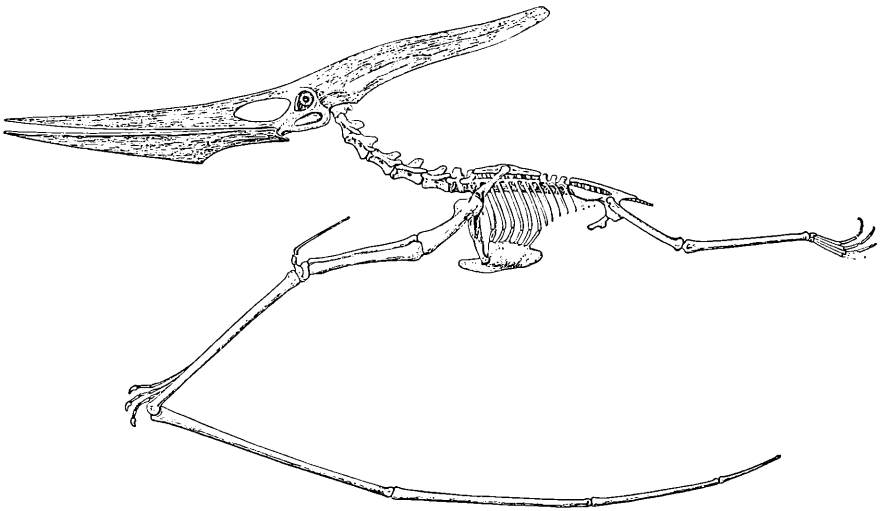


Fig. 89. Rekonstruktion des Skelettes von Pteranodon ingens Marsh. Die Spannweite der Flügel erreichte über 8 m. (Nach G. F. Eaton, 1910.)

Horizontalebene wie bei den Vögeln und nicht in der Vertikalebene wie im Schultergelenk von Pteranodon, sondern zwischen diesen beiden Bewegungsebenen (Hankin und Watson). Diese Bewegungsmöglichkeit gestattet nicht, einen vollkräftigen Flatterschlag auszuführen¹⁾.

Nach der Ansicht von Hankin und Watson war Pteranodon ein Flatterflieger, da der Flügel im Schultergelenk nach unten und

1) "This is quite insufficient for ordinary flapping flight, whether slow or fast. It would only be sufficient for "half flaps", which in the case of birds occur in flight under certain infrequent atmospheric conditions". (E. H. Hankin and D. M. S. Watson, l. c., S. 4.)

oben einen weiten Spielraum besaß. Ich kann dieser Ansicht nur zum Teil beipflichten; wie die Bewegungsmöglichkeit meiner Ansicht nach war, gibt die früher erwähnte Rekonstruktion, die ich 1916 ausführte, wieder. Der Flügel muß ohne Zweifel nach oben und auch nach unten bewegt worden sein, aber es ist daraus nicht der Schluß abzuleiten, daß Pteranodon ein Flatterflieger war. Er mußte ja den Flügel aufklappen können, wenn er zur Oberfläche des Meeres niederstieß, und mußte dann den Flügel wieder herunterklappen können. Für die Annahme eines effektiven Flatterfluges reicht jedoch diese Bewegungsmöglichkeit nicht aus.

Die Möglichkeit, daß im Unterarm-Carpalgelenk und im Inter-carpalgelenk (d. i. zwischen den proximalen und den distalen Carpalia) ein Rückziehen des Flügels stattgefunden hat, haben Hankin und Watson sehr klar bewiesen. Dieses Zurückziehen der Außenhälfte des Flügels wird wahrscheinlich dann eingetreten sein, wenn das Tier in raschem Fluge von der Höhe zur Meeresoberfläche niederstürzte, nachdem es einen Fisch erspäht hatte, und das Vorziehen der äußeren Flügelhälfte wird jedenfalls dann erfolgt sein, wenn die Schnelligkeit des Fluges vermindert werden oder der Flug aufhören sollte. In diesem Falle mag sogar ein Flattern eingetreten sein, wie wir es bei Vögeln beobachten können.

Die von G. Howard Short 1914 veröffentlichte Rekonstruktion eines von einer Felsklippe abfliegenden Pteranodon möchte ich deshalb für unmöglich halten, weil der Schwerpunkt zu weit vor den Körperstützen liegt und das Tier sich in dieser Stellung kaum hätte im Gleichgewicht erhalten können (Fig. 90).

Die Lebensweise des Pteranodon ist nach allem, was wir bis heute ermittelt haben, fast dieselbe gewesen wie die des Fregattvogels, den man den Adler des Meeres genannt hat. Den größten Teil seines Lebens bringt dieser Vogel, ähnlich wie der Albatros, in den Lüften zu, kreist stundenlang, ohne einen einzigen Flügelschlag auszuführen, über den Wogen und schlägt nur beim Fortfliegen von seinem Ruheplatz langsam mit den Schwingen. Der Fregattvogel ist also ein ausgesprochen passiver Flieger geworden. Vom Boden vermag er sich nicht zu erheben; daher legt er seine Nester auf Felsvorsprüngen und nur selten auf Bäumen an. Das Gleiche werden wir auch für Pteranodon annehmen können. Zum Gehen auf festem Boden erscheinen dessen Füße, zumal sie ja zur Spannung der Flügel dienen, ganz ungeeignet, sie waren viel zu schwach, um den riesigen Vorderkörper zu tragen. Da die Zehen schwach und relativ kurz waren, so werden wir auch kaum annehmen dürfen, daß

sie Schwimmhäute getragen haben. Die Eiablage hat wahrscheinlich auf Klippen und Felsvorsprüngen stattgefunden.

Bleibt auch der Albatros, dessen größte bekannte Exemplare 6 m klaffern, an Spannweite hinter dem über 8 m klaffenden Pteranodon zurück, so wird doch das allgemeine Flugbild eines solchen Riesenvogels von dem des Pteranodon nicht sehr verschieden sein. Jedenfalls werden wir daran festzuhalten haben, daß dieses riesige Flugreptil der oberen Kreideformation nicht mehr wie

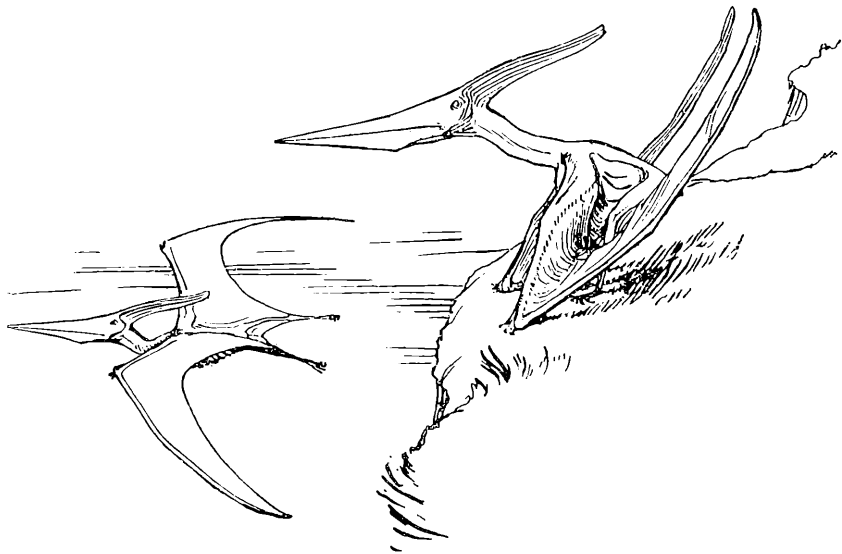


Fig. 90. Rekonstruktion des Lebensbildes von Pteranodon, sitzend und im Abfluge.
(Nach Howard Short.)

seine Ahnen ein Flatterflieger, sondern ein passiver Gleitflieger gewesen ist, der auf ganz anderen Wegen zu dieser Flugweise gelangt ist als die Rhamphorhynchen, die unmittelbar aus arborikolen Fallschirmtieren zu Drachenfliegern geworden sein müssen, ohne die Stufe des Flatterfluges durchlaufen zu haben, wie sie von den Pterodactylen repräsentiert wird.

Als ein Beispiel dilettantenhafter und vollständig verfehelter Rekonstruktion eines fossilen Tieres mag hier noch auf den verunglückten Versuch der Rekonstruktion von Pteranodon durch L. Waagen¹⁾ hingewiesen werden (Fig. 91), der allem, was wir auf

1) L. Waagen: Himmel und Erde, Bd. II, 1909, Tafel bei S. 456.

wissenschaftlicher Grundlage über das Aussehen dieses Tieres zu ermitteln imstande waren, durchaus widerspricht, und zeigt, was für Spukgestalten, die an die Bilder eines Höllen-Breughel erinnern, entstehen müssen, wenn eine Rekonstruktion den Boden der Tatsachen verläßt, sich nicht um die aus der paläobiologischen Analyse

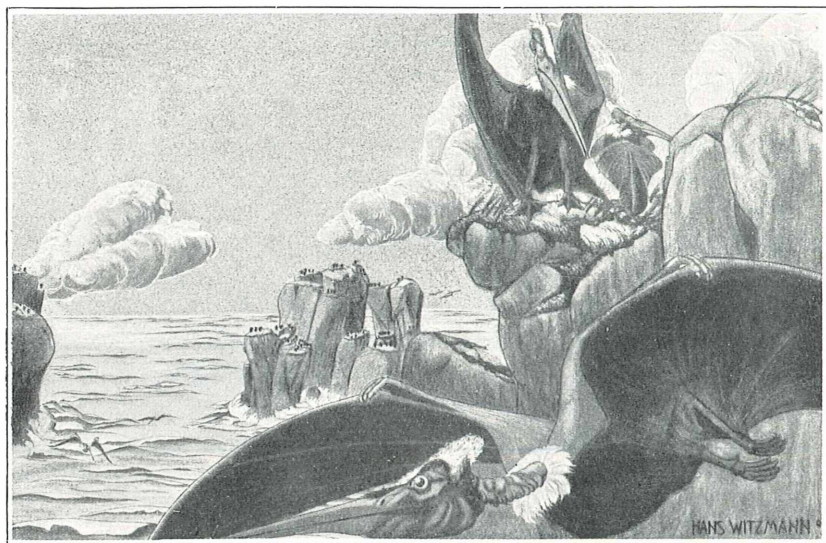


Fig. 91. Dilettantenhafte Rekonstruktion von Pteranodon (man beachte das Gefieder auf dem Schädeldach und die Federkrause des Halses (!). Die Unterschrift des Bildes lautete: „Pteranodon-Schwärme auf Vogelinseln. — Nach Angaben von Dr. L. Waagen rekonstruiert und gezeichnet von H. Witzmann (1909)“. (Aus L. Waagen: „Himmel und Erde“, Bd. II, Tafel bei S. 456.)

zu ermittelnden Schlußfolgerungen bekümmert und sich ausschließlich in phantastischen Bahnen bewegt. Daß solche „Rekonstruktionen“ nur geeignet sind, bei jenen, die der Paläozoologie ferner stehen, die Vorstellung davon zu erwecken, daß alle Rekonstruktionen fossiler Tiere auf dem gleichen Niveau stünden, bedarf keiner weiteren Betonung.

Die Ichthyosaurier.

Der „Fischdrache“ oder Ichthyosaurus gehört schon seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts neben seinem Zeitgenossen Plesiosaurus zu den in den weitesten Kreisen bekannten fossilen Wirbeltieren. Schon in früheren Jahrhunderten mögen in den Liasschiefern Schwabens und Frankens da und dort Funde vereinzelter Ichthyosaurierknochen oder vielleicht auch ganzer Skelette gemacht worden sein, aber wir besitzen von diesen Funden keine Kenntnis mehr. Manche von diesen in früherer Zeit entdeckten Resten mögen ebenso wie die Skelette anderer fossiler Wirbeltiere den Drachensagen und Lindwurmfabeln unserer Vorfahren neue Nahrung zugeführt und zu der Ausgestaltung der Vorstellungen von solchen sagenhaften Tieren beigetragen haben.

Der erste Fund eines Ichthyosaurus, von dem wir aus der Literatur Kenntnis besitzen, fällt in das Jahr 1708. Der hervorragende Vertreter der damaligen Diluvianerschule, Johann Jakob Scheuchzer, begleitete seinen Freund Langhans auf einem Spaziergang bei Altdorf in der Gegend von Nürnberg. Langhans entdeckte in einem Gesteinsstück acht durch Schwefelkies versteinerte Wirbel, die er, wie Scheuchzer berichtet, von panischem Schrecken ergriffen, fortwarf; zwei derselben konnte Scheuchzer retten und beschrieb sie in seiner berühmten populären Abhandlung „Piscium querelae et vindiciae“ (Zürich 1708, Tafel III) als menschliche Wirbel. Johann Jakob Bayer, der ähnliche Wirbel an derselben Stelle fand, bildete sie in seiner „Oryctographia Norica“ (1708, Taf. VI, Fig. 38) als Fischwirbel ab, als die sie trotz des Einspruches Scheuchzers von nun an angesehen und so auch von Dezallier d'Argenville, Georg Wolfgang Knorr und J. E. Emanuel Walch gedeutet wurden.

Ein sehr wesentlicher Fortschritt unserer Kenntnisse und Vorstellungen von diesen Resten ist aber erst hundert Jahre später durch die Funde herbeigeführt worden, die im Lias Englands gemacht wurden. Im Jahre 1814 beschrieb Everard Home einen wohl erhaltenen Schädel aus dem unteren Lias von Lyme Regis in der Gegend von Dorset, dem rasch weitere Funde folgten, die jedoch zunächst zu der irrigen Vorstellung führten, daß das Tier, dem der 1814 beschriebene Schädel angehörte, in die Verwandtschaft der lebenden Amphibien zu stellen sei, was E. Home (1819)

durch den Namen *Proteosaurus* für diese Reste zum Ausdruck zu bringen suchte. Dagegen hatte der Konservator des Britischen Museums, König (1821), den Namen *Ichthyosaurus* mit Rücksicht auf die Fischähnlichkeit der Wirbel und das Vorhandensein der Flossen in Vorschlag gebracht, und dieser Name ist jetzt allgemein eingebürgert, obwohl dem ersteren der Vorrang einzuräumen wäre.

Eine genauere Kenntnis von dem Skelettbau der Ichthyosaurier verdanken wir erst den Untersuchungen von William Daniel Conybeare und de la Beche, die 1821 eine eingehende monographische Studie über *Ichthyosaurus communis* aus dem unteren Lias Englands veröffentlichten. Diese Studien bildeten die Grundlage für die späteren Untersuchungen Cuviers, der die erste von Conybeare und de la Beche mitgeteilte Rekonstruktion des Skelettes in einigen Punkten verbesserte (Fig. 92). Freilich wußte man zu dieser Zeit noch nichts über die Gestalt des abgeknickten Schwanzendes, die genaueren Grenzen der Schädel-

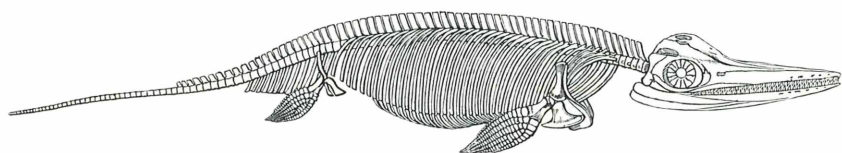


Fig. 92. „*Ichthyosaurus*“ *communis* Conyb. (Nach Conybeare, aus G. Cuvier, 1824.)

knochen usw., so daß diese Rekonstruktion zwar den Ausdruck der damals über den Bau des *Ichthyosaurus* verbreiteten Vorstellungen gibt, aber von den gegenwärtigen in einigen wesentlichen Merkmalen sehr verschieden ist.

Nun erschienen in den nächsten Jahren in rascher Aufeinanderfolge zahlreiche Mitteilungen über den Skelettbau der Ichthyosaurier. Im Jahre 1840 veröffentlichte Th. Hawkins ein Lebensbild des *Ichthyosaurus* und stellte ihn im Kampfe mit zwei *Plesiosauriern* dar (Fig. 58). Der Leib des *Ichthyosaurus* war nach der Vorstellung von Hawkins in einen langen, spitz endigenden Schwanz ausgezogen, der auf seiner Oberseite einen zackigen Mittelkamm trug. Die Haut wurde schon damals als nackt angenommen.

Schon 1838 hatte sich Richard Owen, der sich im weiteren Laufe seiner wissenschaftlichen Tätigkeit wiederholt mit der Erforschung der Ichthyosaurier beschäftigte, der Frage zugewendet,

warum sich das Schwanzende der Ichthyosaurusskelette in so eigentümlicher Weise von dem vorderen Teile der Wirbelsäule abgeknickt zeige. Er schloß aus dem häufigen Auftreten der Knickung des Schwanzendes, daß das Hinterende des Körpers in eine vertikale Hautflosse auslief, die bei der Lokomotion des Tieres im Wasser eine sehr wesentliche Rolle spielte, jedoch bei der Fossilisation der Kadaver, die am Strande erfolgte, infolge des Wellenschlages abbrach, wodurch die Knickung des Schwanzendes veranlaßt wurde. War schon diese Deutung, wie Funde aus neuerer Zeit bewiesen haben, unrichtig, so gilt dies auch für die Anschauungen, die Owen von dem Aufenthaltsorte und den Lebensgewohnheiten der Ichthyosaurier hatte. Nach ihm hielten sich die Tiere in der

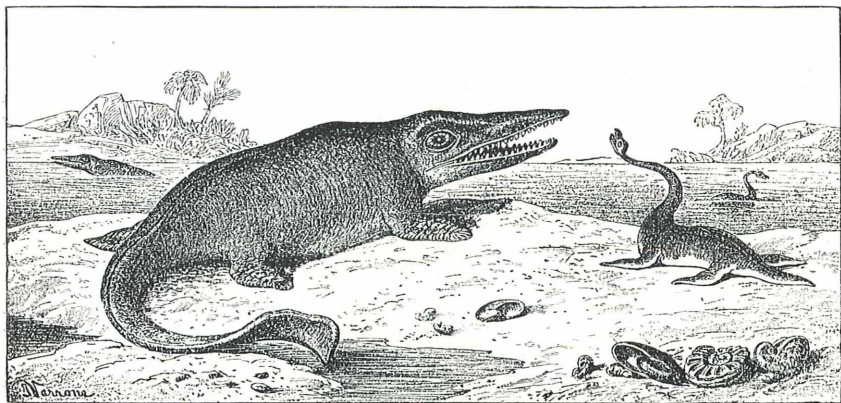


Fig. 93. Lebensbild von „Ichthyosaurus“ und „Plesiosaurus“. (Aus F. Toulas, Lehrbuch der Geologie. Wien, **1900**, also zu einer Zeit, in der diese Vorstellung vom Aussehen und von den Lebensgewohnheiten der Ichthyosaurier längst aufgegeben war.)

Nähe der Meeresküste auf und suchten zuweilen den Strand auf, um sich hier zu sonnen, wie die Seehunde und Robben es zu tun pflegen. Diese Vorstellung hat sich schon seit langer Zeit als unhaltbar erwiesen, und wir wissen heute, daß es den Ichthyosauriern, die in weitgehender Weise in der Körperform und den allgemeinen Anpassungen und somit auch in der Lebensweise mit den lebenden Zahnwalen übereinstimmen, ganz unmöglich gewesen sein muß, das Land zu erklimmen, ebenso wie dies den Walen unmöglich ist. Wenn auch in einem vor nicht allzu langer Zeit erschienenen Lehrbuche von F. Toulas¹⁾ (1900) ein Ichthyosaurus auf dem

1) F. Toulas: Lehrbuch der Geologie. Wien 1900, S. 242, Fig. 269.

Landesitzend dargestellt erscheint (Fig. 93), so darf doch wohl die seinerzeit von Richard Owen vertretene Ansicht von solchen Lebensgewohnheiten der Ichthyosaurier als längst abgetan bezeichnet werden.

Eine sehr merkwürdige Auffassung von dem Aussehen des Ichthyosaurus tritt uns bei F. J. Pictet in seinem „Traité de Paléontologie“ entgegen, dessen erste Auflage 1844 erschien (Fig. 15). Auf einem Rekonstruktionsbilde des Liasmeeres, das als Typus eines „Ménageriebildes“ zu bezeichnen ist, sehen wir verschiedene Ichthyosaurier in den merkwürdigsten Verzerrungen, die uns heute wie Karikaturen anmuten; besonders fällt auf, daß der Verfasser, unter dessen Leitung und Verantwortung dieses Bild entworfen wurde, aus den Nasenlöchern des Ichthyosaurus mächtige,



Fig. 94. Skelett von *Stenopterygius quadriscissus* Qu. aus dem oberen Lias von Holzmaden in Schwaben, der erste Fund eines Exemplars dieser Art mit erhaltenen Hautpartien, die aber auf dem Rücken zerrissen waren, was die unrichtige Rekonstruktion des Lebensbildes (Fig. 95) veranlaßte. (Nach E. Fraas.)

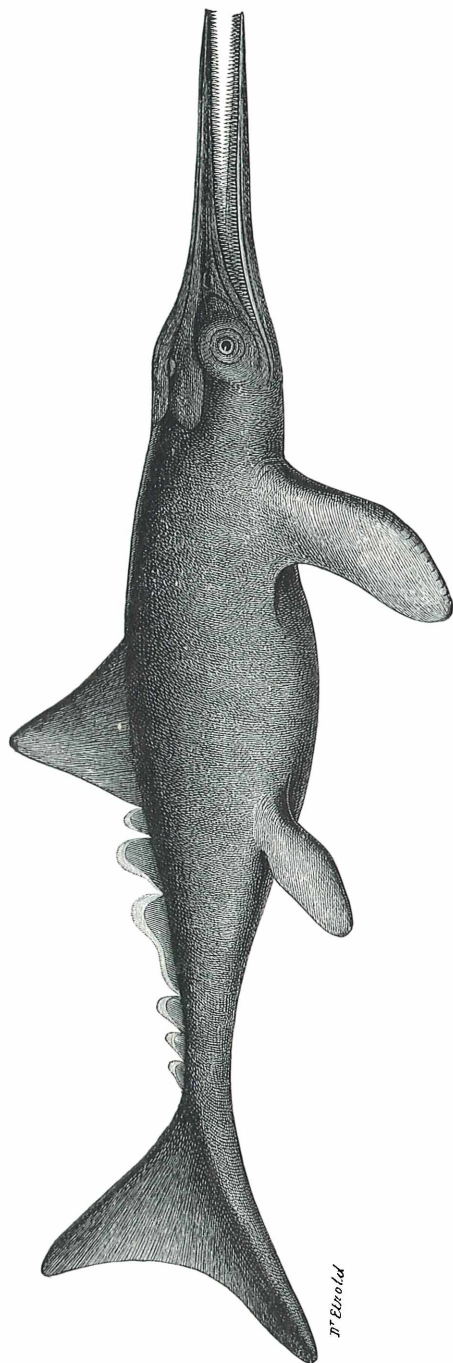


Fig. 95. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Stenopterygius quadriscissus* Qu. auf Grundlage des in Fig. 94 abgebildeten Fundstückes.
(Nach E. Fraas.)

im Bogen nach hinten gerichtete Wasserstrahlen aufsteigen läßt. Diese Annahme entsprach der damals noch verbreiteten, längst als falsch erkannten Annahme, daß aus den gleichfalls weit nach hinten gegen das Schädeldach verlagerten Nasenöffnungen der Wale Wasser ausgestoßen werde. Wir wissen seit langem, daß aus den Nasenöffnungen der Wale nur die ausgeatmete Luft ausgestoßen wird, die sich in der kalten Atmosphäre zu einer Atemwolke verdichtet, da ja auch Wasserdampf aus den Nüstern ausgestoßen wird. Derartige „Atemwolken“ sind bei den Walen nur in Polarregionen zu beobachten, in denen sich die aus den Nüstern ausgestoßene Luft zu einer Dampfwolke verdichten kann, sind aber nie in warmen Zonen wahrzunehmen. Auf keinen Fall werden wir bei der Rekonstruktion des Lebensbildes eines Ichthyosaurus derartige Atem-

wolken und keinesfalls derartige Wasserstrahlen annehmen dürfen, wie sie auf manchen älteren Rekonstruktionen erscheinen.

Auch die von Riou entworfene, zuerst von Louis Figuier (1863) veröffentlichte, später von O. Fraas in seinem weit verbreiteten populären Buche „Vor der Sündfluth!“ (1866) abgedruckte Rekonstruktion eines Liasichthyosauriers stellt einen Ichthyosaurus mit solchen aus den Nüstern aufsteigenden Wasserstrahlen dar. In dieser Rekonstruktion, die gleichfalls vielfach in die spätere Populärliteratur Eingang gefunden hat, ist der Körper des Tieres auffallend dick, flußpferdartig, aber dabei als sehr lang dargestellt, und scheint in einen schlanken Schwanz ohne besonders hervorstehende Schwanzflosse zu enden; auch von einer Rückenflosse ist hier noch nichts zu sehen. Die Vorder- oder Brustflossen sind sehr dick dargestellt und erscheinen durch einen Knick des Vorderrandes, zu dessen Annahme schon zur Zeit des Entwurfes dieser Zeichnung keine Berechtigung vorlag, bis zu einem gewissen Grade schildkrötenähnlich. Die Meinung, daß der Schwanz von Ichthyosaurus „mager“ war und in einen „dünnen Faden“ endigte, findet sich auch bei Quenstedt (1856) ausgesprochen, der die Ansicht vertrat, daß „den luftathmenden Thieren noch mehr von der Fischnatur anklebte, als den heutigen Walen“. Diese Anschauung von dem „Ankleben der Fischnatur“ hat übrigens noch viel später ihren Ausdruck gefunden, indem Carl Gegenbaur in den ersten Auflagen seiner „Grundzüge der vergleichenden Anatomie“ die Meinung vertrat, daß die Ichthyosaurierflosse als ein Mittelglied anzusehen sei, das sich zwischen die „polydaktyle“ Fischflosse und die pentadaktyle Extremität der höheren Wirbeltiere einschiebe.

Seit den letzten Versuchen einer Rekonstruktion von Ichthyosaurus durch Riou verging eine lange Reihe von Jahren, bis neue Funde unsere Vorstellungen vom Aussehen der Ichthyosaurier wesentlich beeinflussten. Den Anstoß dazu gab die Entdeckung des ersten „Hautexemplars“ eines Ichthyosaurus quadriscissus im oberen Lias von Holzmaden in Württemberg (1892), das von Eberhard Fraas im Jahre 1894 beschrieben wurde (Fig. 94, 95).

Durch einen glücklichen Zufall war der durch die meisterhafte Präparation zahlreicher Reptilienskelette aus den schwarzen Lias-schiefern von Holzmaden bekannte Besitzer der dortigen Steinbrüche, Herr Bernhard Hauff, darauf aufmerksam geworden, daß viele der in diesen Schieferen erhaltenen Kadaver nicht nur in Gestalt von Skeletten erhalten sind, sondern daß auch die Haut

selbst bei den fast immer auf der Seite liegenden Tieren in ihrem ursprünglichen Umrisse erhalten sei. Das erste präparierte Exemplar, das E. Fraas beschrieb, zeigte allerdings gerade in der Rückenlinie verschiedene Verletzungen (Fig. 94), die zu der irrigen Meinung führten, daß „Ichthyosaurus“ nicht eine einheitliche Rückenflosse, sondern deren mehrere besaß. Diese Auffassung kam auch in der von Etzold unter der Aufsicht von E. Fraas entworfenen Rekonstruktion zum Ausdruck (Fig. 95). Ein sehr wichtiger Fortschritt unserer Erkenntnis bestand jedoch in der Feststellung der Tatsache, daß das Schwanzende von Ichthyosaurus in eine vertikal stehende Hautflosse auslief, die von dem scharf nach unten abgeknickten Ende des Schwanzes gestützt wurde. Damit war die Erklärung für die schon von Owen beobachtete, aber damals falsch gedeutete

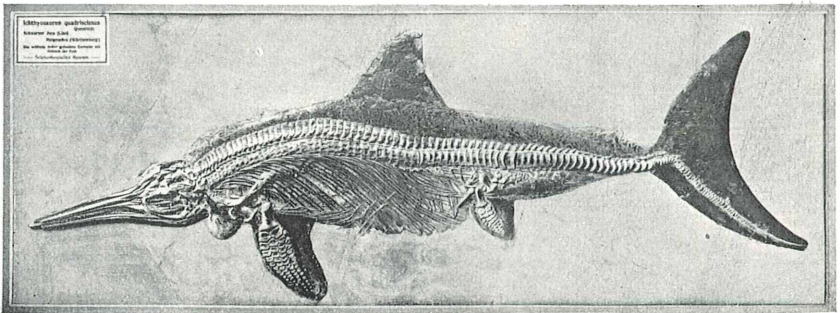


Fig. 96. Ein mit vollständiger Hautbekleidung erhaltenes Exemplar von *Stenopterygius quadriscissus* Qu., aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. Länge 2,10 m. Original im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M. (Nach Fr. Drevermann.)

Erscheinung gefunden, daß das Ende der Wirbelsäule der Ichthyosaurier, soweit sie gut erhalten waren, eine sehr charakteristische Abbiegung des Schwanzendes aufwies. Nun folgten rasch weitere Funde von sogenannten „Hautexemplaren“ in den schwäbischen Liasschiefern, und sehr bald zeigte es sich, daß die erste Annahme von dem Vorhandensein einer größeren Zahl kleinerer Rückenflossen eine irrige war, und daß nur eine einzige, dreieckige Rückenflosse an ungefähr derselben Stelle des Rückens der Ichthyosaurier vorhanden war wie bei den Walen (Fig. 96). Damit war ein weiterer sehr wesentlicher Schritt zur Vervollständigung unserer Vorstellungen von dem Lebensbilde der Ichthyosaurier geschehen. Die vorzügliche Erhaltung einiger Exemplare von *Stenopterygius quadriscissus*, die in den Liasschiefern von Holzmaden zum Vor-

schein kamen und von der Meisterhand Bernhard Hauffs präpariert wurden, zeigen in so vielen Einzelheiten das Lebensbild des Tieres, daß nur mehr in sehr wenigen Merkmalen eine Rekonstruktion notwendig ist.

Dennoch unterscheiden sich die in den letzten Jahren von Eberhard Fraas, Ernst Stromer, Otto Jaekel und mir durchgeführten Rekonstruktionen von *Stenopterygius quadriscissus* in einigen Punkten, die auf einer verschiedenen Beurteilung der „Hautexemplare“ beruhen.

Vergleichen wir einzelne Partien des Körpers, die in diesen Rekonstruktionen verschieden dargestellt worden sind, so fällt uns zunächst der ungleichartige Umriß der Schwanzflosse auf.

Die Schwanzflosse von *Stenopterygius quadriscissus*, der in allen diesen Rekonstruktionen zur Grundlage genommen ist, schwankt, wie E. Fraas 1911 gezeigt hat, je nach dem individu-

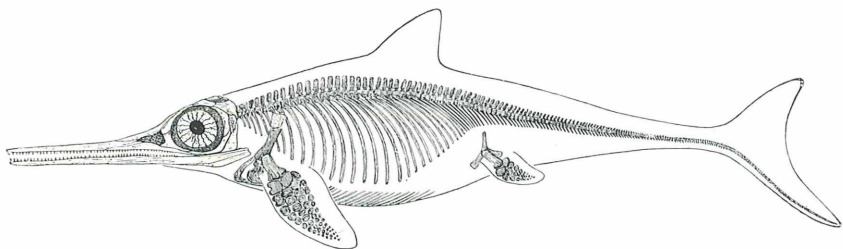


Fig. 97. Rekonstruktion des Skelettes von *Stenopterygius quadriscissus* Qu.
(Nach O. Jaekel.)

ellen Alter der Tiere in ziemlich weiten Grenzen. Im frühen Jugendzustande wiederholt die Schwanzflosse im Verhältnisse des oberen Flossenlappens zum unteren, sowie in dem Grade der Abbiegung des Schwanzendes der Wirbelsäule nach unten, das bei *Mixosaurus Nordenskjöldi* aus der Trias Spitzbergens beobachtete Entwicklungsstadium und bildet sich erst bei zunehmendem Alter derart aus, daß sich das Schwanzende der Wirbelsäule stärker nach unten wendet und der obere Schwanzflossenlappen gleichzeitig an Höhe zunimmt. Wenn daher in der von O. Jaekel 1904 entworfenen¹⁾ Rekonstruktion (Fig. 97) die obere Schwanzflosse bedeutend kleiner als die untere und das Wirbelsäulenende nicht stark abgelenkt erscheint, so bezieht sich diese Darstellung

1) O. Jaekel: Eine neue Darstellung von Ichthyosaurus. Märzprotokoll d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 56, Berlin, Jahrg. 1904, S. 29.

auf ein jüngeres Individuum; in der von Stromer¹⁾ 1910 entworfenen, von Fräulein Emma Kißling gezeichneten Rekonstruktion (Fig. 98) ist das Wirbelsäulenende stärker nach unten gebogen und der obere Schwanzflossenlappen größer, es bezieht sich also diese Rekonstruktion auf ein etwas älteres Individuum; und endlich ist in der von mir 1912 veröffentlichten²⁾ Rekonstruktion, die das prächtige Hautexemplar des Frankfurter Senckenbergischen Museums zur Grundlage hat, ein altes Tier dargestellt, dessen oberer Schwanzflossenlappen noch größer geworden und bei dem das Schwanzende der Wirbelsäule in scharfem Knick abwärts gebogen ist (Fig. 99). Ganz unbegreiflich erscheint dagegen die Darstellung, welche E. Fraas, der beste Kenner der Liasreptilien Süddeutschlands, in seiner dem Führer durch die geognostische Sammlung des Naturalienkabinetts in Stuttgart bei-

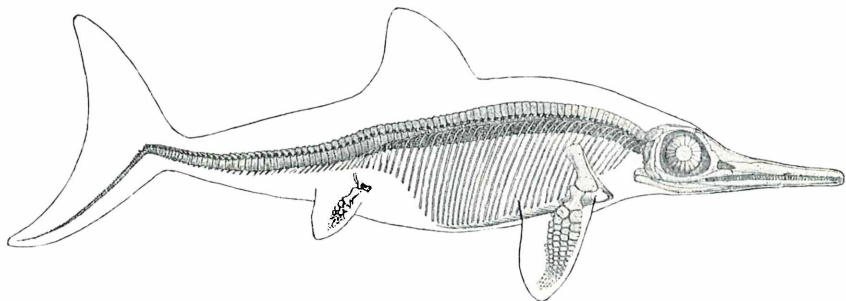


Fig. 98. Rekonstruktion des Skelettes von *Stenopterygius quadriscissus* Qu.
(Nach E. Stromer.)

gegebenen Rekonstruktion der Schwanzflosse dieses Ichthyosauriers entworfen hat (Fig. 100). Im Vordergrund des Bildes sehen wir einen größeren Ichthyosaurier im Profil dargestellt, dessen Vorderteil und die Schwanzflosse aus den Wogen des bewegten Meeres auftauchen, während der übrige Teil des Körpers von den Wellen überflutet wird. Die Form der Schwanzflosse weicht jedoch von den in allen bisher vorliegenden „Hautexemplaren“ zu beobachtenden Umrissen derselben durchaus ab. Besonders die beiden im Mittelgrunde des Bildes abgebildeten Ichthyosaurier, die springend dargestellt sind, weisen eine Schwanzflossenform auf,

1) E. Stromer von Reichenbach: Neue Forschungen über fossile lungenatmende Meeresbewohner. Fortschr. d. naturwiss. Forsch., hrsg. von Emil Abderhalden. Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, 1910, Bd. II, S. 101.

2) O. Abel: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, S. 421, Fig. 300.

die mit den Funden aus dem deutschen Lias nicht im Einklange steht, da der obere Teil der überdies viel zu wenig ausgeschnittenen Schwanzflosse größer ist als der untere. Auch die Flossenform bei dem im Vordergrund des Bildes rekonstruierten Tiere weicht von den Originalen mit gut erhaltener Schwanzflosse ab.

Ein weiterer Unterschied in den verschiedenen Darstellungen von Ichthyosaurus betrifft die Form und vor allem die Lage der Rückenflosse. Sie ist in der Jaekelschen Rekonstruktion viel zu klein und der Hinterrand fällt fast senkrecht zum Rücken ab, was bei den Exemplaren mit gut erhaltener Rückenflosse nicht festgestellt werden kann; der Hinterrand erweist sich im Gegenteil als konkav und geht mit schrägem Knick in das Rückenprofil über. Auch die Form der Rückenflosse in der Fraasschen Rekonstruk-

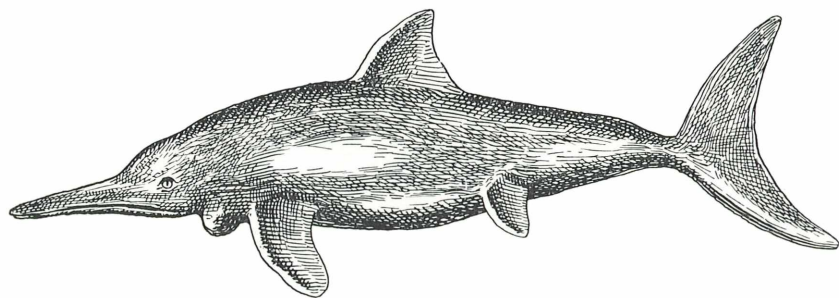


Fig. 99. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Stenopterygius quadriscissus* Qu. mit Berücksichtigung des bei mehreren Exemplaren (vgl. Fig. 96) sichtbaren Kehlsackes.
(Nach O. Abel, 1912.)

tion ist unrichtig. Hier ist auch noch ein weiterer Fehler festzustellen, der darin besteht, daß bei dem im Vordergrund des Bildes schwimmenden Ichthyosaurus die Rückenflosse viel weiter vorn steht als dies bei den Originalen der Fall ist. Dadurch erhält der Körper eine Gesamtform, die fast verzerrt erscheint und vom Delphintypus ziemlich weit abweicht. Bei einer Rekonstruktion auf Grundlage des Exemplars aus dem Senckenbergischen Museum tritt dagegen die große Ähnlichkeit zwischen Ichthyosaurus und einem Delphin in auffallender Weise in Erscheinung, eines der schönsten Beispiele konvergenter Anpassungen infolge gleichartiger Lebensweise. Daher ist wohl auch E. Fraas im Rechte, wenn er in verschiedenen Rekonstruktionsbildern des Ichthyosaurus die Tiere ebenso über die Meeresoberfläche springend gezeichnet hat, wie wir dies bei den spielenden Delphinen zu sehen gewohnt sind.

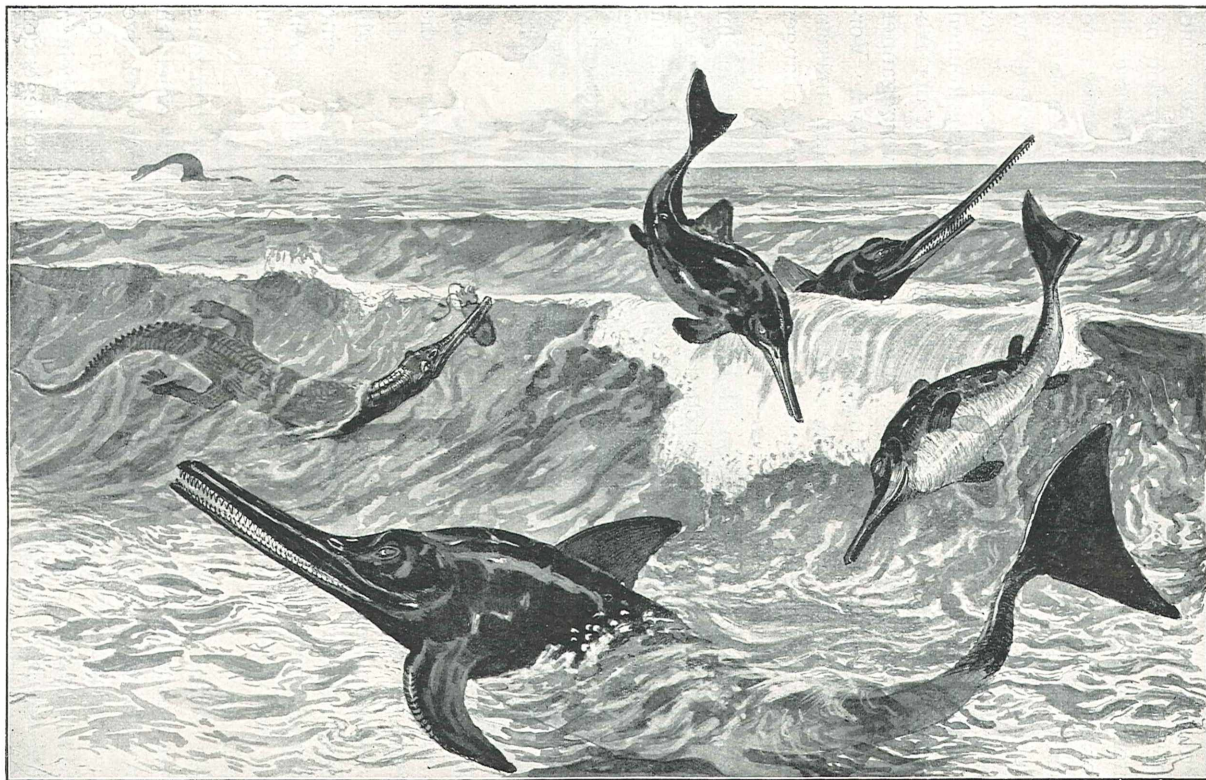


Fig. Rekonstruktion des Lebensbildes einiger Ichthyosaurier, eines Mystriosaurus und eines Plesiosauriers, im oberen Liasmeer Süddeutschlands. (Nach E. Fraas.)

In einer anderen Rekonstruktion, die E. Fraas von A. Kull unter seiner Aufsicht zeichnen ließ (Fig. 113), finden wir die in der Nähe des Strandes spielenden Ichthyosaurier zu einer Herde, einer „Schule“ vereinigt, wie wir dies auch bei den meisten Walen beobachten können; auf diesem Bilde ist jedoch die Rückenflosse, die auf der früher besprochenen Rekonstruktion zu weit nach vorn geschoben erscheint, zu weit nach hinten gerückt. Wir sehen daraus, daß bei Rekonstruktionen fossiler Tiere auch in jenen Fällen, wo wir ausreichendes Originalmaterial und Exemplare in vorzüglicher Erhaltung als Grundlage einer Rekonstruktion benutzen können, nicht immer mit der notwendigen, peinlichsten Sorgfalt in der Abschätzung der einzelnen Körperteile, ihrer Umrisse usw. vorgegangen wird, so daß durch derartige Ungenauigkeiten ganz falsche Vorstellungen von dem Lebensbilde solcher Tiere entstehen müssen.

Das Vorhandensein eines eigentümlichen, sackartigen Anhanges an der Kehle des Frankfurter Exemplars von *Ichthyosaurus quadrisissus* aus dem oberen Lias von Holzmaden ist bisher nur in der von mir 1912 veröffentlichten Rekonstruktion berücksichtigt worden (Fig. 99). Es handelt sich hier ohne Zweifel um eine Bildung, für die wir zwar kein Analogon unter den Säugetieren, speziell bei den Walen, wohl aber bei den Vögeln besitzen, nämlich um einen Kehlsack. Die Bedeutung dieses Kehlsackes ist nicht ganz aufgeklärt; bei manchen der „Hautexemplare“ aus dem Lias von Holzmaden ist keine Spur dieses Sackes zu beobachten.

Wir können auch nach Analogie der Körperfärbung der Delphine den Versuch wagen, wenigstens in den Grundlinien die Hautfärbung der Ichthyosaurier zu rekonstruieren. So wie die überwiegende Mehrzahl der Fische und die überwiegende Mehrzahl der Wale (unter diesen macht z. B. ein lebender *Ziphius* eine Ausnahme) den Rücken dunkel und den Bauch hell gefärbt zeigen, so ist dies wohl auch bei den nackten Ichthyosauriern der Fall gewesen.

Die verschiedenen Skelettreakonstruktionen von *Stenopterygius quadrisissus* weichen in einigen wichtigen Merkmalen erheblich voneinander ab. Solche Gegensätze betreffen u. a. die relative Größe der Bauchflosse und Brustflosse in den von O. Jaekel 1904 und Stromer 1910 ausgeführten Rekonstruktionen, doch scheinen auch bei der rekonstruierten Art selbst, wie nach den vorliegenden Originalen zu schließen ist, in dieser Hinsicht Variationen bestanden zu haben. In der Stromerschen Rekonstruktion sind die Dornfortsätze der Wirbel sehr breit, in der Jaekelschen Darstellung

schmal; das erste ist richtig. Von den übrigen unbedeutenden Unterschieden, wie z. B. von der Darstellung der drei Beckenelemente, der Richtung der Brustrippen, der Aufbiegung der Wirbelsäule knapp vor der Stelle, an der sich der Schwanz nach unten in die Schwanzflosse abbiegt, der Zusammensetzung der Schädel-elemente, des Schultergürtels usw. soll hier nicht weiter die Rede sein, da durch diese Merkmale das Gesamtbild, das wir uns von dem Tiere zu machen haben, nicht wesentlich beeinflußt wird.

Indessen mag noch eine wichtige Tatsache über das Aussehen der Ichthyosaurier im allgemeinen hervorgehoben werden. Meist wird angenommen, daß alle bisher bekannten Ichthyosaurier eine übereinstimmende Körpergestalt besessen haben. Dies ist keineswegs der Fall. Schon der Vergleich des *Ichthyosaurus quadriscissus* mit dem gleichalterigen *Eurhinosaurus longirostris* zeigt, daß nicht

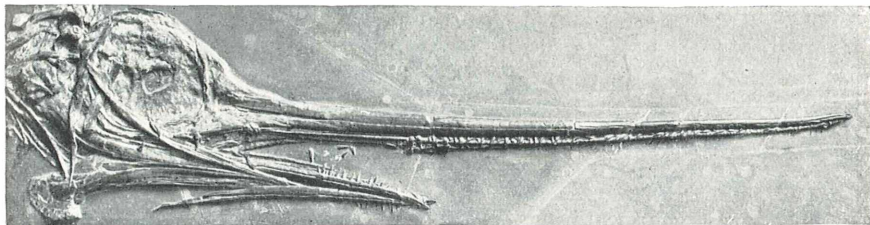


Fig. 101. Schädel skelett von *Eurhinosaurus longirostris* aus dem oberen Lias von Holzmaden (Württemberg); Original im Berliner Museum. (Nach einer von Dr. B. Hauff zur Verfügung gestellten Photographie.)

nur der Schädel durch den weit über das Vorderende des Unterkiefers vorspringenden Zwischenkiefer ein von einem typischen, delphinköpfigen Ichthyosaurier ganz verschiedenes Bild gezeigt haben muß (Fig. 101), das nur dem miozänen Zahnwal *Eurhiodelphis* vergleichbar ist, sondern daß auch in der Länge der paarigen Flossen, ihrer relativen Größe, sowie in der Form und Größe der Schwanzflosse (Fig. 102) sehr bedeutende Unterschiede im Gesamthabitus innerhalb des Kreises der Ichthyosaurier bestanden haben müssen, wozu noch die durchaus eigenartig geformten, sehr langkörperigen Ichthyosaurier der Kreideformation hinzutreten. Der wiederholt rekonstruierte *Ichthyosaurus quadriscissus*, der richtiger als Vertreter der Gattung *Stenopterygius* von den Arten der Gattung *Eurypterygius* abzutrennen ist, die sich vor allem durch den Bau der paarigen Flossen sehr bestimmt von jener unterscheiden,

darf somit nicht als ein Schema zur Rekonstruktion aller Ichthyosaurier benutzt werden.

Erst in der letzten Zeit beginnen wir die zum Teil sehr beträchtlichen Unterschiede in der Körperform der verschiedenen Gattungen der Ichthyosaurier etwas klarer zu erkennen. Wir wissen jetzt, daß sich der triadische *Mixosaurus* in seiner allgemeinen Körperform, in den Dimensionen der paarigen und unpaarigen Flossen

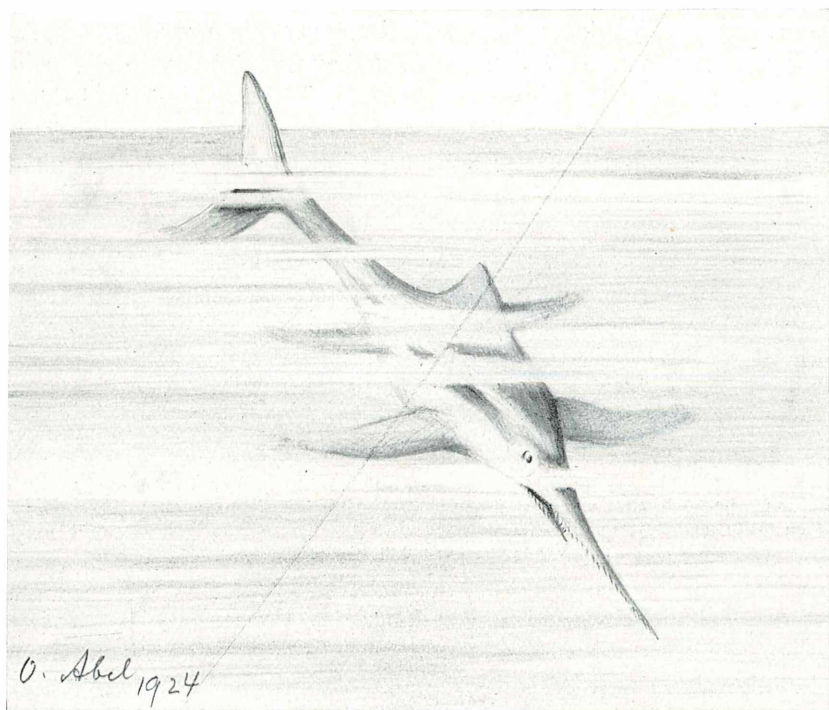


Fig. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Eurhinosaurus longirostris* (vgl. Fig. 101).
(Nach O. Abel, 1924.)

und endlich im Verhältnis der Schädelgröße zum übrigen Körper (Fig. 103) sehr wesentlich von den anderen Ichthyosauriern unterschieden haben muß, und ebenso deutlich tritt dieser Gegensatz in der allgemeinen Form bei einem Vergleich des triadischen *Cymbospondylus petrinus* Leidy (Fig. 104) aus der mittleren Trias von Nevada mit *Stenopterygius quadriscissus*, der bisher sozusagen als das Prototyp eines Ichthyosauriers angesehen worden ist, in Erscheinung. Die eingehenden Untersuchungen von Friedrich

von Huene über die Jura-Ichthyosaurier haben auf das klarste gezeigt, daß nicht nur geringfügige, sondern sogar sehr weitgehende Differenzen in der allgemeinen Körpergestalt der Ichthyosaurier bestanden haben müssen, wie aus sorgfältigen Vergleichen der verschiedenen Exemplare hervorgeht, die unter verschiedenen Artennamen, aber bisher mit wenigen Ausnahmen unter dem Sammel-

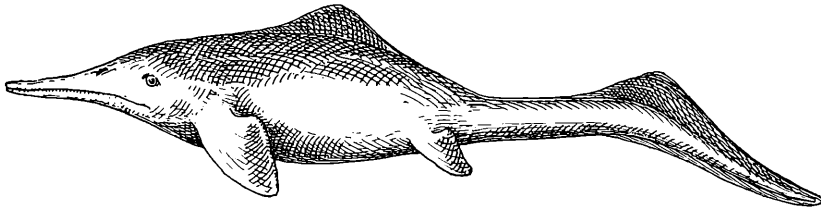


Fig. 103. Reconstruction des Lebensbildes von *Mixosaurus Nordenskjöldi* Hulke, aus der mittleren Trias (Muschelkalkniveau) von Spitzbergen. Körperlänge ungefähr 1 m. Reconstruction auf Grundlage der von C. Wiman veröffentlichten Abbildungen der Skelettreste. (Nach O. Abel, 1924.)

begriff „Ichthyosaurus“ vereinigt worden sind. Ich habe 1919 darauf aufmerksam gemacht¹⁾, daß der schon 1904 von O. Jaekel²⁾ gemachte Vorschlag, die Unterschiede zwischen den einzelnen Ichthyosauriern des Jura und der Kreide (die Triasformen hatten schon früher andere Gattungsnamen erhalten) durch eine andere Gattungs-

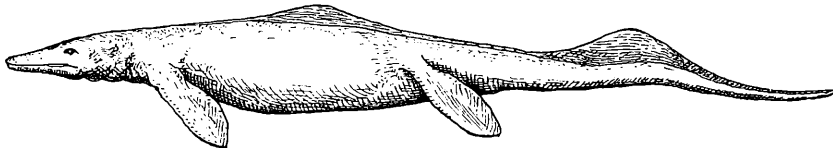


Fig. 104. Reconstruction des Lebensbildes von *Cymbospondylus petrinus* Leidy, aus der mittleren Trias von Nevada. Rekonstruiert auf Grundlage der von J. C. Merriam mitgeteilten Abbildungen des Skelettes, sowie mit Benützung der von F. v. Huene (1922) entworfenen, aber hier in mehreren Punkten abgeänderten Rekonstruktion. (Nach O. Abel, 1924.)

benennung zum Ausdruck zu bringen, sehr glücklich war und verdienen würde, bei einer monographischen Bearbeitung der Jura-Ichthyosaurier berücksichtigt zu werden. Huene hat nun konsequenterweise diese Scheidung durchzuführen versucht³⁾ und eine

1) O. Abel: Die Stämme der Wirbeltiere. Leipzig und Berlin 1919, S. 469.

2) O. Jaekel: Eine neue Darstellung von Ichthyosaurus. Zeitschr. der Deutschen Geol. Ges., Bd. LVI, 1904, S. 32.

3) Fr. von Huene: Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin, Gebrüder Bornträger, 1922.

Reihe von neuen Gattungsnamen aufgestellt. Jetzt beginnen wir auch, obwohl ja eine solche Namensgebung eigentlich nur ein rein äußerlicher Vorgang ist, durch eine solche Scheidung die bestehenden Gegensätze schärfer zu sehen, als dies früher der Fall war, und es tritt z. B. der starke Gegensatz zwischen dem sonderbaren *Nannopterygius entheciodon* Hulke aus dem Kimmeridge von Dorsetshire (Fig. 105) zu einem typischen *Stenopterygius*, *Eurypterygius* oder *Leptopterygius* viel klarer und schärfer hervor als früher.

Sind wir auch infolge der zahlreichen wohlerhaltenen Funde von *Stenopterygius quadriscissus* im oberen Lias von Holzmaden verhältnismäßig sehr gut über das allgemeine Aussehen und die Körperform, sowie über die Lebensweise dieser Art unterrichtet, so sind doch mehrere Fragen offen, die zu beantworten die Aufgabe weiterer Forschungen sein wird. Hierzu gehört z. B. die Frage, in

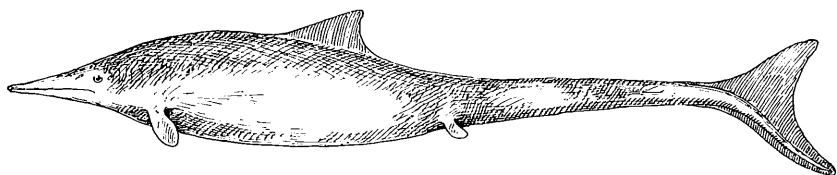


Fig. 105. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Nannopterygius entheciodon* Hulke, aus dem Kimmeridge (oberer Jura) von Kimmeridge Bay, Dorsetshire, England. Grundlage der Rekonstruktion: Skelett Nr. 46497 im British Museum of Natural History in London. (Nach O. Abel, 1924.)

welcher Weise wir die Rekonstruktion des Auges der Ichthyosaurier durchzuführen haben. Die Augenhöhlen sind schon bei den älteren Formen der Triasformation sehr groß und erreichen bei dem oberjurassischen *Ophthalmosaurus* (Fig. 106) eine außerordentliche Größe. Wahrscheinlich hängt diese Größe der Augenhöhlen mit einer vorzugsweise nächtlichen Nahrungssuche zusammen und wir werden vielleicht genötigt sein, unsere Rekonstruktionen von *Ichthyosaurus* dahin abzuändern, daß wir den Tieren sehr große Augen einzuzeichnen haben. Andererseits ist aber freilich die Größe der Augenhöhlen und der Augen selbst nicht notwendig damit verbunden, daß die Augensterne in dieser Ausdehnung sichtbar sind. Über diese, sowie über einige andere Probleme der Rekonstruktion der Ichthyosaurier werden uns, wie schon betont, weitere Untersuchungen aufzuklären haben.

Die Nahrung der Ichthyosaurier hat hauptsächlich aus Fischen, Cephalopoden und wahrscheinlich auch aus anderen marinen Weich-

tieren, nicht zu geringen Teilen aber auch aus ihren eigenen Jungen bestanden, wie die Mageninhalte einer größeren Zahl von Ichthyosauriern von verschiedenen Fundorten beweisen. W. Branca hat 1908 14 Ichthyosaurierskelette beschrieben, in deren Leibeshöhle Reste von jungen Ichthyosauriern liegen, und zwar enthalten 7 Exemplare je ein Junges, 2 je zwei Junge, 1 drei Junge, 1 fünf

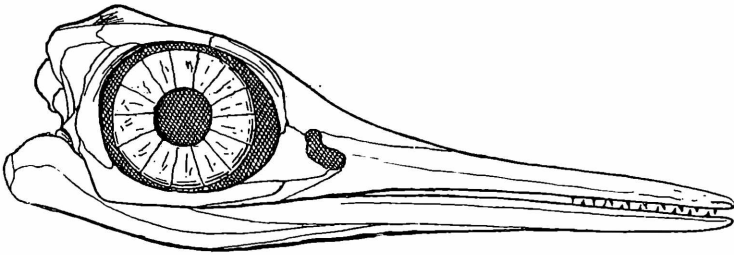


Fig. 106. Schädel skelett von *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley.
(Nach C. W. Andrews, 1907.)

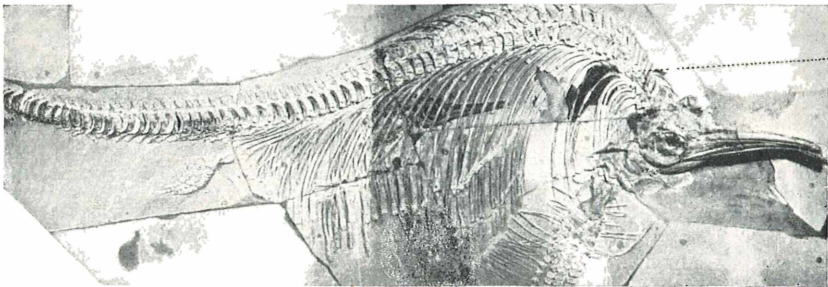
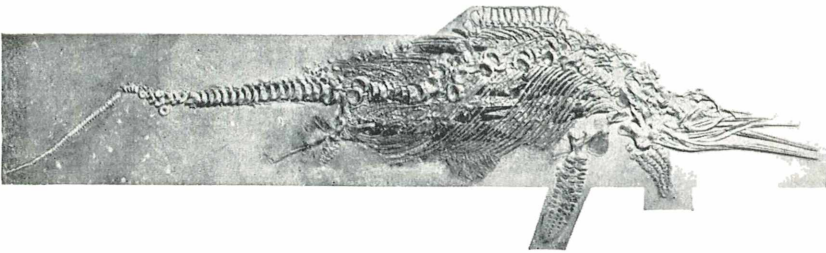


Fig. 107. Zwei Exemplare von *Stenopterygius quadriscissus* Qu. mit jungen Ichthyosauriern in der Leibeshöhle: oben ein Exemplar mit 11 (10) Jungen, deren Schnauzenenden nach vorn gerichtet sind; unten ein Exemplar mit 2 Jungen, eines (das in der Figur deutlich sichtbare) größer, das andere, weiter vorn liegende, viel kleiner). Die Jungen scheinen gefressen worden zu sein und sind nicht als Embryonen zu betrachten.
(Nach W. Branca.)

(oder sechs?) Junge, 1 sechs Junge, 1 sieben Junge und eines sogar elf Junge in der Leibeshöhle. Aus der Lage und Größe dieser Jungen (Fig. 107) geht hervor, daß in der Mehrzahl der Fälle die jungen Tiere von den alten gefressen worden sind und daß es sich nicht ausnahmslos, wie früher vielfach vermutet worden ist, um Embryonen

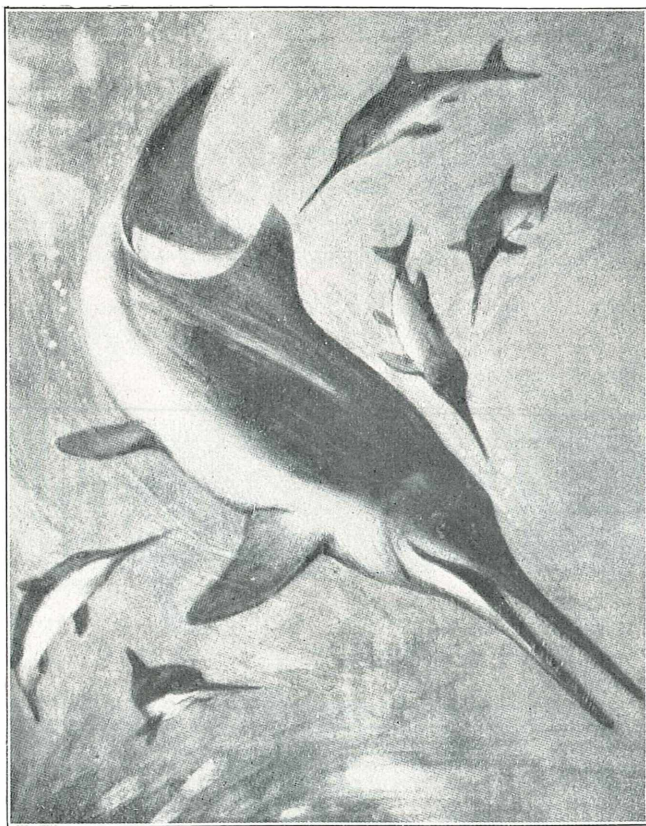


Fig. 108. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Stenopterygius quadriscissus* Quenst. aus dem Liasmeer Schwabens, darstellend ein Muttertier mit fünf Jungen. (Nach einem von Ch. R. Knight unter der Leitung von H. F. Osborn entworfenen Gemälde im American Museum of Natural History in New York.)

handelt. Gleichwohl steht es wohl außer allem Zweifel, daß die Ichthyosaurier vivipar gewesen sein müssen, da sie ebenso wie die Wale vollständig unfähig dazu gewesen sind, zum Zwecke der Fortpflanzung die eigentliche Heimat zu verlassen und die Küste aufzusuchen, wie dies z. B. die Robben zu tun pflegen. Die Rekon-

struktion, welche Ch. R. Knight von einem Ichthyosaurusweibchen entwarf, das von fünf Jungen umspielt wird, und die als die beste zu bezeichnen ist (Fig. 108), die bisher von Ichthyosaurus quadrisissus entworfen wurde, ist aber doch wohl besser als die Darstellung eines Überfalles eines erwachsenen Tieres auf eine Herde junger Ichthyosaurier zu deuten, da es keineswegs sicher ist, daß eine so hohe Zahl von Jungen für einen Wurf angenommen werden darf, wenn ja auch eine solche Annahme nicht in den Bereich der Unwahrscheinlichkeit zu verweisen ist.

Plesiosaurus.

Im Gegensatz zu Ichthyosaurus ist die Gesamtform des Körpers von Plesiosaurus eigentlich schon auf den ersten Wurf richtig erfaßt worden. Wenn wir die älteste Skelettreakonstruktion von Conybeare und H. de la Beche (Fig. 109) mit den jüngsten Skelettreakonstruktionen vergleichen, so sind die Unterschiede nur

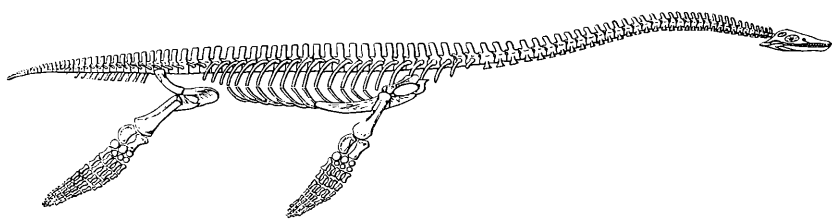


Fig. 109. Plesiosaurusskelett. (Nach Conybeare, aus G. Cuvier, 1824.)

unbedeutend. Auch die Lebensbilder von Plesiosaurus sind schon in der ältesten Zeit, aus der wir Rekonstruktionen dieser Tiere auf wissenschaftlicher Grundlage besitzen, merkwürdig richtig aufgefaßt worden. Von Abweichungen mag nur die übrigens auch heute noch von einigen Forschern vertretene Ansicht erwähnt werden, daß der kurze Schwanz bei Plesiosaurus in eine kleine, rhombische Endflosse auslief. Ich halte diese Angabe, obwohl sie in neuerer Zeit von zwei so vorzüglichen Paläontologen wie A. Smith Woodward und O. Jaekel vertreten wird, die sich auf ein Exemplar

mit erhaltener Schwanzflosse (?) stützen, das sich im Berliner Museum für Naturkunde befindet, für nicht genügend aufgeklärt, um sie als Grundlage für eine Rekonstruktion von Plesiosaurus in der Weise anzunehmen, wie dies zuletzt von A. Smith Woodward (Fig. 110) und O. Jaekel (Fig. 111) geschehen ist. Der Anpassungstypus eines Plesiosaurus entspricht in so vollkommener Weise dem einer Seeschildkröte (mit dem Unterschiede, daß bei dieser die Vorderflossen die Hinterflossen bedeutend an Länge und Stärke überreffen), daß mir kein zwingender Grund dafür vorzuliegen scheint,

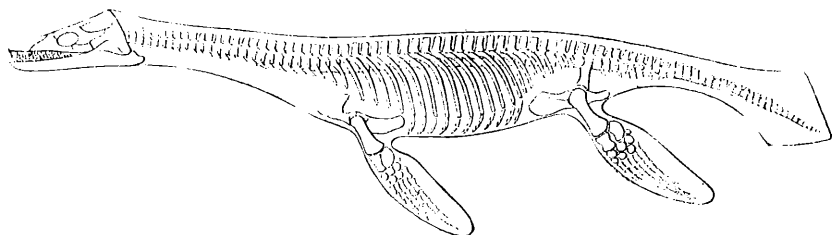


Fig. 110. Skelett von Plesiosaurus macrocephalus, mit eingezeichneten Umrißlinien, die den Körperrumß nach der Auffassung von A. Smith-Woodward darstellen sollen. Die rhombische Schwanzflosse nach einem Plesiosaurier im Berliner Museum für Naturkunde rekonstruiert. (Nach A. Smith-Woodward, 1910.)

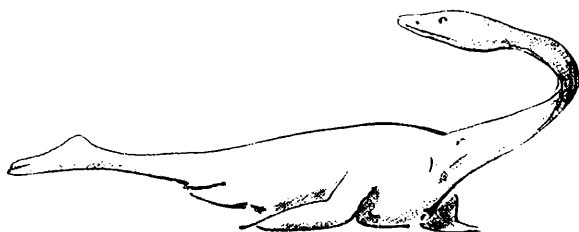


Fig. Lebensbild eines Plesiosaurus. Zu beachten ist die Darstellung der Schwanzflosse. (Nach O. Jaekel, 1911.)

das Vorhandensein einer rhombischen, vertikal stehenden Endflosse als physiologische Notwendigkeit anzunehmen. Gegen die Annahme einer so großen Endflosse, wie sie in der Rekonstruktion durch A. Smith Woodward erscheint, spricht auch das Verhalten der Schwanzwirbel und ihrer Fortsätze.

Der Umstand, daß schon die ersten Funde von Plesiosaurus dolichodeirus im unteren Lias Englands in den Jahren 1821 und 1824 in fast vollständigen Skeletten bestanden, so daß es nicht nötig war, weitgehende Rekonstruktionen des Skelettes durchzuführen,

bedingte, daß schon die ersten Darstellungen des Gesamtskelettes und des Lebensbildes von Plesiosaurus dem Bilde entsprechen, das wir uns heute nach Entdeckung einer größeren Zahl von Skeletten dieses Tieres zu machen vermögen. Auch die Funde von verschiedenen Plesiosauriern in den Schiefern der oberen Liasformation Schwabens (Fig. 31, 112) brachten keine Aufschlüsse, die das Rekonstruktionsbild des Tieres wesentlich verändert hätten (Fig. 113). Freilich stellte sich bei weiteren Funden heraus, daß wir es unter den Plesiosauriern der Jura- und Kreideformation mit einer Anzahl verschiedener Gattungen zu tun haben, welche sich äußerlich durch die Gestalt und Größe des Schädels und der Länge des Halses von-

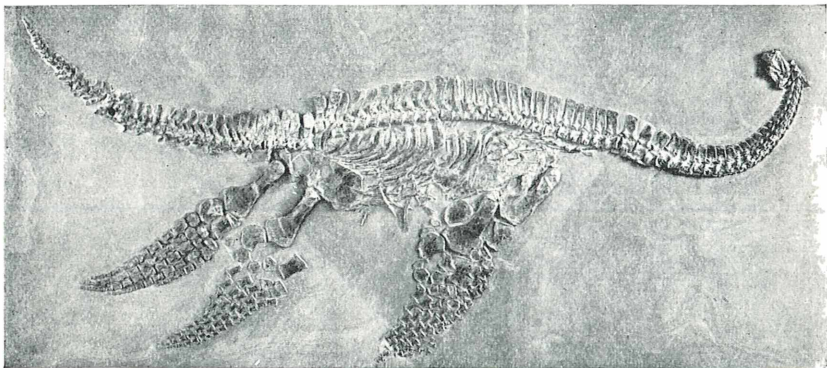


Fig. 112. Skelett von Plesiosaurus Guilelmi Imperatoris Dames aus dem oberen Lias von Holzmaden (Württemberg). Gesamtlänge 3,40 m. Original im Naturalienkabinett zu Stuttgart. (Nach E. Fraas.)

einander sehr bestimmt unterscheiden. Wir haben z. B. in Thaumatosaurus victor aus dem oberen Lias Schwabens eine Form mit sehr kurzem, in der Gattung Elasmosaurus aus der Kreide Nordamerikas eine Form mit sehr langem Halse vor uns. Die Lebensweise der Plesiosaurier ist wohl im ganzen und großen wahrscheinlich dieselbe gewesen wie jene der lebenden Robben, aber in der Nahrungsweise und in der Fangart scheinen sich die einzelnen Gattungen ziemlich verschieden verhalten zu haben, wie aus den sehr abweichenden Formen der Kiefer und der Gestaltung des vorderen Fangrechs der Schnauze hervorgeht. Einige Arten sind durch einen sehr kleinen, kurzschnauzigen, andere durch einen großen, langschnauzigen Schädel gekennzeichnet; das schon von

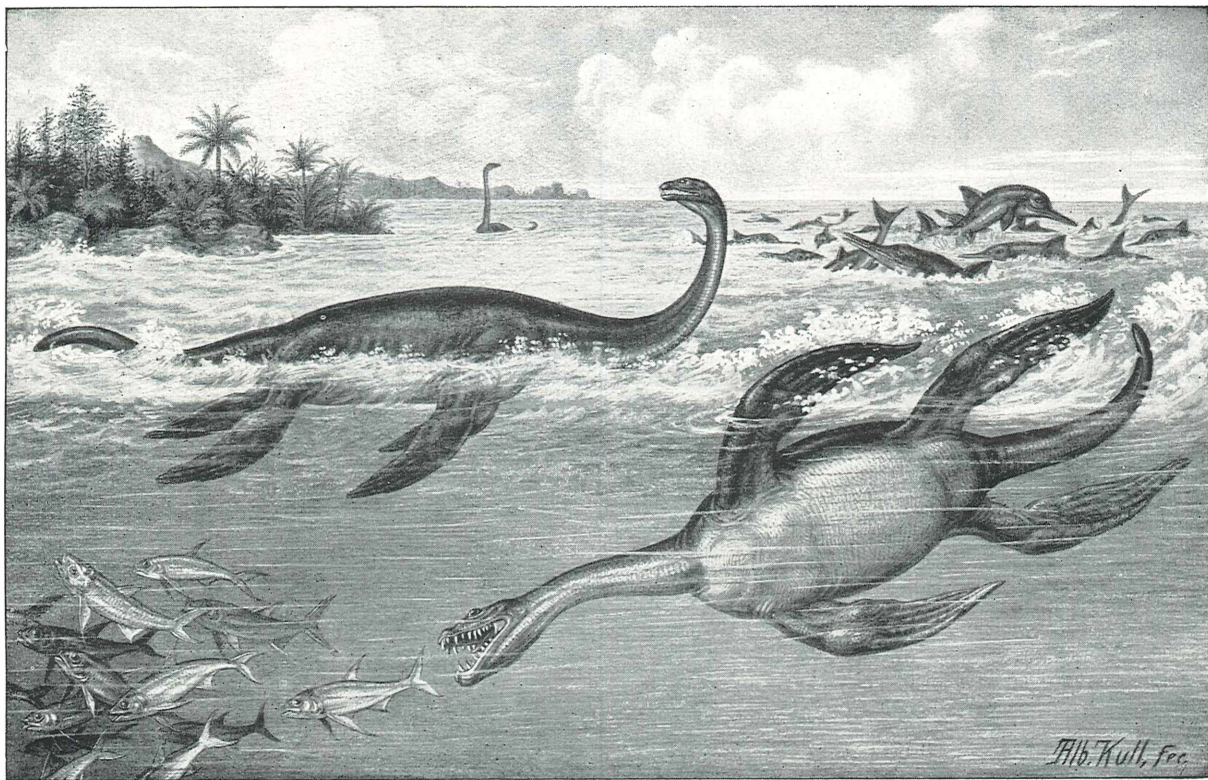


Fig. 113. Rekonstruktion des Lebensbildes von Plesiosauriern (vgl. Fig. 31 und 112) im oberen Liasmeer Süddeutschlands. Rechts im Hintergrunde eine Herde Ichthyosaurier. Nach den Angaben von E. Fraas rekonstruiert von Alb. Kull. (Nach E. Fraas.)

den ersten Bearbeitern der Plesiosaurier entworfene Rekonstruktionsbild ist aber trotz dieser späteren Erfahrungen im wesentlichen nicht verändert worden, ein Fall, der in der Geschichte der Rekonstruktionen fossiler Tiere nahezu vereinzelt dasteht.

Iguanodon.

Im Jahre 1822 wurden in einem grobkörnigen Konglomerate der Wealdenformation (Unterkreide) des Tilgate Forest in der Grafschaft Sussex einige Zähne entdeckt (Fig. 114), deren Bestimmung lange Zeit zweifelhaft war. Cuvier, der drei Zähne durch Charles Lyell zugesandt erhielt, erklärte sie für die oberen Schneidezähne eines Rhinoceros; andere Fachleute sahen in ihm den Zahn eines großen Fisches, spätere wollten ihn wieder zu den Säugetieren gestellt wissen. Nur Wollaston pflichtete der Anschauung von Gideon A. Mantell bei, der in dem Zahn den Rest eines großen Reptils erkannt hatte, das nach Analogie mit der lebenden Gattung *Iguana* eine pflanzenfressende Lebensweise geführt haben müsse. Diese Vermutung fand ihre Bestätigung, als im Mai 1834 in einem Steinbruch bei Maidstone in gleichalterigen Schichten neben dem Abdrucke eines Zahnes von gleicher Form, wie sie der erste Fund zeigte, verschiedene andere Teile eines großen Skelettes entdeckt wurden, das die Bestimmung des „Iguanodon“ als Reptil als durchaus richtig erwies. Schon 1824, noch vor der Veröffent-

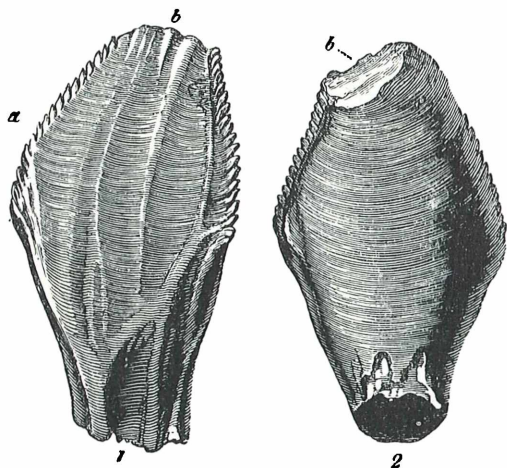


Fig. 114. Zahn von Iguanodon, 1 von der freiliegenden Seite, 2 von der dem Kiefer zugekehrten Innenseite gesehen. Wealden, Tilgate Forest, England. Nat. Größe. Gefunden von Mrs. Mantell, 1822. (Nach Mantell.)

bruch bei Maidstone in gleichalterigen Schichten neben dem Abdrucke eines Zahnes von gleicher Form, wie sie der erste Fund zeigte, verschiedene andere Teile eines großen Skelettes entdeckt wurden, das die Bestimmung des „Iguanodon“ als Reptil als durchaus richtig erwies. Schon 1824, noch vor der Veröffent-

lichung der ersten Mitteilung von G. A. Mantell¹⁾ über diese Funde, berichtigte G. Cuvier²⁾ in seinen „Recherches sur les ossements fossiles“ seinen früheren Irrtum. Gleichwohl war man damals noch weit von einer richtigen Beurteilung der Stellung von Iguanodon im Rahmen der übrigen Reptilien sowie von der Erkenntnis seiner Körperstellung usw. entfernt. G. A. Mantell teilte in seinem populären Buche „The Wonders of Geology“³⁾ 1838 die Rekonstruktion eines von zwei Plesiosauriern überfallenen Exemplars von Iguanodon mit, die von John Martin entworfen worden war. Unverkennbar hat diese Rekonstruktion auch die Vorlage für das 1840 von Th. Hawkins⁴⁾ dargestellte Bild geboten, auf dem der Kampf zwischen einem Ichthyosaurus und zwei Plesiosauriern dargestellt ist und auf dem sich auch mehrere Flugsaurier dargestellt finden (vgl. Fig. 58 mit Fig. 59).

Auf dem Martinschen Rekonstruktionsbilde erscheint Iguanodon in jener Gestalt, die wir auf den Drachenbildern der Phantastenzeit der Naturwissenschaften so häufig wiederfinden: einem plumpen Krokodilleibe sind zwei kurze, fünfzehige Tatzen angesetzt und der Körper läuft in einen außerordentlich langen, schlangenartig gewundenen Schwanz aus. Der Schädel trägt ein stumpfes Horn.

Dieses vermeintliche „Horn“, vielmehr ein knöcherner Zapfen von Kegelgestalt, wurde von Mrs. Mantell im Wealden des Tilgate Forest entdeckt und zuerst von Gideon A. Mantell beschrieben⁵⁾; später hat William Buckland diesen Knochen neuerlich abgebildet⁶⁾. G. A. Mantell hat bei seiner Beschreibung, die er 1838 in seinen „Wonders of Geology“ wiederholte, hervorgehoben, daß der Besitz eines Nasenhornes neben der Ähnlichkeit der Zahnform ein weiterer Analogiefall zwischen Iguanodon und Iguana sei, und daß hier eine Bestätigung des „Korrelationsgesetzes“ vorliege. Seitdem die vollständigen Skelette von Iguanodon ber-

1) G. A. Mantell: On the teeth of the Iguanodon, a newly-discovered fossil herbivorous Reptile, from the Strata of Tilgate Forest. Philosophical Transactions, CXV, 1825.

2) G. Cuvier: Recherches sur les Ossements fossiles. T. V, part 2, Paris 1824, p. 350, Pl. XXI, Fig. 28--33.

3) G. A. Mantell: The wonders of Geology, London 1838, Titelbild.

4) Th. Hawkins: The Book of the Great Sea Dragons, 1840.

5) G. A. Mantell: Geology of the South-East of England. London. p. 312, Pl. III, Fig. 5.

6) W. Buckland: Die Urwelt und ihre Wunder. Stuttgart 1837, S. 160, Taf. XII, Fig. 10.

nissartensis im Wealden von Bernissart zum Vorschein gekommen sind, ist allerdings die Natur dieses „Nasenhornes“ festgestellt und die erste Annahme Mantells als ein Irrtum erkannt worden; das vermeintliche Horn, das Mantell als Nasenhorn rekonstruierte, hat sich als der zu einem kegelförmigen Stachel umgestaltete Daumen von Iguanodon (Fig. 28) erwiesen, eine Spezialisierung, die freilich so fremdartig ist, daß aus der unrichtigen ersten Deutung Mantell kein allzu großer Vorwurf gemacht werden kann.

Waterhouse Hawkins modellierte für den Garten des im Jahre 1854 eröffneten Krystallpalastes zu Sydenham bei London mehrere lebensgroße Modelle vorzeitlicher Riesentiere, und unter ihnen auch den Iguanodon. Nach der Auffassung dieses Bildhauers, der wissenschaftlich ungenügend vorgebildet war, erscheint Iguanodon als ein plumpkörperiges, auf allen Vieren schreitendes Tier, dessen Nase, nach der Mantellschen Ansicht, auch hier mit einem Horn bewehrt ist. Eine von Riou gezeichnete Rekonstruktion (Fig. 59) stellt dieses hornbewehrte Reptil im Kampfe mit Hylaeosaurus Oweni dar, einem im Sommer 1832 in den Wealdenschichten des Tilgate Forest entdeckten und noch heute sehr unvollständig bekannten Ornithischier. Sowohl die plastische Rekonstruktion von W. Hawkins¹⁾ als auch die Zeichnung von Riou²⁾ zeigen deutlich, wie vorsichtig man bei der Rekonstruktion fossiler Tiere zu Werke gehen muß, um nicht in den Fehler unserer Vorfahren zu verfallen, die auf Grund von Funden fossiler Wirbeltierreste Einhörner, Riesen, Drachen und Lindwürmer in ihrer Phantasie erstehen ließen.

Zu welch merkwürdigen Vorstellungen die ersten Funde von Iguanodon Veranlassung gaben, lehrt uns ein Bericht von Friedrich August Quenstedt³⁾ über dieses fossile Reptil. „Dürfte man diese Zähne zum Maßstab nehmen, so wären die fossilen Tiere 100 Fuß lang geworden! Der große bekannte Femur von 4 Fuß 5 Zoll Pariser Länge und 2 Fuß im Umfang gäbe jedoch nur ein Tier von 75 Fuß... Die Masse des plumpen Körpers muß aber dennoch alle anderen Tiere der Vorwelt übertroffen haben, wenn sie auch die großen Walfische nicht erreicht.“ O. Fraas schätzte

1) Im Garten des Krystallpalastes zu Sydenham bei London.

2) L. Figuier: La terre avant le déluge. Paris, 5^e édition, 1866, p. 249, Fig. 196.
— O. Fraas: Vor der Sündfluth! Stuttgart 1866, Tafel bei S. 306.

3) F. A. Quenstedt: Sonst und Jetzt! Populäre Vorträge über Geologie, Tübingen 1856, S. 131.

1866 die Länge des Iguanodon auf 60 Fuß, die seines Zeitgenossen *Hylaeosaurus* auf 25 Fuß.

Erst die Entdeckung zahlreicher wohlerhaltener Skelette (Fig. 115) von *Iguanodon bernissartensis* im Kohlenbergwerk von Bernissart in Belgien im Jahre 1878 brachte uns die Berichtigung der zahlreichen Irrtümer über den Körperbau und die Körperhaltung des großen Tieres, dessen Gesamtlänge aber weit hinter den in früheren

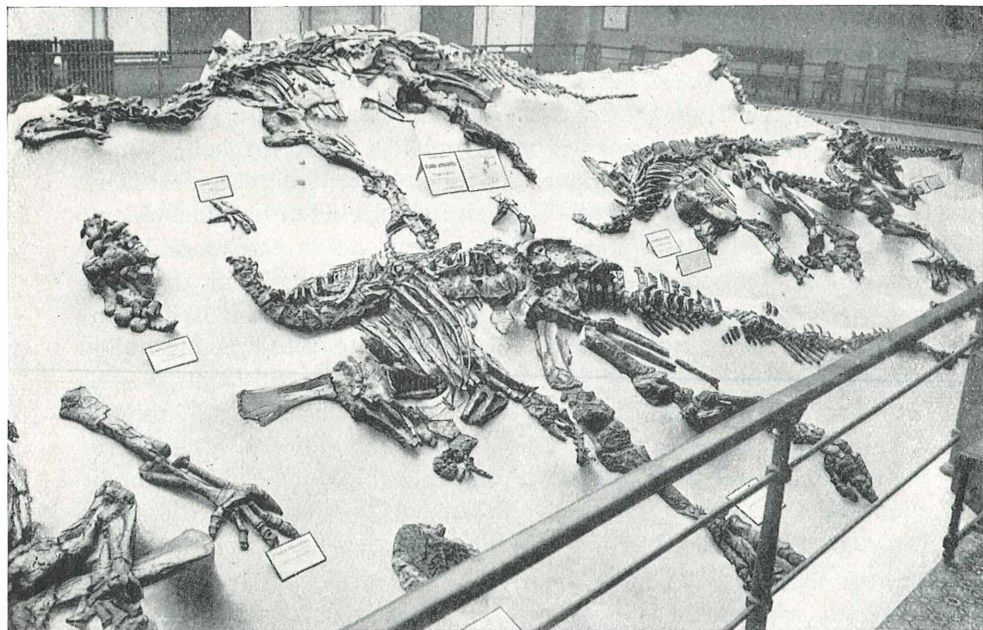


Fig. 115. Mehrere Exemplare von *Iguanodon bernissartensis* in ihrer Fundstellung. Aus dem Wealden der Steinkohlengrube Sainte Barbe, Bernissart (Belgien). Der hier zur Darstellung gebrachte Sockelaufbau im Musée R. d'Histoire naturelle de Belgique (Photographie des Museums) bringt die Reste von 13 Individuen zur Schau. Die Länge jedes Exemplars beträgt etwa 10 m.

Zeiten angenommenen Zahlen zurückblieb, da die größten Exemplare kaum 10 m Länge von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende erreichen.

Die durch Louis Dollo in einer Reihe meisterhafter und für die Untersuchung fossiler Wirbeltiere vorbildlicher Untersuchungen¹⁾ durchgeführte wissenschaftliche Bearbeitung der im

1) Literaturverzeichnis der Dolloschen Arbeiten über *Iguanodon* s. bei O. Abel. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, Jena 1922, S. 402.

Naturhistorischen Museum zu Brüssel aufgestellten Skelette von *Iguanodon bernissartensis* (Fig. 32) und einer zweiten, kleineren Art (*Iguanodon Mantelli*) verbreitete Licht über eine Reihe von Fragen nach der Gangart, Körperhaltung und dem Aussehen des riesenhaften Reptils. Vor allem konnte sichergestellt werden, daß das Tier nur auf seinen Hinterbeinen schritt, also biped war und daß seine Hände bei der Fortbewegung keine Rolle spielten. Der Daumen, der zu einer stachelartigen Waffe umgewandelt erscheint, konnte nicht gegen die anderen Finger zurückgebogen werden (Fig. 28); dagegen stand der fünfte Finger weit nach hinten ab und konnte gegen die Handfläche umgeklappt werden. Die Nahrung des Tieres muß, wie dies schon nach den ersten Funden erschlossen worden war, ausschließlich aus Pflanzen bestanden haben, und zwar scheinen als Hauptnahrung nach neueren Untersuchungen *Dollos* vor allem Zweige und Früchte von Koniferen verzehrt worden zu sein, die das Tier mit seiner giraffenartigen Greifzunge abriß und zwischen die Zähne schob. Als Hauptwaffe scheint der spitze Daumenstachel gedient zu haben, während der starke Schwanz, der nicht auf dem Boden schleifte, wenn das Tier schritt oder lief, sondern hoch erhoben als Balancierorgan getragen wurde und beim Schreiten nach links und rechts geschwenkt worden sein dürfte, kaum als Verteidigungswaffe verwendbar gewesen sein kann, da seine Beweglichkeit durch das Vorhandensein starker, die Neurapophysen verbindender, knöcherner Sehnenstränge ziemlich eingeengt gewesen sein muß.

Die Rekonstruktion der Skelette der beiden *Iguanodon*-arten aus dem Wealden von Bernissart ermöglichte es, der Rekonstruktion des Lebensbildes dieses Reptils auf einer wesentlich breiteren Grundlage entgegenzutreten, als dies zu der Zeit möglich war, in der W. Hawkins und Riou die Rekonstruktion dieses fossilen Riesentieres versuchten.

Der erste Versuch, das Lebensbild von *Iguanodon* auf Grundlage der von L. Dollo festgestellten und wissenschaftlich eingehend begründeten Skelettrekonstruktion zu entwerfen, findet sich in dem „Guide dans les collections du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique“ aus dem Jahre 1897.

In dieser Rekonstruktion ist der Bauch sehr stark aufgetrieben gezeichnet, und ein wichtiger Unterschied gegenüber der Skelett-rekonstruktion besteht in der steileren Stellung des Femurs. Hin-gegen zeigt die spätere Rekonstruktion von *Iguanodon bernis-*

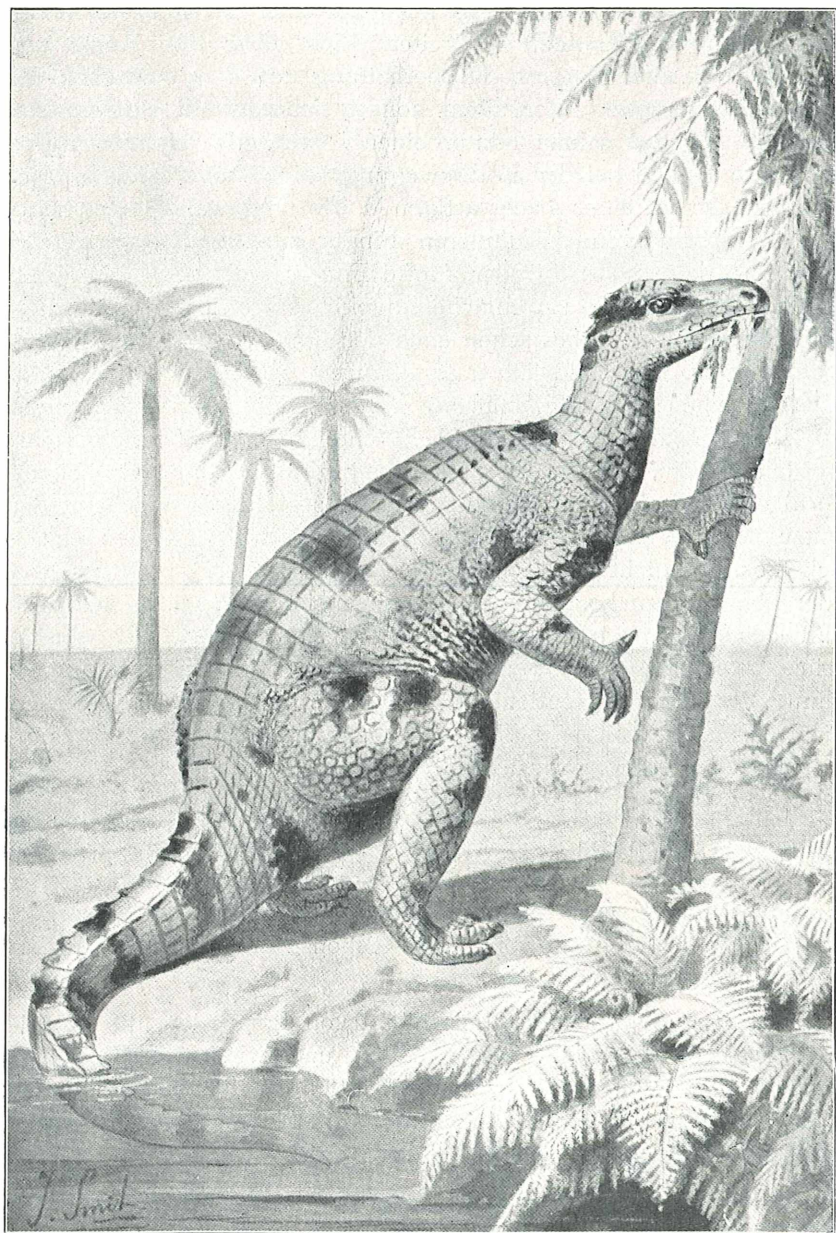


Fig. 116. Lebensbild von Iguanodon. Reconstruction von J. Smit.
(Aus H. N. Hutchinson, 1910.)

sartensis von J. Smit in dem Buche „From nebula to man“ von H. R. Knipe (Fig. 116) eine ganz andere Stellung der Hinterbeine. In der letzteren Rekonstruktion ist auch der Versuch gemacht worden, die Haut von Iguanodon mit verschiedenen Hautpanzerplatten bedeckt darzustellen, und es finden sich hier auch Farbenzeichnungen in Gestalt großer dunkler Flecken am Schwanze, auf dem Rücken und an der Vorderseite der Gliedmaßen wiedergegeben, für die keine wissenschaftliche Grundlage besteht. Eine Annahme in dieser Rekonstruktion, die mit der von Dollo veröffentlichten Skelettreakonstruktion geradezu in Widerspruch steht, betrifft die Stärke der Schwanzwurzel, die hier viel zu schwach angenommen erscheint.

Wenn Paul Matschie in einer allerdings nicht für wissenschaftliche Kreise bestimmten Zeitschrift „Mode und Haus“ in

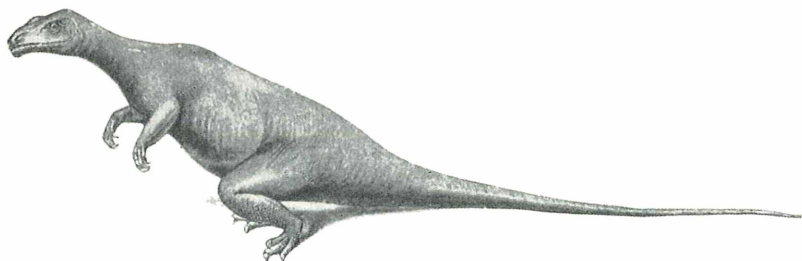


Fig. Rekonstruktion des Lebensbildes von Iguanodon bernissartensis Blgr.
(Nach O. Jaekel, 1910.)

einem Aufsätze, der den Titel führt „Wahngebilde der Urweltkunde“ (Berlin, 18. August 1910), gegen die bipede Stellung von Iguanodon polemisiert, so entspricht dies wohl der zu dieser Zeit modern gewesenen Polemik gegen die auf eingehenden Untersuchungen beruhenden Vorstellungen von der bipeden Gangart zahlreicher fossiler Reptilien aus den Ordnungen der Dinosaurier, ist aber nicht durch wissenschaftliche Gründe gestützt. In diesem Aufsätze sind zwar verschiedene persönliche Ansichten über die Unrichtigkeit der Rekonstruktion der Iguanodonten des Brüsseler Museums vorgebracht, aber sie sind niemals in einer wissenschaftlichen Zeitschrift näher begründet und verteidigt worden. Die beigegebene Abbildung (Fig. 118), die die Unterschrift führt „Gestalt des Iguanodon, einer großen Sumpfeidechse der Vorzeit, nach den früheren Annahmen“, beweist schon zur Genüge, daß der Autor nicht einmal mit der systematischen Stellung vertraut war, da er

sonst kaum von einer „Sumpfeidechse“ hätte sprechen können, mit denen die Iguanodonten ebensowenig wie die übrigen Dinosaurier etwas zu tun haben. Wenn in dieser von Matschie mitgeteilten Abbildung der Hinterfuß die Gestalt einer Bärenpatze aufweist, und wie diese fünfzehig dargestellt erscheint, und wenn die Hand von dem außerordentlich bezeichnenden Stacheldarmen nichts erkennen läßt, so beweist dies die bei der Wiedergabe und Besprechung von Rekonstruktionen so häufig zutage tretende große

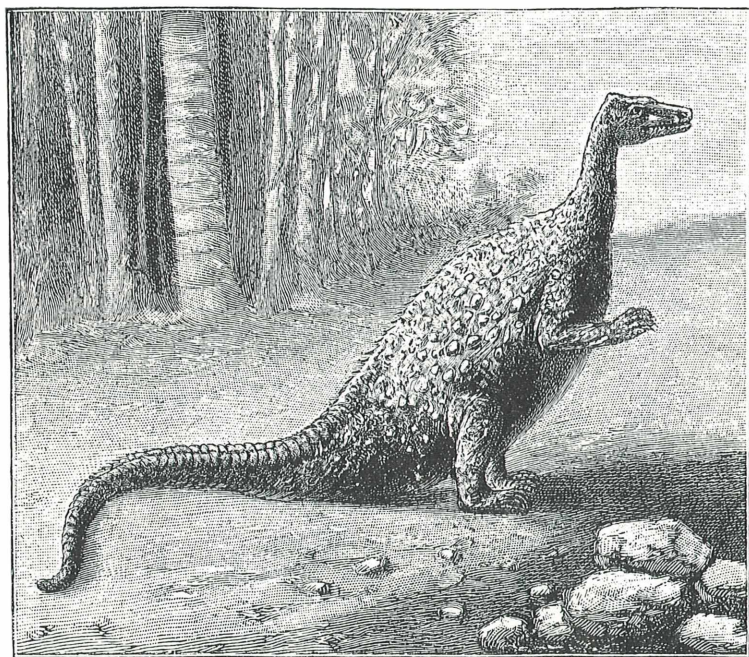


Fig. 118. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Iguanodon bernissartensis* Blgr.
(Nach P. Matschie, 1910.)

Leichtfertigkeit, die in hohem Grade geeignet ist, die ernste wissenschaftliche Rekonstruktionsarbeit der Fachleute in Kreisen zu diskreditieren, die nicht in der Lage sind, sich selbst ein Urteil über solche Fragen zu bilden.

Im Jahre 1914 erschien im „Guide illustré des Musées de Bruxelles“ eine von L. Dollo entworfene Rekonstruktion von *Iguanodon* in Gestalt einer Umrißzeichnung (Fig. 119). Gerhard Heilmann unternahm (in „Fuglenes Afstamning“, 1916) den

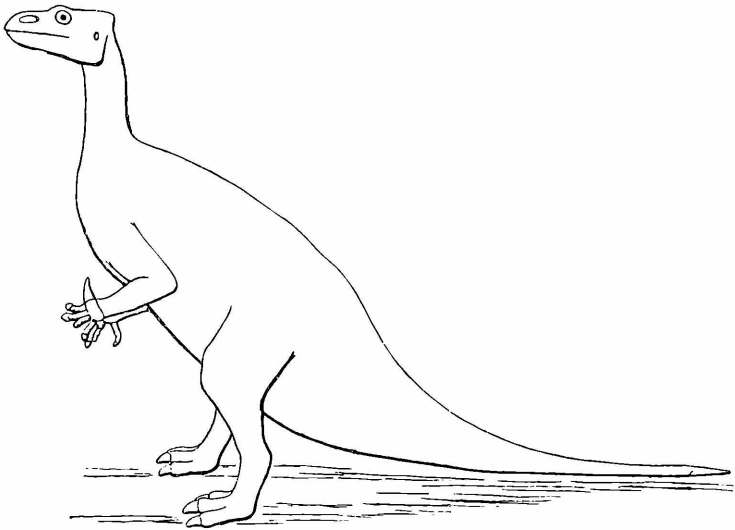


Fig. 119. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Iguanodon bernissartensis* Blgr.
(Nach L. Dollo, 1914.)

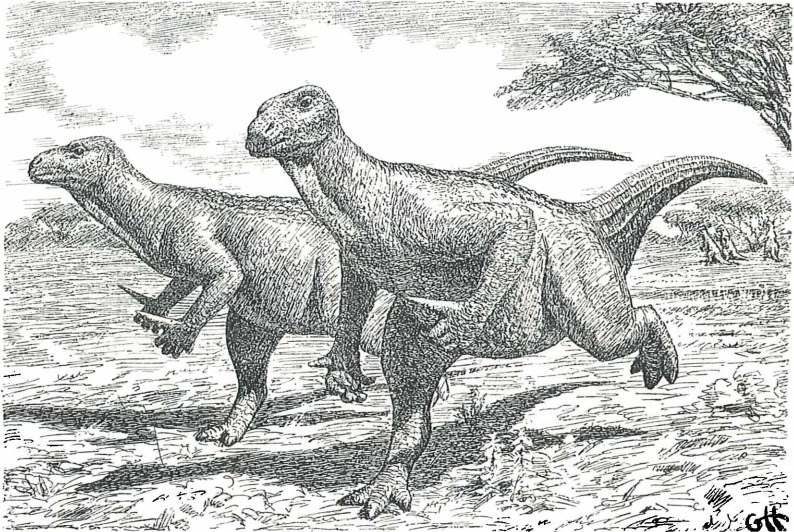


Fig. 120. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Iguanodon bernissartensis* Blgr.:
Tiere in schnellem Lauf dargestellt. (Nach G. Heilmann, 1916.)

interessanten Versuch, Iguanodon in Laufstellung zu rekonstruieren (Fig. 120).

Im allgemeinen scheint es mir, als wenn in den Lebensbildern von Iguanodon der Körper viel zu massiv und zu plump angenommen wäre. Überhaupt sind die meisten Rekonstruktionen von Dinosauriern und Ornithischiern dadurch gekennzeichnet, daß der Körper zu prall und zu aufgetrieben erscheint. Wir müssen uns, um uns ein möglichst lebenswahres Bild dieser Reptilien zu entwerfen, das Bild eines gerupften Vogels vor Augen halten.

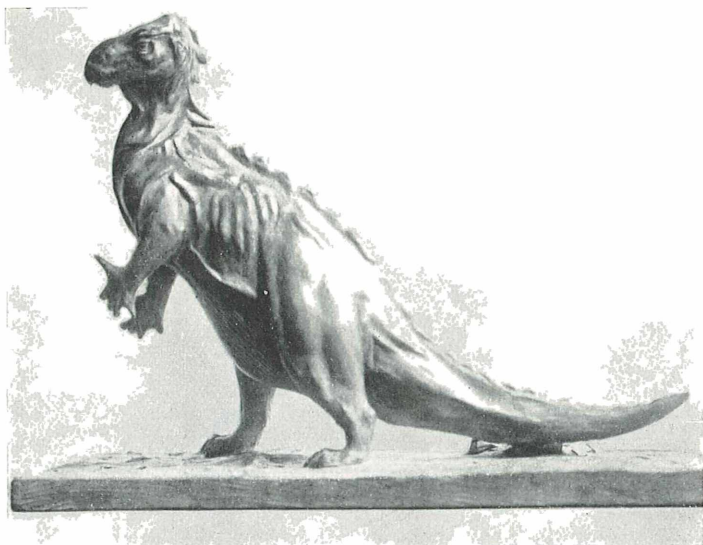


Fig. 121. Rekonstruktion des Lebensbildes (Modell) von *Iguanodon bernissartensis* Blgr. ausgeführt vom akad. Maler Fr. Roubal unter der Leitung von O. Abel im Paläobiologischen Institut der Universität Wien, 1924. (Original.)

Das gilt, wie mir scheint, besonders für die Rekonstruktion des Umrisses der Gliedmaßen. Der Vogel zeigt im Schienbeinabschnitt der hinteren Gliedmaßen eine auffallende Schlankheit, und da wir aus der morphologischen und physiologischen Analyse des Gliedmaßenskelettes der Ornithischier und ebenso der bipeden Saurischier zu der Erkenntnis gelangt sind, daß die Lokomotion dieser Tiere eine große Ähnlichkeit mit jener der Vögel gehabt haben muß, so werden wir auch kaum fehlgehen, wenn wir für die Rekonstruktion der Muskulatur der Gliedmaßen für Iguanodon, wie der anderen bipeden Ornithischier und der bipeden Saurischier

eine analoge Ausbildung wie bei den Vögeln annehmen. Die Gliedmaßen werden durch die Annahme einer analogen Muskelausbildung wie bei den Vögeln viel schlanker und verlieren die in den bisherigen Rekonstruktionen als fremdartig erscheinende Plumpheit. Wahrscheinlich wird der Hals gegen den Schädel nicht scharf abgesetzt gewesen sein, sondern eine Hautfalte getragen haben, wie dies schon G. Heilmann (Fig. 120) zum Ausdruck zu bringen versucht hat. Beim Schreiten lag wohl der Schwerpunkt des Körpers vor der Beckenlinie und noch weiter vorn beim laufenden Tier, aber beim stehenden Tier muß der Schwerpunkt durch die Beckenlinie gegangen sein, da es ausgeschlossen ist, daß Iguanodon im Ruhezustand sich etwa auf seine Arme stützte. In der Standstellung muß daher Iguanodon derart rekonstruiert werden, daß der Rumpf steiler steht, und dies ist damit in Zusammenhang zu bringen, daß nach den Untersuchungen Dollos der Schwanz beim Schreiten und Laufen in freier Balance getragen, und nur im Ruhezustand auf den Boden gesetzt wurde (Fig. 32).

Über die Frage, ob Iguanodon eine teilweise mit Hornschildern oder Stacheln bedeckte Haut besaß oder ob dieselbe gänzlich von solchen Epidermalgebilden frei gewesen ist, läßt sich auch heute noch kein sicher begründetes Urteil abgeben¹⁾.

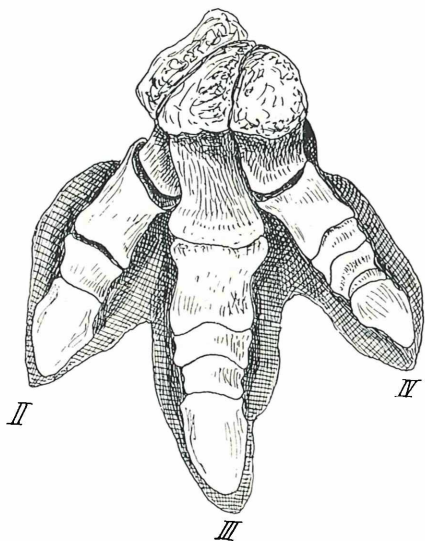


Fig. 122. Fährte von Iguanodon, aus dem Wealden von Hannover, mit hineingestelltem Skelett des linken Hinterfußes eines Exemplares von Iguanodon Mantelli, aus dem Wealden von Bernissart in Belgien. II—IV zweite bis vierte Zehe. (Nach L. Dollo, 1883.)

1) Ich habe in der im Paläobiologischen Institute der Universität Wien unter meiner Leitung vom akademischen Maler Franz Roubal im Frühjahr 1924 ausgeführten plastischen Rekonstruktion des Iguanodon bernissartensis die von Dr. W. Marinelli rekonstruierte Stachelskulptur des Halses als eine durchaus mögliche Annahme zur Ausführung bringen lassen (Fig. 121).

Die Iguanodonten haben in verschiedenen Schichten der Wealden-formation Englands und Hannovers zahlreiche Fährten (Fig. 122) hinterlassen, die uns einen Aufschluß über die Gangart dieser Reptilien verschaffen und gleichzeitig dartun, daß der lange, kräftige Schwanz nicht auf dem Boden schleifte, wenn das Tier schritt oder lief. Verschiedene Spuren, die wohl zweifellos, wie der Gesamtcharakter der Fährten dartut, von Iguanodon eingedrückt worden sind, beweisen durch die besonders tiefen Eindrücke der Krallen des Hinterfußes und das Fehlen der Abdrücke des Sohlenballens, daß sich die Tiere zuweilen in raschem Laufe fortbewegten, während

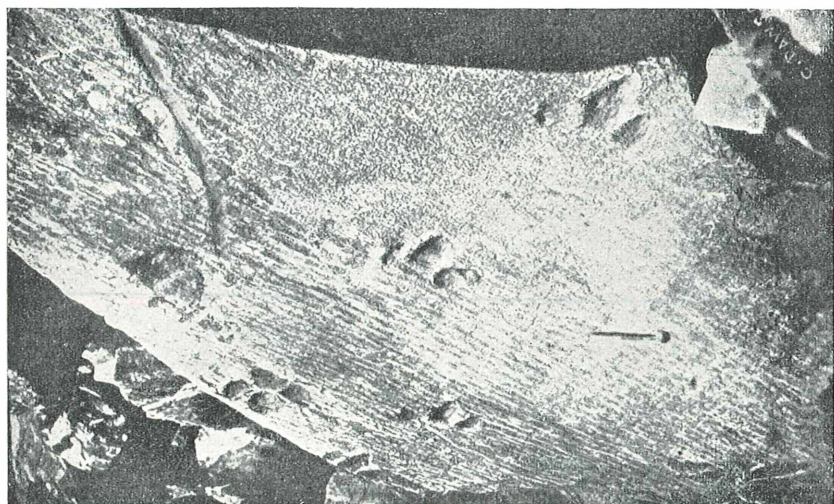


Fig. 123. Iguanodonfährten aus dem Wealden von Hastings, England. Nach einer Photographie von C. Dawson. (Nach M. Ballerstedt.)

beim ruhigen Schreiten auf dem weichen Schlamm Boden am Ufer seichter Gewässer die ganze Fußsohle gleichmäßig eingedrückt wurde. In beiden Fällen sind niemals Abdrücke beobachtet worden, die als Abdrücke des Schwanzes gedeutet werden könnten; die Vermutung, daß der Schwanz beim Gehen und Laufen frei balancierte, erscheint somit durch das Fehlen der Schleifspuren, die der kräftige Schwanz hätte hinterlassen müssen, bestätigt. Außerdem sind aber noch Spuren beobachtet worden, die Dollo auf Grund einer Fährtenplatte aus dem Wealden von Hastings (nach einer Photographie von C. Dawson) als Sitzspuren gedeutet hat (Fig. 123); in Verbindung mit diesen Fährtentypen tritt eine langgestreckte

Furche auf der Steinplatte auf, die Dollo als den Abdruck des Schwanzes, M. Ballerstedt dagegen als den Abdruck eines Astes gedeutet haben. Die Frage bedarf noch der Aufklärung durch weitere Funde derartiger Furchen in Verbindung mit den von Dollo als Sitzfährten von Iguanodonten angesehenen Fährten. Jedenfalls war G. Heilmann voll berechtigt, zwei Iguanodonten im Zustande raschen Laufes, mit hoch erhobenem Schwanze, zu rekonstruieren, da hierfür alle wissenschaftlichen Grundlagen gegeben erscheinen.

Hypsilophodon.

Im Wealden der Insel Wight, also in gleich alten Schichten wie jene, welche die berühmten Skelette der Iguanodonten von Bernissart in Belgien geliefert haben, wurden verschiedene Skelettreste eines verhältnismäßig kleinen Ornithischiers entdeckt, welche

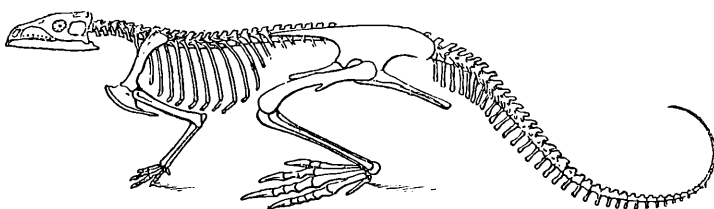


Fig. 124. Skelettreakonstruktion von *Hypsilophodon Foxi* Huxley. — Wealden, Insel Wight. Rekonstruktion von J. W. Hulke.

zuerst von Th. H. Huxley und später von J. W. Hulke beschrieben wurden. Sie erhielten den Namen *Hypsilophodon Foxi*. Später kamen die Reste eines fast vollständigen Skelettes derselben Art an der Südküste der Insel bei Cowleaze Chine unweit von Barns High Cliff (in der Nähe von Brixton) zum Vorschein; Hulke beschrieb dieselben im Jahre 1883 ¹⁾.

Die erste Rekonstruktion dieses merkwürdigen Reptils entwarf Hulke (Fig. 124). Er stellte es als vierfüßige Type dar, obwohl

1) J. Hulke: An attempt at a complete osteology of *Hypsilophodon Foxi*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. 173, 1883, p. 1035.

die hinteren Gliedmaßen an Stärke und Länge die vorderen bedeutend übertreffen, was schon aus der Abbildung Hülkes deutlich zu ersehen ist, die das Verhältnis der Vorder- und Hinterbeine richtig zum Ausdruck bringt. Den Fuß rekonstruierte Hulke in plantigrader Stellung und mit nach vorn gerichteten, etwas gespreizten Zehen, die kleine Hand ruhte dem Boden nach dieser Auffassung nur mit den Phalangen auf, während die Mittelhandknochen schräg in die Höhe standen.

Im Jahre 1896 veröffentlichte O. C. Marsh¹⁾ eine neue Rekonstruktion von *Hypsilophodon Foxi*, in der er eine andere Auf-

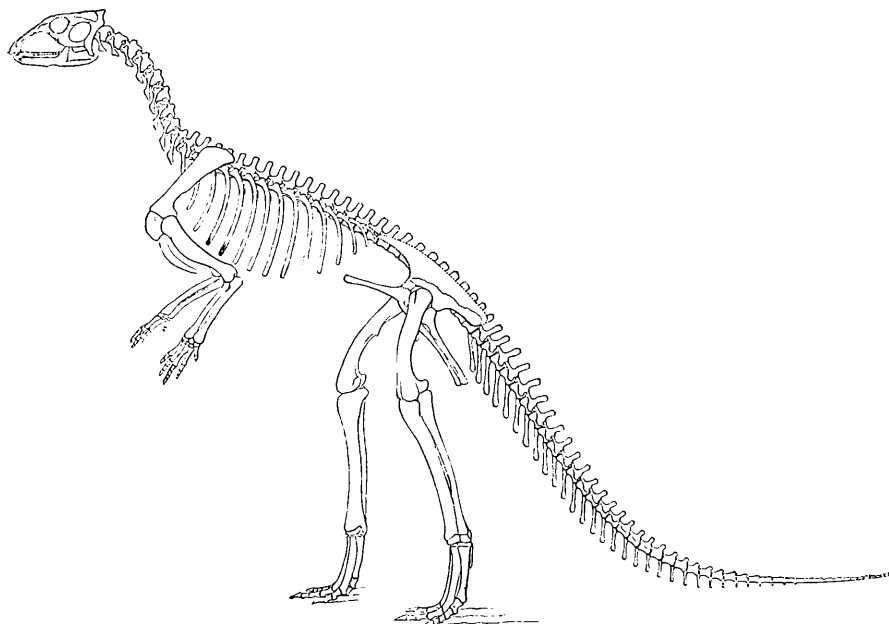


Fig. 125. Rekonstruktion des Skelettes von *Hypsilophodon Foxi* Huxley
(Nach O. Ch. Marsh, 1895.)

fassung von der Gangart und Körperhaltung dieses Tieres zum Ausdruck brachte (Fig. 125). Er untersuchte die Reste von *Hypsilophodon*, die im Britischen Museum in London aufbewahrt werden, neuerlich, und kam zu dem Ergebnis, daß das Tier unmöglich quadruped, sondern nur biped gewesen sein könne. Er nahm jedoch eine derart steile Haltung der hinteren Gliedmaßen

1) O. C. Marsh: The Dinosaurs of North America. XVI. Annual Report of the U. S. Geological Survey, Washington 1896, p. 230, Pl. 84.

an, daß die Stellung des Tieres einen durchaus unnatürlichen Eindruck erweckt. Unterschenkel und Mittelfuß liegen nach der Auffassung von Marsh fast in einer und derselben Linie, was besonders in der Darstellung des rechten Hinterbeins in Erscheinung tritt, während der Oberschenkel gegen den Unterschenkel nur ganz unbedeutend abgelenkt erscheint.

H. N. Hutchinson¹⁾ hat eine von Smit gezeichnete Rekonstruktion veröffentlicht, in der er sowohl die Ansicht Hülkes als auch die von Marsh zum Ausdruck zu bringen versuchte, indem er zwei Individuen zur Darstellung brachte, das eine Indi-

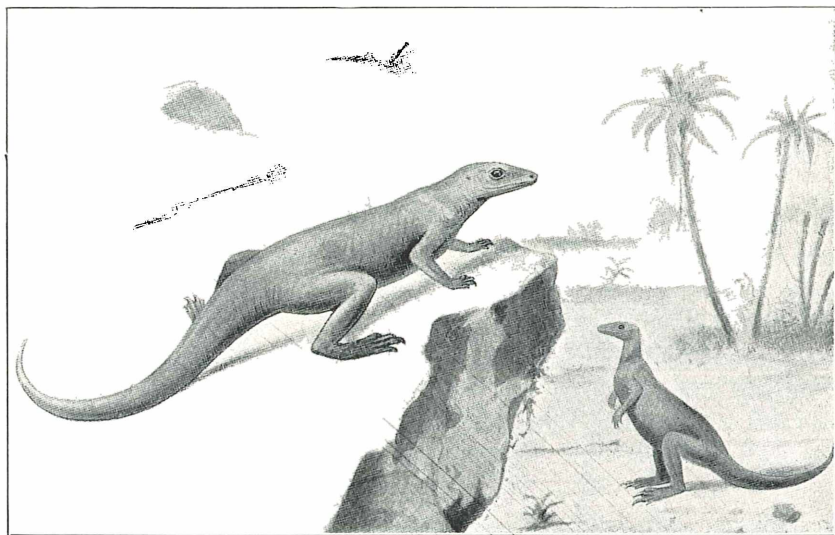


Fig. 126. Lebensbild von *Hypsilophodon Foxi* Huxley. In der Luft drei große Flugsaurier, wahrscheinlich *Ornithocheirus* darstellend. Vgl. Fig. 124 und 125.
(Nach J. Smit.)

viduum in quadrupeder Stellung, eine schräge Felsplatte hinaufkriechend, und ein zweites Individuum am Fuße des Felsens in sitzender Stellung (Fig. 126).

Später hat Franz von Nopcsa²⁾ eine neuerliche Untersuchung der Reste durchgeführt und gezeigt, daß *Hypsilophodon* einen zwar dünnen, aber doch wohlentwickelten Hautpanzer be-

1) H. N. Hutchinson: *Extinct monsters and creatures of other days*. London 1910, 2^d edition, p. 171, Pl. 25.

2) Franz Baron Nopcsa: *Notes on British Dinosaurs. Part I: Hypsilophodon*. *Geological Magazine*, London 1905, p. 203.

sessen haben muß, wie aus dem Vorhandensein von großen, flachen, dünnen und schwach punktierten Knochenplatten hervorgeht.

Im Jahre 1911 untersuchte ich das am vollständigsten erhaltene Skelett von *Hypsilophodon* in London, um die Art der Einkrümmung der Zehen und die Lage der Finger¹⁾ genauer zu studieren.

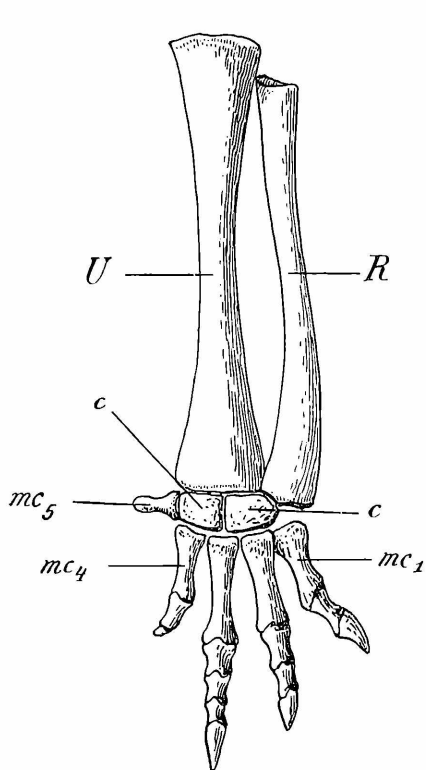


Fig. 127.

Fig. 127. Rechte Hand von *Hypsilophodon Foxi* Huxley, eines baumbewohnenden, kletternden Ornithischiers aus dem Wealden der Insel Wight. $\frac{3}{4}$ der natürl. Größe.

U = Ulna, R = Radius, c, c = Carpalknochen, mc = Metacarpalknochen.
(Nach O. Abel, 1911.)

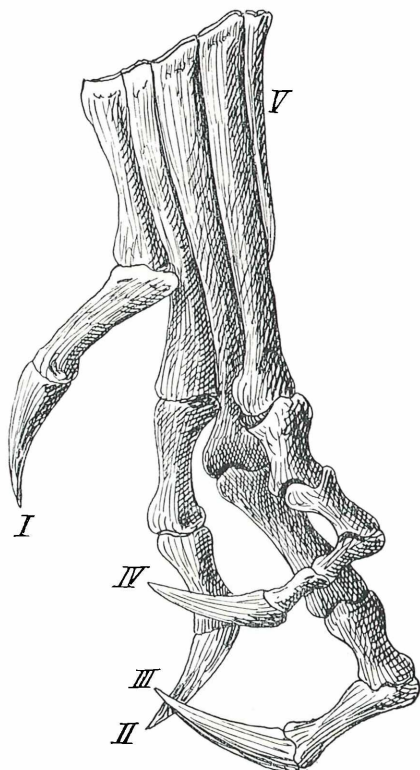


Fig. 128.

Fig. 128. Rechter Hinterfuß von *Hypsilophodon Foxi* Huxley (vgl. Fig. 127). Kombiniert nach mehreren Exemplaren im Britischen Museum zu London. $\frac{3}{4}$ natürl. Größe.
(Nach O. Abel, 1912.)

Es erwies sich, daß die Hand (Fig. 127) für einen tetrapoden Gang durchaus ungeeignet gewesen sein muß, daß aber der Hinterfuß

1) O. Abel: Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre. In: Die Abstammungslehre. Zwölf gemeinverständliche Vorträge. Jena, Gustav Fischer, 1911, S. 216, Fig. 12.

Anpassungen aufweist, welche entschieden gegen eine terrestrische Lebensweise dieses Reptils sprechen. Ich habe (1912) über die Anpassungen des Hinterfußes an die Lebensweise folgendes geschrieben ¹⁾:

„Die Stellung der Zehen bei dem gut erhaltenen und in natürlicher Lage befindlichen Kadaver beweist, daß die Zehen zurückgebogen und dem auf der Hinterseite des Metatarsus stehenden Hallux opponiert werden konnten. Aber nicht nur die noch zu beobachtende Zehenkrümmung, sondern auch die Lage und Stellung der Gelenkflächen der einzelnen Zehenglieder läßt keine andere Deutung zu. Ganz ausgeschlossen ist die Möglichkeit, daß die starke Zehenkrümmung eine Folge krampfhafter Kontraktion der Sehnen nach dem Tode ist.

„Die Opponierbarkeit des Hallux in Verbindung mit der starken Beugefähigkeit der übrigen Zehen (2, 3, 4; die fünfte ist bis auf das Metatarsale reduziert) ist ein klarer Beweis dafür, daß dieser kleine herbivore Orthopode ein Baumbewohner war und seine Füße wie ein Baumvogel zum Umklammern der Zweige benutzte“ (Fig. 128).

Ich habe aus dieser Fähigkeit von Hypsilophodon, auf Bäumen zu klettern, den Schluß gezogen, daß bei diesem Orthopoden die ursprünglich bei den Vorfahren der terrestrischen Dinosaurier vorhandene arborikole Lebensweise noch erhalten geblieben sei und daß die bei den Theropoden (z. B. bei *Antrodemus*) noch nachweisbare ehemalige Opponierbarkeit der Großzehe erst bei der terrestrischen Lebensweise verloren gegangen ist, die auf die arborikole Lebensweise bei den übrigen Saurischiern und Ornithischiern folgte.

Demgegenüber hat Gerhard Heilmann ²⁾ 1916 geltend gemacht, daß der Fuß von Hypsilophodon nicht wie der eines Baumvogels die Aeste zu umklammern vermochte und daß die Großzehe den übrigen Zehen nicht nach Art der Greifzangenfüße der baumbewohnenden Vögel, sondern nur nach Art der Greiffüße der Affen gegenübergestellt werden konnte. Heilmann ist daher zu dem Schlusse gelangt, daß das erste Metatarsale des Hypsilophodon *Foxi* beim bipeden Laufen und Gehen auf der Erde verkürzt worden ist, ganz wie bei den anderen biped gewordenen Dinosauriern, und daß erst später die Vorfahren von Hypsilophodon zum zweiten Male zum Baumleben zurückgekehrt sind, und hierbei die Großzehen wieder benutzen konnten, so daß diese nicht weiter reduziert wurden.

1) O. Abel: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, S. 395, Fig. 283.

2) G. Heilmann: *Fuglenes Afstamning*. Kjöbenhavn 1916, p. 101, Fig. 76—78.

Die von Heilmann geltend gemachten Gründe für die sekundäre Natur der baumbewohnenden, beziehungsweise kletternden Lebensweise scheinen mir jetzt, nach wiederholter Prüfung der verschiedenen Gründe für meine und für Heilmanns Ansicht, für die letztere zu sprechen. Wir werden also in *Hypsilophodon* nicht ein Reptil zu erblicken haben, das die arborikole Lebensweise seiner Vorfahren beibehalten hat, sondern als eine Form, die von der baumbewohnenden Lebensweise nach Durchlaufung einer terrestrischen Zwischenstufe wieder zur ursprünglichen Lebensweise zurück-

gekehrt ist. Es würde somit ein Analogiefall mit dem Baumkänguruh (*Dendrolagus*) vorliegen, dessen allgemeine Körperform und Lebensgewohnheiten uns in der Tat ein gutes Bild von dem Aussehen und der Lebensweise dieses Reptils bieten können. Ich bin daher auch der Meinung, daß die trefflich ausgeführte Rekonstruktion (Fig. 129), die uns Heilmann in seinem außerordentlich wertvollen Buche „Fuglenes Afstamning“ (1916) vorführt, das Tier nicht in seiner normalen Bewegungsart darstellt, wie auch die Skelettreakonstruktion durch Heilmann (Fig. 130) das Tier in einer

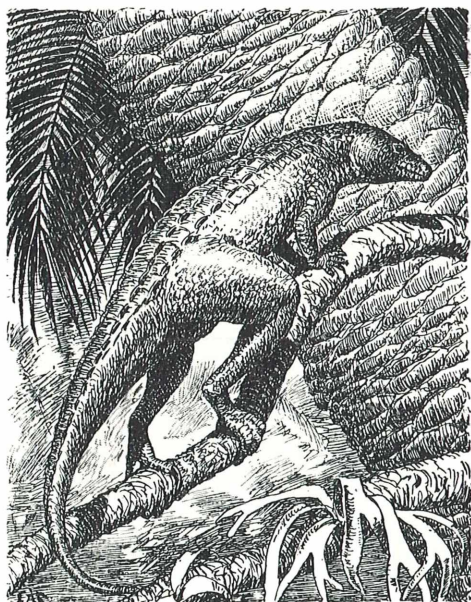


Fig. 129. Lebensbild von *Hypsilophodon Foxi* nach der Auffassung von G. Heilmann (1916).

unnatürlichen Haltung und Bewegung zeigt. Ich habe den Versuch unternommen, *Hypsilophodon Foxi* in einer ähnlichen Stellung zu rekonstruieren (Fig. 131), wie sie uns die vorzüglich gemalte Tafel in Brehms Tierleben¹⁾ zeigt, auf der das Bennettsche Baumkänguruh (*Dendrolagus Bennettianus* de Vis) abgebildet ist. Die Ähnlichkeit zwischen *Dendrolagus* und *Hypsilophodon* in rein

1) Brehms Tierleben, 4. Aufl., Bd. X, 1912 (bearbeitet von L. Heck), Tafel bei S. 225.

ethologischer Hinsicht ist eine überraschende und zwar namentlich deswegen, weil die Vorfahren von *Dendrolagus* ja auch von der ursprünglich arborikolen Lebensweise der Marsupialier zuerst zur terrestrischen, bipeden Bewegungsart übergegangen und erst nach Durchlaufung dieser Zwischenstufe wieder zur arborikolen Lebensweise zurückgekehrt sind.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Klettern von *Dendrolagus* und von *Hypsilophodon* liegt allerdings darin, daß bei *Dendrolagus* der Hinterfuß während der terrestrischen Zwischenstufe eine Spezialisierung erfahren hat, die das Umfassen der Zweige nach Art einer Greifzange unmöglich macht, während dies bei

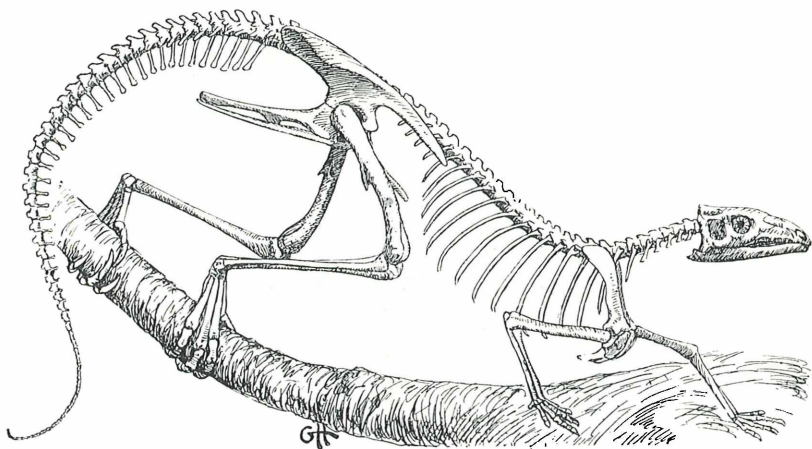


Fig. 130. Skelett von *Hypsilophodon Foxi* Huxley, in Kletterstellung rekonstruiert.
(Nach G. Heilmann, 1916.)

Hypsilophodon noch möglich war, da die Großzehe noch nicht in dem Maße verkümmert war, wie dies bei den Vorfahren von *Dendrolagus* der Fall gewesen ist. Das Baumkänguruh hilft sich beim Klettern dadurch, daß es sich mit den stark ausgebildeten Krallen des Hinterfußes und der Hand anklammert, und die breite, mit dicken Sohlenpostern versehene Fußsohle dem Aste anschmiegt, auf dem es klettert. Beim Gehen auf dem Boden berührt es, wenn es sich springend fortbewegt, mit den Vorderbeinen noch den Boden; wenn es dagegen langsam hüpfet, so setzt es, wie ich 1911 im zoologischen Garten in London beobachten konnte, nur eine Hand auf den Boden und hält die andere erhoben. Da die Arme von *Hypsilophodon* im Verhältnis zu den Hinterbeinen viel kürzer



Fig. 131. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Hypsilophodon* Foxi Huxley, aus dem Wealden der Insel Wight. Die Lebensweise dieses Dinosauriers ist der eines Baumkängurus wahrscheinlich sehr ähnlich gewesen. (Nach O. Abel, 1922.)

sind als dies bei *Dendrolagus* der Fall ist, so werden wir annehmen dürfen, daß sich dieses Reptil viel seltener seiner Hände als Stützen bei der Fortbewegung auf dem Boden bediente, falls es sich auf dem Boden fortbewegt haben sollte, was aber wahrscheinlich nur selten der Fall war, da die starken und spitzen gebogenen Krallen des Hinterfußes eine solche Art der Fortbewegung jedenfalls sehr erschwert haben dürften.

Daß *Hypsilophodon* ein Baumkletterer gewesen sein muß, erhellt übrigens noch aus einem anderen Merkmale des Gliedmaßenbaues. Wie meine Skizze nach dem Londoner Originale zeigt, sind die Vorderarmknochen von *Hypsilophodon*, besonders der Radius, stark gebogen. *Albertina Carlsson*¹⁾ hebt bei der Untersuchung über *Dendrolagus* (1914) hervor, daß sich die beiden Vorderarmknochen von *Dendrolagus* dadurch von denen der terrestrischen *Känguruhs* unterscheiden, daß sie stark gebogen sind.

Wir sind daher in der Lage, uns über die Lebensweise und das Gesamtbild von *Hypsilophodon*²⁾ heute eine viel klarere Vorstellung machen zu können, als dies zu einer Zeit möglich war, in der die sehr charakteristischen Anpassungen der Gliedmaßen dieses Zeitgenossen der *Iguanodonten* und der anderen zahlreichen Reptilien des oberen Jura und der Unterkreide noch nicht eingehender untersucht worden waren.

Stegosaurus.

Im Jahre 1876 entdeckte die Familie des amerikanischen Paläontologen M. P. Felch an der Westseite des Oil Creek am Eingange des Garden Park in Fremont County, etwa 9—10 Meilen nordöstlich von Canyon City in Colorado in einem harten, grauen Sandstein aus dem Komplexen der *Morrisonsschichten* (= *Comoschichten* = *Atlantosaurusschichten*) Reste eines großen fossilen Reptils. Aus Zeitungsberichten auf diesen Fund aufmerksam gemacht, entsandte der Paläozoologe Othniel Charles Marsh im Frühjahr 1877 Samuel Wendell Williston zu weiteren Ausgrabungen an die Fundstelle. Es wurde ein Steinbruch angelegt,

1) A. Carlson: Über *Dendrolagus dorianus*. Zool. Jahrb., Abt. f. Systematik etc., Bd. XXXVI, Jena 1914, S. 547.

2) O. Abel: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, Gustav Fischer, 1922, S. 375—378.

der später den Namen „Marsh-Steinbruch“ oder „Steinbruch Nr. I“ erhielt und der im Laufe der nächsten Jahre eine große Zahl von Resten eines eigentümlichen, großen Sauriers lieferte, dessen erste Funde 1877 den Namen *Stegosaurus armatus* erhalten hatten¹⁾ und später noch durch mehrere andere Arten derselben Gattung ver-

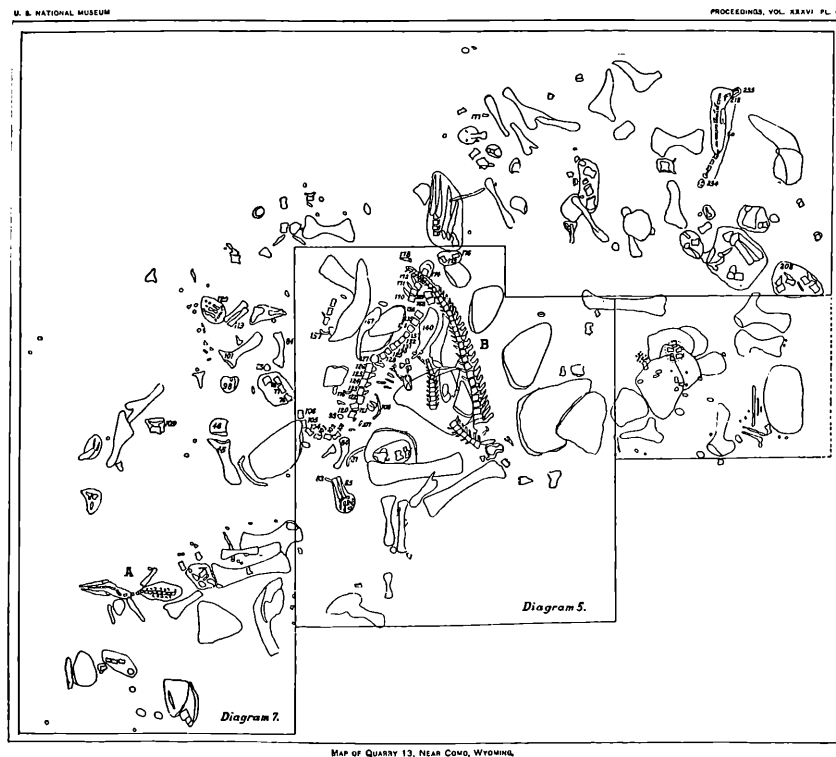


Fig. 132. Fundkarte von Dinosaurierskeletten im „Quarry 13“ bei Como in Wyoming, in den Morrison Beds (Atlantosaurus Beds), ausgegraben von Fred Brown für O. C. Marsh in den Jahren 1884—1886. — B (Diagramm 5, Mitte) zeigt die Anhäufung von Knochen eines *Stegosaurus*; verstreut auf der Sohle der Grube liegen die Knochen von *Camptosaurus* usw. (Nach Ch. W. Gilmore.)

mehrt wurden. Im Herbst 1886 wurden die Grabungsarbeiten eingestellt und erst im Jahre 1900 unter der Leitung von J. B. Hatcher wieder aufgenommen. Die Funde vor dem Jahre 1882 gelangten in das Yale Museum in New Haven, die späteren zum Teil in das U. S. National Museum in Washington und zum Teil in das Carnegie Museum in Pittsburgh.

1) O. C. Marsh: A new order of extinct Reptilia (Stegosauria) from the Jurassic of the Rocky Mountains. *Americ. Journ. of Science and Arts*, Vol. XIV, 1877, p. 513.

Ein zweiter Fundort in den Morrisonschichten Nordamerikas wurde im Jahre 1879 acht Meilen östlich von der damaligen Eisenbahnstation Como der Union Pacific Railroad in Albany County in Wyoming erschlossen und von O. C. Marsh in den folgenden drei Jahren steinbruchsmäßig abgebaut; er erhielt den Namen „Steinbruch Nr. 13“ und ist als solcher in der paläontologischen Literatur zu großer Berühmtheit gelangt. Aus der Zeit, in der Fred Brown an dieser Stelle im Auftrage von O. C. Marsh an dieser fossilreichen Stelle nach Knochen fossiler Reptilien grub (1884—1886), stammt eine genau Lageskizze der Funde, die uns eine wertvolle Übersicht über die Art des Vorkommens und den Erhaltungszustand der Skelettreste in diesen Schichten vermittelt (Fig. 132).

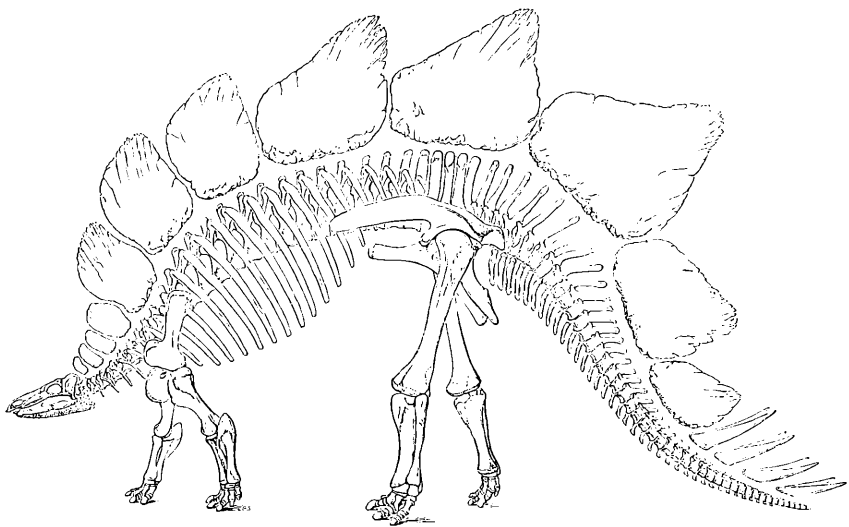


Fig. 133. Rekonstruktion des Skeletts von *Stegosaurus ungulatus* Marsh.
(Nach O. Ch. Marsh, 1891.)

Von der zuerst beschriebenen Art (*Stegosaurus armatus*) lagen nur wenige Reste vor, die für eine Rekonstruktion des Skeletts nicht ausreichten. Erst der bedeutend vollständigere Fund eines Skeletts, das O. C. Marsh aus dem „Quarry Nr. 13“ erhielt und das er im Dezember 1879 unter dem Namen *Stegosaurus ungulatus* beschrieb, gestattete einen genaueren Einblick in den Aufbau des Skelettes, das O. C. Marsh in der Seitenansicht rekonstruierte und im August 1891 veröffentlicht¹⁾. Diese Rekonstruktion (Fig. 133)

1) O. C. Marsh: Restoration of *Stegosaurus*. American Journal of Science, Vol. XLII, August 1891, p. 179, Pl. IX.

ist in die Lehrbuchliteratur übergegangen und die am weitesten verbreitete Rekonstruktion dieses merkwürdigen Reptils aus dem oberen Jura Nordamerikas.

Als Grundlage der Rekonstruktion dienten jedoch nicht allein das Skelett von *Stegosaurus unguatus*, sondern auch andere Reste, namentlich solche des Rückenpanzers und Schädels von *Stegosaurus stenops*, den Marsh im Jahre 1887 zuerst beschrieben hatte ¹⁾.

Diese älteste Rekonstruktion brachte folgende Auffassung von O. C. Marsh zur Darstellung: das Tier war nicht, wie die verwandten Orthopoden, biped, sondern quadruped, und zwar waren die Arme bedeutend kürzer und schwächer als die sehr kräftig entwickelten Hinterbeine. Die Zehen waren mit starken Hufen umkleidet; die Hand war fünffingerig, der Fuß dreizehig, da die erste Zehe rudimentär und die fünfte vollständig verloren gegangen war.

Die großen Panzerplatten der Rückenregion von *Stegosaurus* waren nach der Ansicht von O. C. Marsh in einer medianen Reihe angeordnet. Hinter dem Schädel stand eine kleine Platte, der noch drei weitere kleine folgten, an die sich nach der Anschauung von Marsh eine bedeutend größere anschloß; dann folgten noch sieben Knochenplatten, von denen die größte nach den Untersuchungen von Marsh hinter dem Sacrum, also am Vorderende des Schwanzes stand. Im Gegensatz zu der medianen Anordnung der Platten auf dem Rücken standen jedoch am Schwanzende, das dem Boden aufruhte, vier Stachelpaare, deren Spitzen in der Rekonstruktion steil nach oben gerichtet erscheinen.

O. C. Marsh hatte sich auf die Rekonstruktion des Skeletts beschränkt. Die erste Vollrekonstruktion, also ein Lebensbild von *Stegosaurus*, entwarf Reverend H. N. Hutchinson ²⁾ schon im Jahre 1893; die Ausführung der Zeichnung besorgte J. Smit (Fig. 134).

In dieser Rekonstruktion, die nicht auf selbständigen Untersuchungen am Originalmaterial, sondern nur auf einer Benutzung der von O. C. Marsh veröffentlichten Zeichnung des Skelettes beruht, hielt sich der Zeichner wohl in einigen Punkten an die Marshsche Vorlage, wich aber in anderen ziemlich weit von ihr ab. Der

1) O. C. Marsh: Principal characters of American Jurassic Dinosaurs. Part IX: The skull and dermal armor of *Stegosaurus*. *Americ. Journ. of Science*, Vol. XXXIV, November 1887, p. 413. (Der Schwanz und die Schwanzstacheln dieser Art beschrieb Marsh zuerst unter dem Namen *Diracodon laticeps*.)

2) H. N. Hutchinson: *Extinct monsters*. 2^d edition, 1893, Pl. X.

älteren Rekonstruktion von O. C. Marsh entsprechen in der von H. N. Hutchinson veröffentlichten Rekonstruktion die Zahl der medianen Panzerplatten und der Stachelpaare des Schwanzendes, die allgemeine Körperform, das Größenverhältnis von Kopf und Rumpf und die quadrupede Gangart des Tieres. Eine wesentliche Abweichung liegt jedoch in der Stellung der Gliedmaßen. O. C. Marsh hatte für Arme und Beine eine sehr steile, elefantenähnliche Gliedmaßenstellung angenommen und auch die Metapodien in ähnlicher Weise als über die Bodenfläche erhoben gezeichnet, wie dies für die Metapodien der Rüsseltiere bezeichnend ist. H. N. Hut-

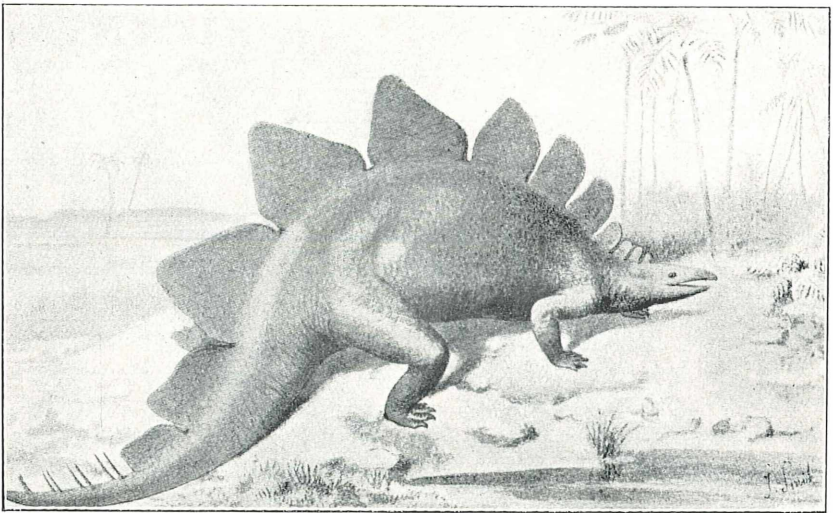


Fig. 134. Lebensbild von *Stegosaurus unguatus* Marsh. Von J. Smit, 1893.
(Nach H. N. Hutchinson.)

chinson nimmt dagegen in seiner Rekonstruktion eine im Kniegelenk und Ellbogengelenk stark eingeknickte Stellung der oberen und unteren Gliedmaßenabschnitte zueinander an und weicht weiter darin von der ersten Rekonstruktion ab, daß er Hand und Fuß ausgesprochen plantigrad darstellt. Daß in der Hand sechs Finger gezeichnet sind, ist wohl als ein Versehen anzusprechen; im Hinterfuß erscheinen jedoch nicht drei Zehen, wie dies nach der ausdrücklichen Angabe von Marsh wie auch aus seiner Rekonstruktion anzunehmen gewesen wäre, sondern vier, indem die erste Zehe hier als funktionelle und gut entwickelte Zehe dargestellt erscheint.

Eine weitere, sowohl mit der Rekonstruktion als auch der Beschreibung von O. C. Marsh in Widerspruch stehende Annahme betrifft die gegenseitige Entfernung wie auch die Gestalt der vier Schwanzstachelpaare, die in der Hutchinsonschen Rekonstruktion viel zu schlank und zu weit voneinander entfernt sind. Die Oberfläche des Körpers ist schuppenlos und stachellos dargestellt.

Im Jahre 1899 veröffentlichte Frank Bond eine wenig bekannte Rekonstruktion von *Stegosaurus* (Fig. 135), die in sehr

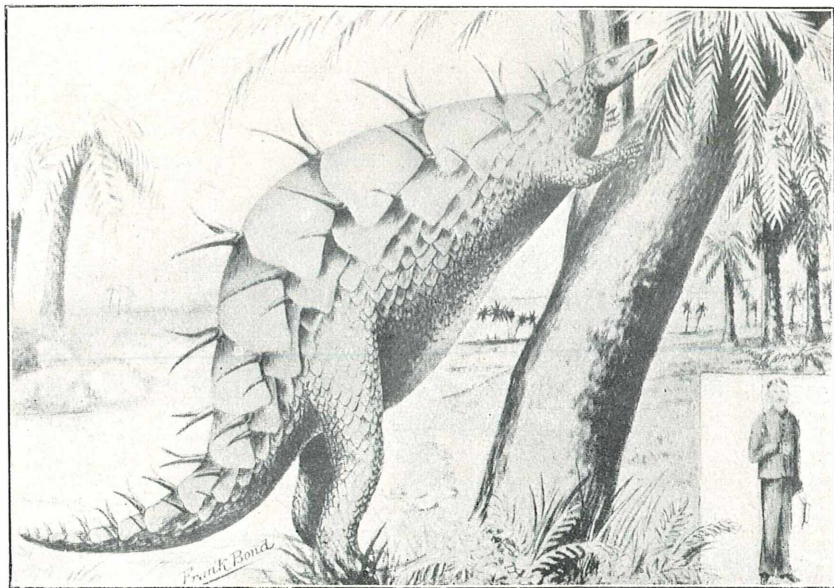


Fig. 135. Lebensbild von *Stegosaurus*, entworfen von Frank Bond 1899 nach den Angaben von W. C. Knight. Die großen Knochenplatten erscheinen nach dieser Auffassung in dachziegelförmiger Deckung. (Vgl. darüber Ch. Wh. Gilmore, 1914, S. 123.)

wesentlichen Punkten den früheren, aus der Untersuchung der vorliegenden Reste gewonnenen Anschauungen über das Aussehen des Tieres widersprach. Der Rumpf erscheint trommelförmig aufgetrieben, das Verhältnis der Länge von Armen und Beinen ist willkürlich verändert, die Entfernung zwischen Armen und Beinen größer als in der ersten Skelettreakonstruktion von O. C. Marsh angenommen und der Schwanz bedeutend verkürzt. Liegen schon für diese Veränderungen keine wissenschaftlichen Gründe vor, so erscheint besonders die Darstellung des Stachelkleides und des

Belages mit Panzerplatten durchaus phantastisch und den Beobachtungen an dem damals vorliegenden Skelettmateriale durchaus widersprechend. Die von Marsh in steiler Stellung dem Rücken aufgesetzten Knochenplatten erscheinen in der Bondschen Rekonstruktion als sich dachziegelförmig deckende Belagplatten, die nach unten in immer kleiner werdende Schuppen übergehen, so daß nicht nur der Rumpf, sondern auch die Gliedmaßen mit Schuppen wie der Körper eines Schuppentieres bedeckt erscheinen. Zwischen den großen Platten der Rückengegend entspringen nach der Rekonstruktion von Frank Bond, die unter der Anleitung von W. C. Knight, Professor an der Universität Wyoming, ausgeführt wurde, zahlreiche spitze Stacheln. Das Tier wird in fressender Stellung, an einen Palmenbaum gelehnt, dargestellt. Die ganze Auffassung von dem Lebensbilde des Tieres, die in dieser Rekonstruktion zum Ausdruck kommt, trägt einen durchaus dilettantenhaften Charakter, der noch durch die zeichnerisch ungelenke Technik der Wiedergabe dieser Vorstellung verstärkt wird.

Im Jahre 1901 veröffentlichte Frederic A. Lucas¹⁾ eine von Charles R. Knight ausgeführte Rekonstruktion von Stegosaurus (Fig. 136). In der allgemeinen Stellung und Körperform schließt sich diese Rekonstruktion wieder an die erste von O. C. Marsh an, unterscheidet sich aber von dieser in einigen wesentlichen Merkmalen. So erscheint der Schwanz viel länger als in der Marshschen Rekonstruktion und die Panzerplatten, obwohl sie hier wieder in vertikaler Stellung dem Rücken aufgesetzt sind, bleiben an Größe weit hinter den von Marsh dargestellten Größenverhältnissen zurück. Ferner ist auch ihre Zahl vergrößert. Es stehen hier nicht nur in der Längsrichtung einige Platten mehr in einer Reihe, sondern die Platten sind auch nicht mehr in einer medianen Reihe angenommen, sondern werden in einer Doppelreihe dargestellt, so daß sich die doppelte Reihe der großen Rückenplatten in die Doppelreihe der vier Stachelpaare des Schwanzendes fortsetzt. Die Oberfläche des Körpers ist nicht glatt, wie in der von Hutchinson veröffentlichten Rekonstruktion dargestellt, sondern rauh und mit buckelartigen Hautpanzergebilden bedeckt. In der Haltung und Stellung der Gliedmaßen schließt sich dagegen diese Rekonstruktion der Marshschen eng an. Noch im selben Jahre erschien unter der Leitung von F. A. Lucas eine zweite,

1) F. A. Lucas: Animals of the past. 1901, Fig. 24. — Ders.: The Dinosaurs or terrible Lizards. Smithsonian Report, 1901, p. 646, Pl. IV.

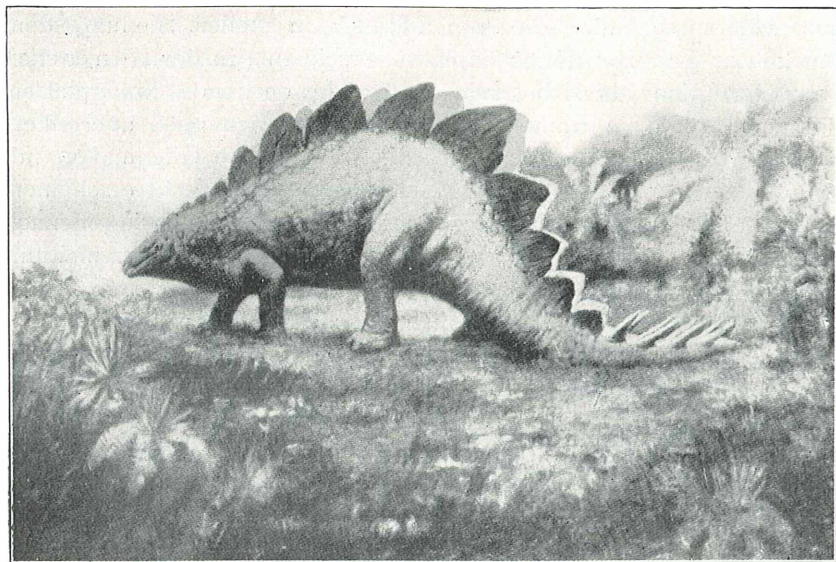


Fig. 136. Lebensbild von *Stegosaurus ungulatus* Marsh, entworfen von Ch. R. Knight, 1901. (Nach Fr. A. Lucas, 1901.)

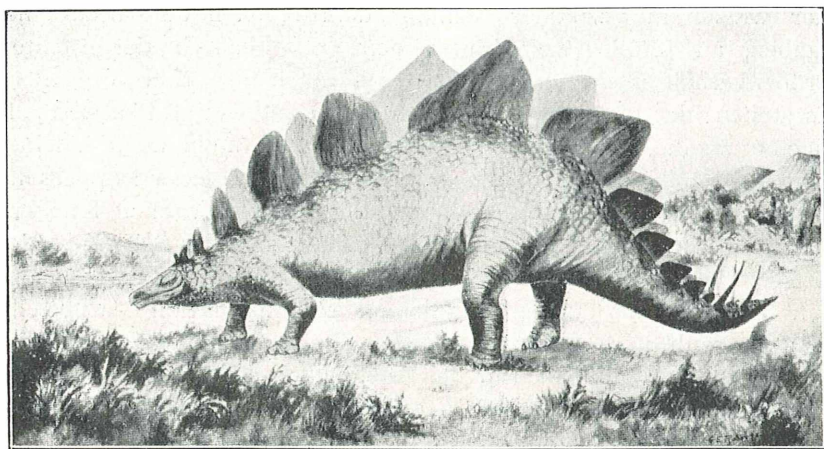


Fig. 137. Lebensbild von *Stegosaurus ungulatus* Marsh, entworfen von G. E. Roberts, 1901, unter der Leitung von F. A. Lucas. (Nach R. I. Geare.)

von G. E. Roberts¹⁾ ausgeführte Rekonstruktion (Fig. 137). Hier ist zum ersten Male die Ansicht vertreten, daß die Panzerplatten des Rückens nicht nur in Doppelreihen standen, sondern daß die Platten alternierten; weiter ist die Auffassung wiedergegeben, daß die großen Rückenplatten durch größere Zwischenräume voneinander getrennt waren als in der ersten Skelettreakonstruktion von O. C. Marsh, daß hinter dem Schädel nur zwei kleine Platten jederseits standen und nicht vier, wie Marsh angenommen hatte, und ebenso erscheint auch die Zahl der Schwanzstachelpaare von vier auf zwei reduziert. Endlich ist der Schwanz nicht auf dem

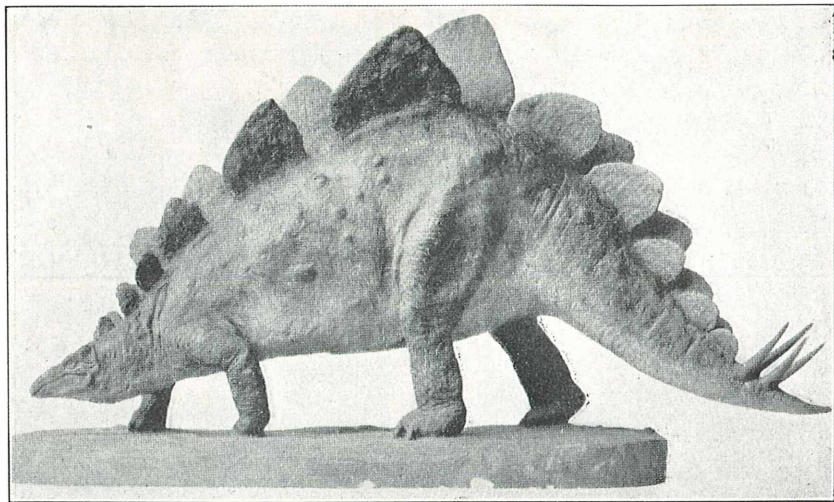


Fig. 138. Modell von *Stegosaurus stenops* Marsh, ausgeführt von Ch. R. Knight, 1903, für das U. S. National Museum zu Washington. Nach diesem Modell wurde für die Weltausstellung in St. Louis (1904) eine lebensgroße Plastik ausgeführt (gegenwärtig im U. S. Nat. Mus.) (Nach Ch. W. Gilmore.)

Boden liegend, sondern in freier Balance getragen, dargestellt. Die Haltung und Stellung der Gliedmaßen ist auffallend verzerrt und unnatürlich; die Körperoberfläche erscheint rau und mit kleinen Buckeln besetzt.

F. A. Lucas veranlaßte weiter die Ausführung einer plastischen Rekonstruktion des *Stegosaurus* durch Charles R. Knight, die im Jahre 1903 vollendet wurde (Fig. 138). Nach diesem kleinen Modell wurde eine lebensgroße Rekonstruktion angefertigt, die auf der Weltausstellung in St. Louis 1904 zu sehen war und die

1) R. I. Geare: Some extinct animals. Outdoor Life, Vol. XXVI, 1910, p. 6.

sich gegenwärtig im United States National Museum in Washington befindet. In den Grundzügen schließt sich diese Rekonstruktion an die Auffassung an, die in der von Roberts unter der Leitung von Lucas 1901 entworfenen Zeichnung zum Ausdruck kommt, wie aus der Zahl und Stellung der Panzerplatten, der Zweizahl der Schwanzstachelpaare usw. hervorgeht, aber die ganz unnatürliche Haltung der Gliedmaßen ist hier verbessert worden. Der Körper zeigt, abweichend von der Robertschen Rekonstruktion, keine über die ganze Haut gleichmäßig verteilten, sondern nur isolierte

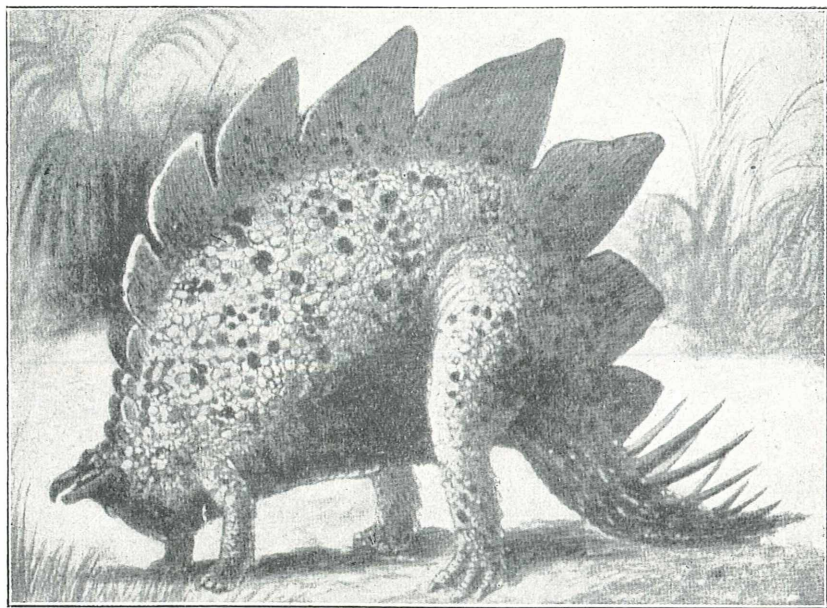


Fig. 139. Lebensbild von *Stegosaurus*, entworfen von E. Ray Lankester, 1905.
(Nach E. Ray Lankester.)

Rauhigkeiten in Gestalt niederer, unregelmäßig verstreuter Hautbuckel.

Im Jahre 1905 veröffentlichte E. Ray Lankester¹⁾ eine neue Rekonstruktion von *Stegosaurus*, die sich von den vorhergehenden durch eine Reihe von Merkmalen unterscheidet (Fig. 139). Der Kopf läuft nach dieser Auffassung in einen raubvogelartigen Schnabel aus, der Körper erscheint auffallend hoch und aufgebläht und seine Oberfläche mit warzenartigen Rauhigkeiten dicht übersät,

1) E. Ray Lankester: *Extinct animals*. 1905, p. 208, Fig. 159.

die nach der Auffassung des Autors eine Farbenzeichnung aufwiesen, die in dunklen Flecken auf hellem Grunde bestanden haben soll. Die Zahl und Gestalt der Rückenplatten ist willkürlich verändert; in der Mittellinie sollen nur mediane Platten gestanden haben, auf dem Halse und auf dem Schwanze dagegen Doppelreihen von Platten oder Stacheln, und zwar nimmt Lankester in der Schwanzregion vier Stachelpaare und einen medianen Endstachel an. Die Rekonstruktion ist in hohem Grade dilettantenhaft und die Abweichungen von den älteren Rekonstruktionen von Marsh und Lucas lassen sich nicht rechtfertigen, da sie nicht auf einem Studium der Originale oder auf einer analytischen Überprüfung der veröffentlichten Skelettreste beruhen, sondern ganz willkürlich sind. Leider hat diese Rekonstruktion durch den Umstand, daß sie von Sir Arthur Conan Doyle in seine „Erzählung „The Lost World“ aufgenommen wurde, weitere Verbreitung gefunden als sie es verdient.

Die von mir im Jahre 1908 entworfene Aquarellskizze von *Stegosaurus ungulatus*, die 1909¹⁾ veröffentlicht wurde (Fig. 140), lehnt sich eng an die alte Rekonstruktion von O. C. Marsh an und unterscheidet sich von dieser nur in unwesentlichen Merkmalen. Ein Unterschied von der Marshschen Rekonstruktion liegt in der etwas reduzierten Größe der Panzerplatten über der Schwanzwurzel, eine Annahme, die sich später als unrichtig herausgestellt hat. Von den übrigen vorher veröffentlichten Lebensbildern von *Stegosaurus* unterscheidet sich meine Rekonstruktion aus dem Jahre 1908 durch die Annahme einer Hautverbindung der einzelnen großen Rückenplatten untereinander sowie durch die Durcharbeitung der Muskulatur, die in den früheren Rekonstruktionen etwas vernachlässigt worden war. Dem Umstande, daß Dollo gezeigt hatte, daß die Stegosaurier sekundär zur quadrupeden Gangart nach Durchlaufung einer bipeden Gangart der Vorfahren zurückgekehrt sein müssen, wie aus dem Bau des Beckens mit voller Klarheit beweisbar ist, suchte ich in der entsprechenden Modellierung der Abdominalregion vor dem Becken Rechnung zu tragen, ebenso wie in der stärkeren Modellierung der Muskulatur des Schultergürtels, die in den früheren Rekonstruktionen als schwächlich angenommen worden war. Die Füße stellte ich elefantenähnlich, mit starken Sohlenpolstern versehen, dar; da uns alle Anhaltspunkte

1) O. Abel: Bau und Geschichte der Erde. Wien und Leipzig 1909, Titelbild (Dreifarbendruck). — Eine Reproduktion findet sich in O. Abel: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, S. 297, Fig. 219.

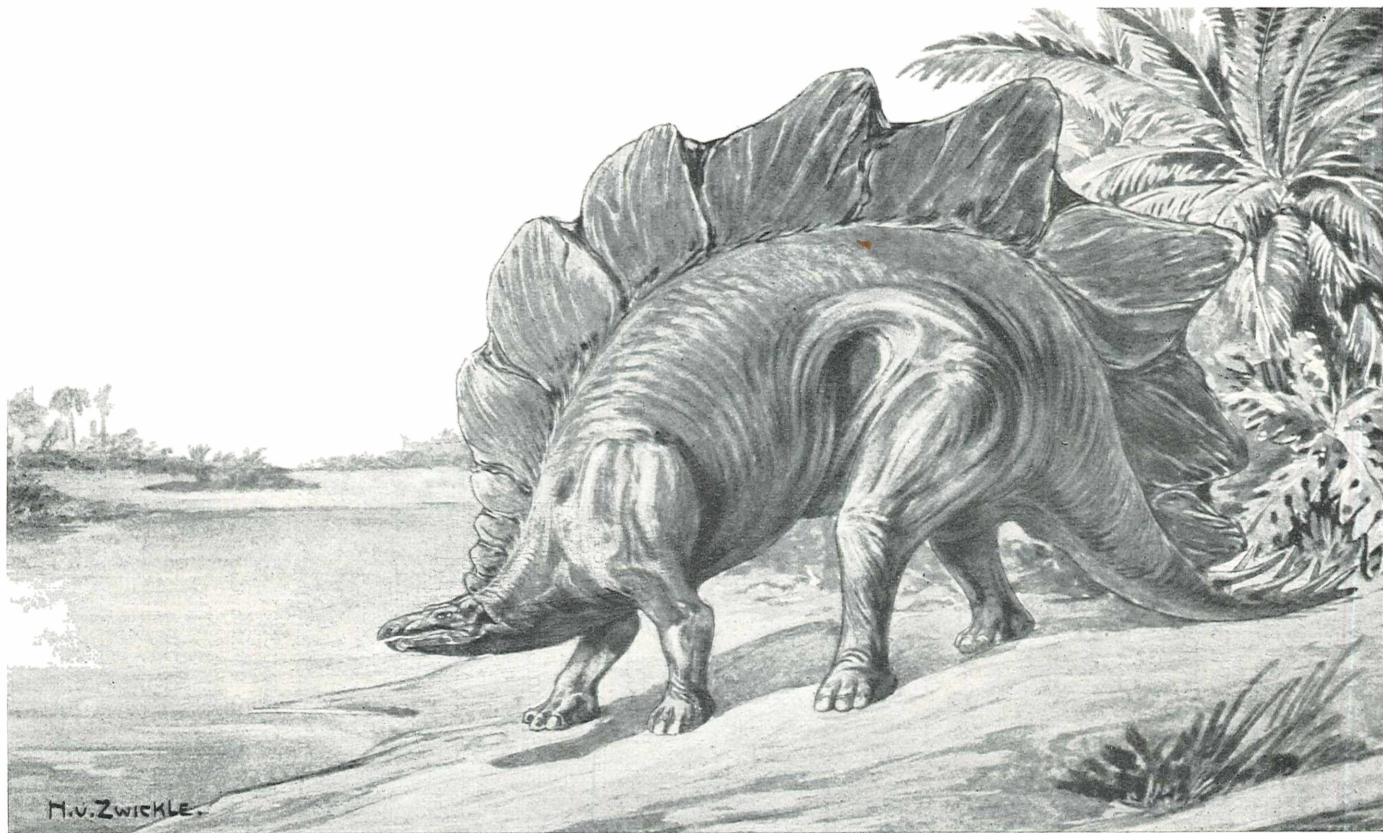


Fig. 140. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Stegosaurus unguatus* Marsh, unter der Leitung von O. Abel ausgeführt von Hubert v. Zwickle (1908). (Nach O. Abel.)

zur Rekonstruktion einer Hautfärbung fehlen, nahm ich die Haut einfarbig an und sah auch von der Annahme regulärer oder irregulärer Hauterhöhungen ab. Die Schwanzstachel nahm ich mit O. C. Marsh als zu vier Paaren stehend an und suchte in der Stellung derselben zum Ausdruck zu bringen, daß sie wahrscheinlich als Verteidigungswaffen beim Angriffe von großen Raubdinosauriern gedient haben dürften, wobei der Schwanz Seitenschläge ausgeteilt haben dürfte. Die von mir entworfene Originalskizze wurde vom akademischen Maler Hubert von Zwickle unter meiner Leitung auf größeren Maßstab umgezeichnet und dann verkleinert.

Die Frage, ob die Rückenplatten in einfacher Reihe oder in Doppelreihen standen, konnte ich bei dem Umstande, daß seit den Originalarbeiten von Marsh keine Beweise für das Vorhandensein einer Doppelreihe von Rückenplatten erbracht worden waren, und ich keine Gelegenheit zu einer selbständigen Untersuchung der Originale hatte, nicht entscheiden.

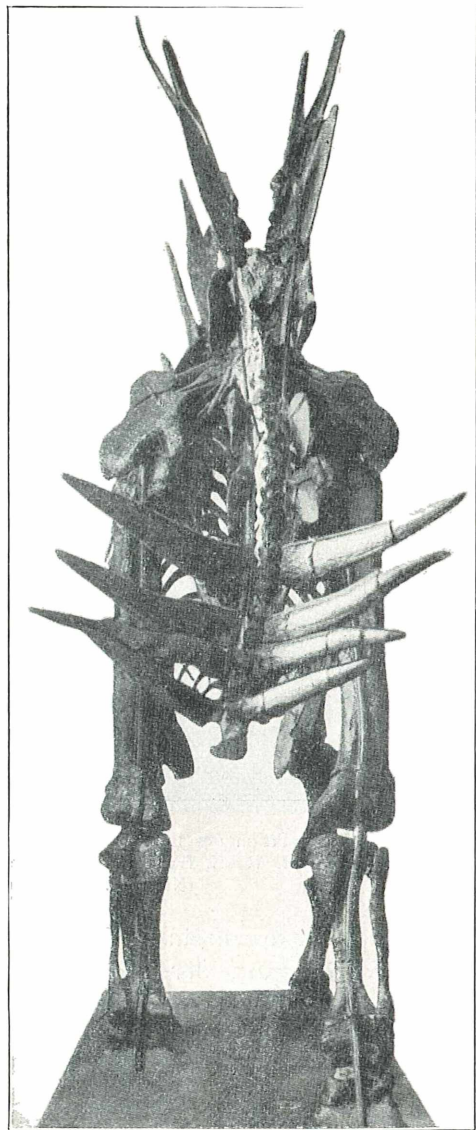


Fig. 141. Rekonstruktion des Skelettes von *Stegosaurus unguatus* Marsh, von hinten gesehen. Aufgestellt im Peabody Museum der Yale University zu New Haven, Conn. (Nach R. S. Lull, 1910.)

Erst im Jahre 1910 veröffentlichte Richard Swann Lull die erste seiner Mitteilungen¹⁾ über das Panzerkleid von *Stegosaurus*, in der er den Nachweis zu erbringen suchte, daß die Panzerplatten des Rückens, wie schon F. A. Lucas angenommen hatte, nicht in einfacher Reihe auf dem Kamme des Rückens standen, sondern in einer aus symmetrisch angeordneten Platten bestehenden Doppelreihe. Gleichzeitig versuchte Lull seine Ansicht zu begründen, daß die Platten viel kleiner waren als dies Marsh in seiner ersten Skelettrekonstruktion zur Darstellung gebracht hatte, daß sie voneinander bis zu ihrer Wurzel getrennt

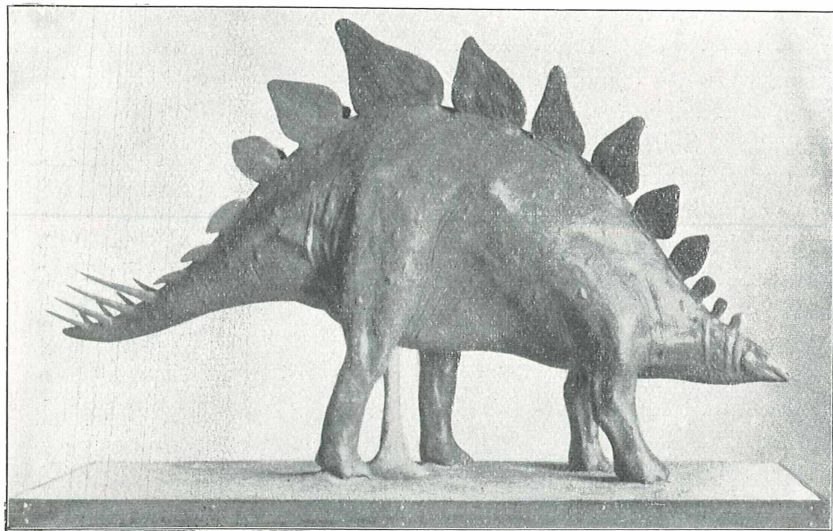


Fig. 142. Rekonstruktion des Lebensbildes (Modell) von *Stegosaurus unguatus* Marsh. Ausgeführt von Prof. R. S. Lull für das Peabody Museum in New Haven, Conn. (Nach R. S. Lull, 1910.)

und nicht etwa durch einen Hautkamm verbunden waren, und daß der kurze Schwanz, der nach seiner Ansicht mit vier Stachelpaaren bewehrt war (Fig. 141), fast horizontal vom Körper abstand, ohne den Boden zu berühren. In der von ihm entworfenen plasti-

1) R. S. Lull: The armor of *Stegosaurus*. *Americ. Journ. of Science*, Vol. XXX, March 1910, p. 202. — Ders.: *Stegosaurus unguatus* Marsh, recently mounted at the Peabody Museum of Yale University. *Ibidem*, December 1910, p. 361, Pl. II. — Ders.: The armored Dinosaur *Stegosaurus unguatus*, recently restored at Yale University. *Verhandlungen des VIII. Internationalen Zoologenkongresses zu Graz* (15.—20. August 1910), 1912, S. 672, Fig. 3.

schen Rekonstruktion erscheint *Stegosaurus* mit elefantenartig gestellten Gliedmaßen und bietet ein sehr eigentümliches Bild, das von der Marshschen Rekonstruktion beträchtlich abweicht (Fig. 142).

Eine Kombination der Ansichten vom Aussehen des *Stegosaurus*, die in den Rekonstruktionen von Marsh, Lull und mir zum Ausdruck gebracht erscheint, hat F. König in seiner plastischen Rekonstruktion von *Stegosaurus* versucht, die 1911 veröffentlicht¹⁾ und in den Handel gebracht wurde. Eine andere Auffassung kommt in dieser Rekonstruktion in der stark eingeknickten Stellung der Arme im Ellbogengelenk zur Geltung, die an die Rekonstruktion durch J. Smit (1893) erinnert (Fig. 143).

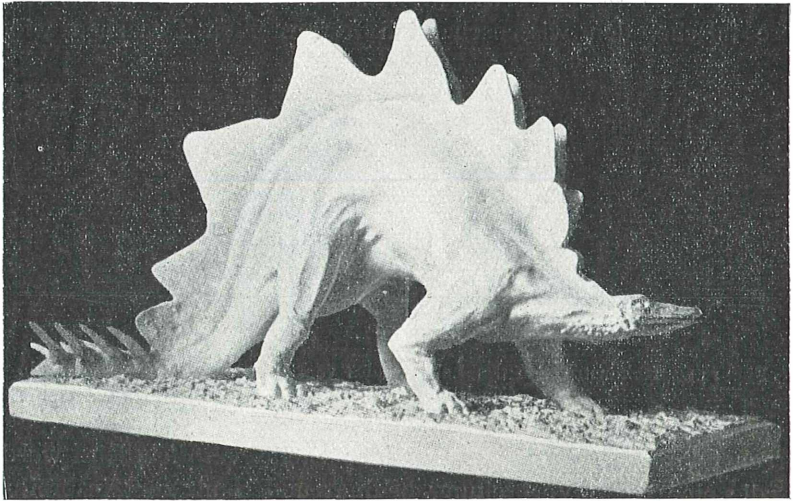


Fig. 143 Rekonstruktion des Lebensbildes (Modell) von *Stegosaurus unguatus* Marsh. (Nach F. König, 1911.)

Eine durchaus eigenartige, von allen früheren Rekonstruktionen des *Stegosaurus* abweichende Rekonstruktion hat O. Jaekel 1910 veröffentlicht²⁾. Er nimmt nicht nur eine kriechende Stellung an, wobei der Bauch fast auf dem Boden schleift, sondern weicht auch von den Größenverhältnissen der Gliedmaßen, die in der ältesten Rekonstruktion von O. C. Marsh nach den Proportionen des Originals entworfen worden waren, ab und nimmt einen ge-

1) F. König: Fossilrekonstruktionen. München 1911, S. 30, Taf. II.

2) O. Jaekel: Rekonstruktionen fossiler Tiere. Meyers Großes Konversationslexikon, 6. Aufl., Bd. XXII, Suppl. 1909--1910, Taf. III, Fig. 4.

ringeren Größenunterschied zwischen den vorderen und hinteren Gliedmaßen an. Er ergänzt ferner ohne zureichende Gründe die Zehenzahl des Hinterfußes von drei auf fünf, obwohl dieser Annahme die ausdrückliche Angabe von O. C. Marsh (vgl. oben) entgegenstand, die durch neuere Untersuchungen durchaus bestätigt worden ist. Die Panzerplatten läßt Jaekel schon an der Schwanzwurzel enden und rückt das vorderste Paar der Schwanzstacheln gegen die Basis des Schwanzes hinauf, was gleichfalls nicht durch die Befunde an den Originalen gestützt werden kann. Die Finger und Zehen endeten nach der Darstellung Jaekels nicht in Hufen, sondern in stumpfen Krallen, was gleichfalls der Beschreibung von O. C. Marsh zuwiderläuft, die sich nach der Überprüfung durch Gilmore als richtig erwiesen hat. Es ist sehr bedauerlich, daß diese falsche, den wissenschaftlich festgestellten Tatsachen wider-

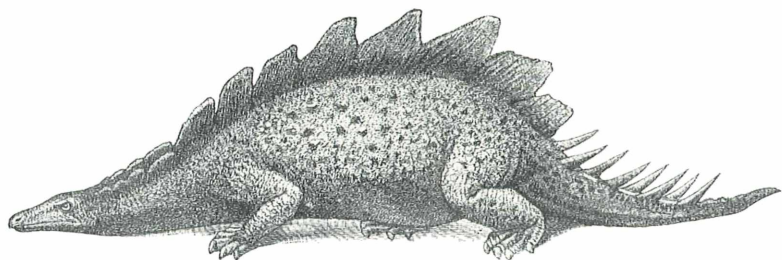


Fig. 144. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Stegosaurus ungulatus* Marsh.
(Nach O. Jaekel, 1910.)

sprechende Rekonstruktion an einer Stelle veröffentlicht worden ist, die eine weite Verbreitung bedingt und somit zur Ausbreitung falscher Vorstellungen vom Aussehen der fossilen Tiere in hohem Maße geeignet ist (Fig. 144).

Im Jahre 1911 entwarf J. Smit¹⁾ für eine Neuausgabe des populären Buches von H. N. Hutchinson („Extinct monsters and creatures of other days“, London 1911) eine neue Rekonstruktion von *Stegosaurus*. Die Zahl der Panzerplatten des Rückens ist hier ohne zureichenden Grund auf acht jederseits reduziert und zwischen der Plattenregion und dem mit vier Stachelpaaren bewehrten Schwanzende ein ungepanzelter Zwischenraum angenommen, wofür keine Berechtigung vorliegt. Die ganze Darstellung erscheint, wie

1) H. N. Hutchinson: Extinct monsters and creatures of other days. New edit., 1911, p. 176, Pl. XXVI.

Charles Whitney Gilmore 1914 mit Recht hervorhebt, als durchaus phantastisch und sie kann nur als eine dilettantische bewertet werden (Fig. 145).

Eine breitere Grundlage, die uns gestattet, einen genaueren Einblick in den Aufbau des Körpers und eine Vorstellung vom Lebensbilde von Stegosaurus zu gewinnen, verdanken wir erst den gründlichen Untersuchungen von Charles Whitney Gilmore, der 1914 eine bisher fehlende genaue Beschreibung der Skelettreste von Stegosaurus gab, und die älteren Untersuchungen über diese Gattung einer eingehenden kritischen Besprechung unterzog¹⁾.

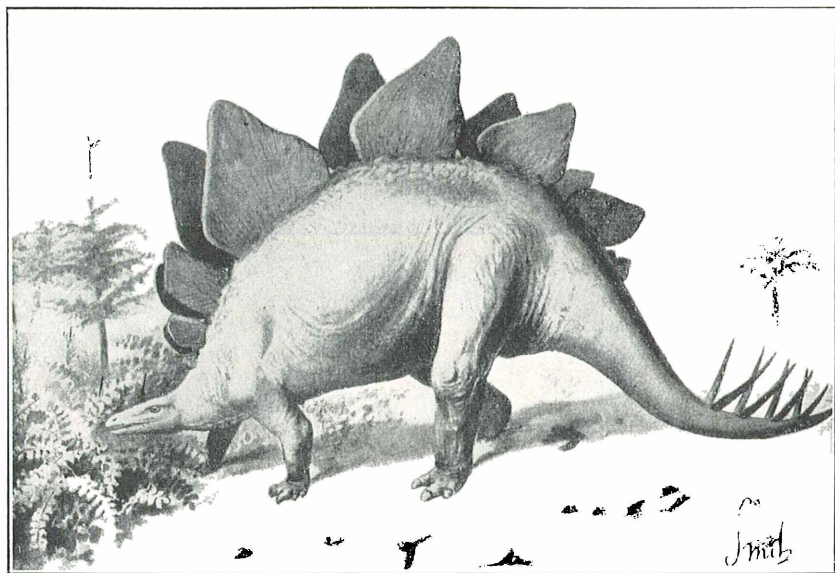


Fig. 145. Lebensbild von *Stegosaurus unguatus* Marsh, entworfen von J. Smit.
(Nach H. N. Hutchinson, 1911.)

Die Grundlage für die neueren Untersuchungen Gilmores über Stegosaurus bildete das vorzüglich erhaltene Skelett, das von M. P. Felch in den Jahren 1885 und 1886 im „Steinbruch Nr. I“ im Garden Park (Fremont County, Colorado) entdeckt worden war. Das noch im Gestein steckende Skelett wurde an O. C. Marsh nach New Haven geschickt, der nur den Schädel bloßlegte und ihn als die Type von *Stegosaurus stenops* beschrieb. Im Jahre 1899

1) Ch. Wh. Gilmore: Osteology of the armored Dinosauria the United States National Museum, with special reference to the Genus *Stegosaurus*. Smithsonian Institution, U. S. Nat. Mus., Bull. 89, Washington 1914.

gelangten diese Reste in das United States National Museum nach Washington, wo sie in Präparation genommen wurden und der unter der Leitung von F. A. Lucas von Ch. R. Knight entworfenen Rekonstruktion (Fig. 138) zur morphologischen Grundlage dienten. Erst im Jahre 1911 wurde die Präparation beendet und das Exemplar (Nr. 4934 des U. S. N. M.) in derselben Lage, in der es gefunden wurde, zur Schau gestellt (Fig. 146). Eine wesentliche Ergänzung bot das von F. Brown 1885 ausgegrabene Skelett, das sich gleichfalls im Nationalmuseum in Washington befindet (Nr. 4714). Die Knochen dieses Skelettes lagen zwar in ziemlicher Unordnung durcheinander, doch waren auch bei diesem Skelette wichtige Anhaltspunkte für die Anordnung der Panzerplatten des Rückens und der Stacheln des Schwanzes zu gewinnen.

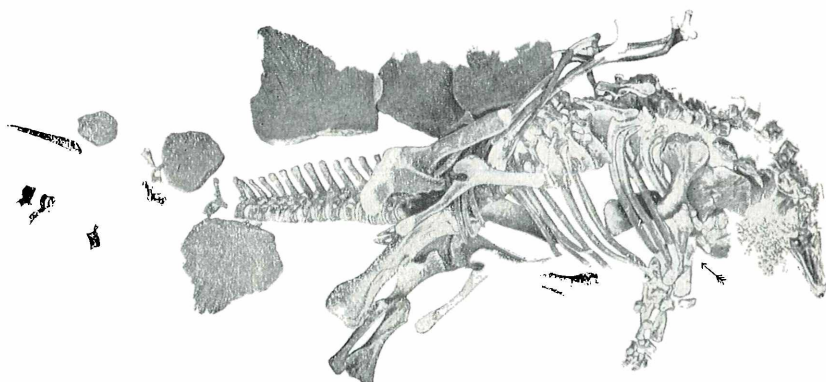


Fig. 146. Skelett von *Stegosaurus stenops* Marsh, aus dem „Marsh Quarry“ im Garden Park, Fremont Co., Colorado. Das 1885—1886 ausgehobene Skelett ist in derselben Lage, in der es gefunden wurde, wieder im National Museum zu Washington aufgestellt worden. Der Pfeil deutet die Richtung der Flußströmung an, die einzelne Skeletteile aus ihrer Lage brachte und verschwemmte. Etwa $\frac{1}{10}$ n. Gr. (Nach Ch. W. Gilmore.)

Sehen wir von den wichtigen, rein morphologischen Ergebnissen der Monographie Gilmores ab und beschränken uns auf die Feststellungen, die für die Rekonstruktion des Lebensbildes von *Stegosaurus* von entscheidender Bedeutung sind, so haben wir folgende Gesichtspunkte festzuhalten:

1. Die Panzerplatten stehen ebenso wie die Stacheln des Schwanzendes in Doppelreihen.
2. Die Platten und Stacheln sind nicht symmetrisch angeordnet, sondern alternieren.
3. Die Zahl der flachen Knochenplatten beträgt nicht mehr als 22 und wahrscheinlich 20, es ist aber möglich, daß diese Zahl von individuellen Schwankungen beeinflußt wird.

4. Die größte Knochenplatte stand, wie die in situ bei zwei Individuen gefundenen Platten beweisen, nicht über dem Sacrum, sondern über der Schwanzwurzel.

5. Die Zahl der Knochenstacheln am Schwanzende beträgt vier, wie aus dem Befunde von sechs Individuen hervorgeht.

6. Der Schwanz trägt außer den vier Stacheln vor diesen noch ein Paar dreieckige Platten, die in ihrer Form den Übergang zwischen den Rückenplatten und den Schwanzstacheln darstellen, während Lull in der letzten Rekonstruktion aus dem Jahre 1910

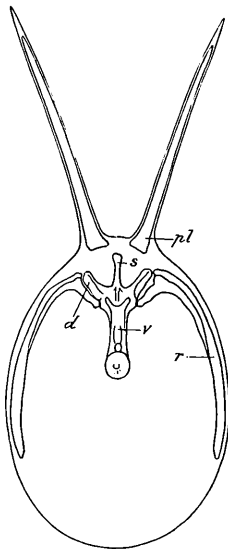


Fig. 147.

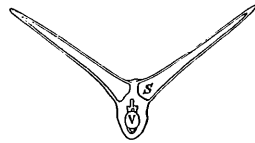


Fig. 148.

Fig. 147. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf von Stegosaurus. *d* = Querfortsatz, *r* = Rippe, *v* = Wirbel, *s* = Dornfortsatz, *pl* = Knochenplatte. (Auf Grundlage der Abbildung von R. S. Lull modifiziert von Ch. W. Gilmore, 1914.)

Fig. 148. Querschnitt durch das Schwanzende von Stegosaurus, mit einem Stachelpaar (*s*). Nach R. S. Lull, abgeändert von Ch. W. Gilmore (1914). *v* = Wirbel, *s* = Schwanzstachel.

drei Paare solcher Platten angenommen hatte. Die Zahl der Platten erniedrigt sich daher auf die oben genannte Zahl von 20 (höchstens 22), während Marsh seinerzeit 12 in einer medianen Reihe stehende Platten angenommen hatte, Lucas 30, 24 und zuletzt 22, und Lull 28.

7. Die Rückenplatten standen steil, fast senkrecht in die Höhe und waren mit ihrer Basis in die Rückenhaut eingesenkt. Die Art ihrer Beziehung zur Wirbelsäule ergibt sich nach den Untersuchungen von Ch. H. Gilmore aus dem beistehenden schematischen Querschnitt durch den Körper (Fig. 147).

8. Die Schwanzplatten standen nicht so steil wie die Rückenplatten, sondern divergierten stärker, wie aus der beistehenden, von Gilmore entworfenen Skizze hervorgeht (Fig. 148).

9. Die genauere Untersuchung der Schwanzregion von *Stegosaurus* hat Gilmore zu der Ansicht geführt, daß der Schwanz starr gehalten wurde und nur sehr schwerfälliger Seitenbewegungen fähig war. Dies ist zur Beurteilung der Abwehrfunktion des Schwanzes von Bedeutung; es scheint, daß *Stegosaurus* keine lateralen Schläge mit dem stachelbewehrten Schwanz auszuführen imstande war, wie ich dies (1908) angenommen hatte. Jedenfalls war jedoch *Stegosaurus* gegen Angriffe von Raubdinosauriern durch sein Stachel- und Plattenkleid trefflich geschützt. Die Waffen können aber nur als passive Verteidigungswaffen bewertet werden.

Ist somit durch die Untersuchungen von Ch. Wh. Gilmore unsere Kenntnis vom Aussehen und der Anordnung des Panzers von *Stegosaurus* sehr wesentlich erweitert worden, so sind doch noch einige Fragen offen geblieben, die wir zu lösen versuchen müssen, um zu einer befriedigenden Auffassung vom Lebensbilde dieses eigentümlichen Reptils zu gelangen.

Mit Ausnahme der dilettantenhaften Rekonstruktion von Frank Bond hat man allgemein angenommen, daß mit Ausnahme von kleineren Hautbuckeln nur der Rücken und Schwanz sowie der Hals auf der Oberseite allein mit Platten oder Stacheln bewehrt gewesen sind. Die verschiedenen Rekonstruktionen, die diese Anschauung zum Ausdruck bringen, geben aber ein unnatürliches Gesamtbild des Tieres.

Wir müssen, um ein möglichst naturgetreues Lebensbild von *Stegosaurus* entwerfen zu können, uns die Frage vorlegen, ob wir in der lebenden Tierwelt Formen begegnen, die sich im allgemeinen Habitus den *Stegosauriern* an die Seite stellen lassen. Dies ist nun in der Tat der Fall, wenn es sich auch nur um verhältnismäßig kleine, zwerghafte Typen im Vergleiche zu den etwa 6—9 Meter Körperlänge erreichenden Arten der Gattung *Stegosaurus* handelt. Das sind die beiden Gattungen *Phrynosoma* und *Moloch*.

Die Agamidengattung *Moloch*, von der nur eine Art, *Moloch horridus* oder „Dornteufel“ aus Süd- und Westaustralien (Fig. 51) bekannt ist, der besonders häufig bei Port Augusta am Spencer Golf vorzukommen scheint, ist ein taglebendes, träges Reptil, das sich vorzugsweise von Ameisen ernähren soll. Es ist ein ausgesprochener Wüstenbewohner, der sich hauptsächlich auf lockerem Sandboden aufhält. Fehlen auch knöcherne Panzerplatten oder Knochenstacheln, so ist doch der ganze Leib auf der Oberseite mit kräftigen, rosendornförmigen Stacheln bekleidet, zwischen denen

zahlreiche kleinere stehen. Auch die Beine sind mit solchen Hornstacheln besetzt.

Eine auffallend ähnliche Type, die jedoch nicht der Familie der Agamiden, sondern der Familie der Leguane oder Iguaniden angehört, ist die Krötenechse oder *Phrynosoma cornutum* aus den südwestlichen Teilen der Vereinigten Staaten und Nordmexikos, die schon Hernandez unter dem Namen *Tapayaxy* beschrieben hat (Fig. 52). Das Tier lebt in den sandigen und sonnigen Landstrichen der trockenen und kalten Hochebenen und ist ein schwerfälliges Tier, dessen Bauch krötenartig aufgetrieben erscheint, was ihm den Namen „Krötenechse“ verschafft hat. Wie Moloch ist auch *Phrynosoma* mit spitzen Hornstacheln bekleidet, von denen die größten die Kopfseiten und den Hinterkopf schützen; die Körperflanken sind mit abwechselnd kleinen und großen Hornstacheln besetzt. Auch dieses Tier lebt wie die australische Agamidengattung Moloch hauptsächlich von Ameisen.

Bedenken wir, daß wir ohne Kenntnis des lebenden Tieres keinen Anhaltspunkt im Skelette für das Vorhandensein eines aus Hornstacheln bestehenden Panzers finden könnten und daß andererseits das Vorhandensein großer Knochenplatten und Knochenstacheln bei *Stegosaurus* beweist, daß diese Hautknochenbildungen auch mit einer Hornscheide überzogen gewesen sein müssen, so werden wir kaum fehlgehen, wenn wir auch für *Stegosaurus*, ebenso wie für die anderen Stegosauriden mit Hautknochenbildungen, neben diesen das Vorhandensein von Hornstacheln annehmen, die keine knöchernen Unterlagen besaßen. Das Bild, das uns die Rekonstruktion eines *Stegosaurus* zeigt, der nur auf der Mittellinie des Körpers Hornplatten und Schwanzstacheln trug, ist zweifellos ein unnatürliches. Wir werden das Bild der Wahrscheinlichkeit bedeutend nähern können, wenn wir außer den in alternierenden Reihen stehenden Rückenplatten und den Schwanzstacheln auch für die Körperflanken und weiter auch für die Außenseite der Gliedmaßen das Vorhandensein von Hornstacheln annehmen, ebenso wie für die Gattungen *Polacanthus* (Fig. 153) und andere Gattungen von ähnlichem Habitus und aus dem Verwandtschaftskreise von *Stegosaurus*.

Daß *Stegosaurus* kein Ameisenfresser war wie Moloch oder *Phrynosoma* und wahrscheinlich auch die kleineren *Acanthopholiden* der europäischen Kreideformation, geht wohl schon aus der Größe der Tiere, namentlich aber aus dem vielzähligen Gebisse hervor, dessen allgemeiner Charakter für eine herbivore Nahrungsweise

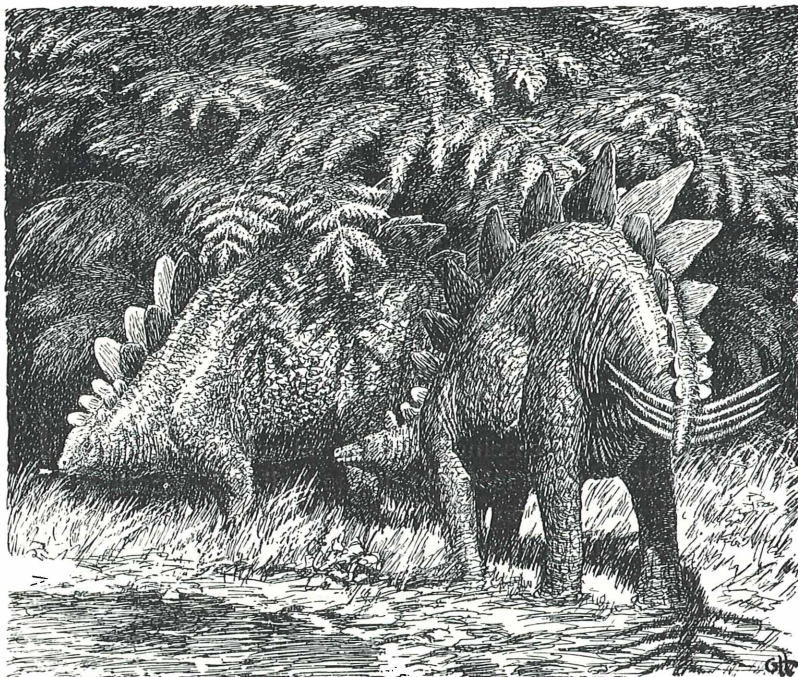


Fig. 149. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Stegosaurus unguatus* Marsh.
(Nach G. Heilmann.)

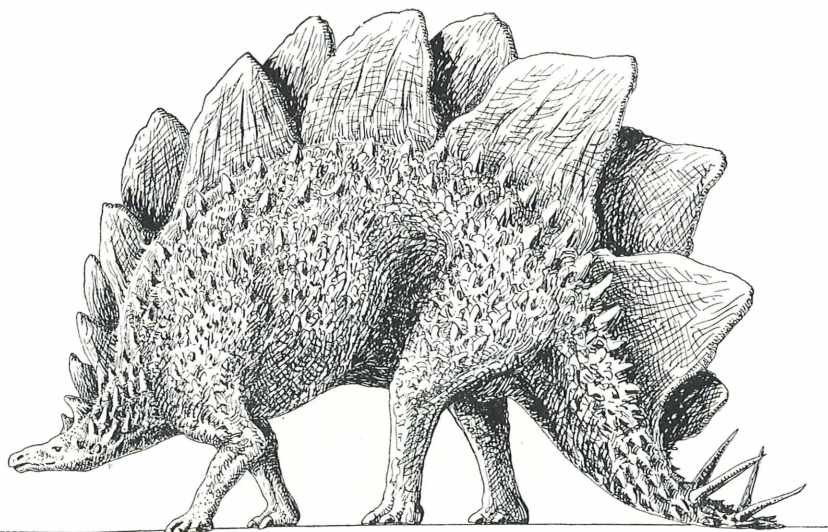


Fig. 150. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Stegosaurus unguatus* Marsh. Die Knochenplatten von (größeren) Hornscheiden überdeckt. (Nach O. Abel, 1920.)

spricht. Der allgemeine Anpassungscharakter von *Stegosaurus* ist der eines terrestrischen Reptils und keinesfalls der eines aquatischen Typs, wie es z. B. die großen Sauropoden (*Brontosaurus*, *Diplodocus*, *Brachiosaurus*) gewesen sind. So ist daher auch Gerhard Heilmann im Rechte, wenn er *Stegosaurus*, zwar in strenger Anlehnung an die Rekonstruktion von R. S. Lull, als eine terrestrische Type rekonstruiert (Fig. 149).

Der letzte Rekonstruktionsversuch (Fig. 150), den ich mit Berücksichtigung der neueren Untersuchungen von Gilmore und unter Berücksichtigung der oben dargelegten Erwägungen über das Stachelkleid zu entwerfen versucht habe, stellt somit eine weitere Annäherung an das wahrscheinliche Lebensbild von *Stegosaurus* dar, das freilich noch immer einiger Ergänzungen bedarf, um den Anforderungen eines der Wirklichkeit möglichst nahekommenden Lebensbildes zu entsprechen.

Polacanthus.

Im Anschluß an die Besprechung der verschiedenen Rekonstruktionen von *Stegosaurus* soll die Rekonstruktion von *Polacanthus*, einem Ornithischier aus dem Wealden (untere Kreideformation) von Barne Chine bei Brixton der Insel Wight kurz besprochen werden.

Das Skelett ist zwar sehr unvollständig bekannt, da aber *Polacanthus Foxi* der besser bekannten Gattung *Struthiosaurus* sehr nahe verwandt ist, so konnten die Skelettelemente beider Gattungen kombiniert und auf diese Weise die morphologische Grundlage für die Rekonstruktion des Skelettes geschaffen werden, die F. von Nopcsa¹⁾ im Jahre 1905 in London durchführte, wo die wertvollen Reste von *Polacanthus* aufbewahrt werden (Fig. 151).

Das auffallendste Merkmal von *Polacanthus* besteht im Vorhandensein eines Knochenschildes von 90 cm Länge und 105 cm Breite, das die Beckenregion und die Lendengegend überdeckte. Die Beschaffenheit dieses Knochenschildes erinnert an die Rückenschilder der Glyptodonten, welche aus der Verwachsung zahlreicher

1) F. von Nopcsa: Notes on British Dinosaurs. Part II: *Polacanthus*. Geol. Magazine, London (V), Vol. II, No. 492, June 1905, p. 242.

Knochenringe, wie sie für die primitiveren Gürteltiere kennzeichnend sind, hervorgegangen sind. Außerdem sind mehrere spitze Knochenstacheln gefunden worden, welche offenbar als Träger von Hornstacheln von zum Teil beträchtlicher Größe gedient haben müssen und in Doppelreihen auf dem Rücken standen.

Die erste Rekonstruktion, welche Nopcsa entwarf, zeigt das Tier als tetrapode Type, deren Hals auffallend kurz gewesen zu sein

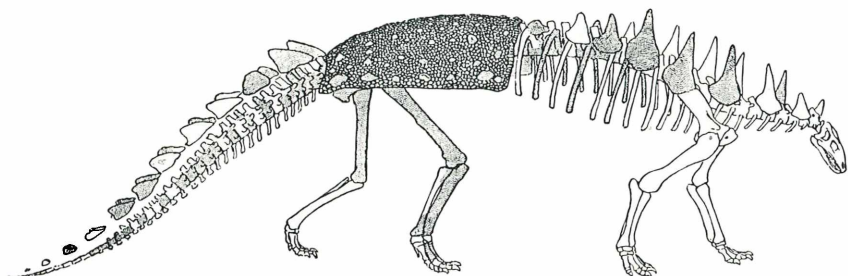


Fig. 151. Rekonstruktion des Skelettes von *Polacanthus Foxi* Hulke aus dem Wealden der Insel Wight. (Nach Fr. Baron Nopcsa.)

scheint und dessen Schädelachse nicht in der Verlängerung der Halsachse lag, sondern gegen dieselbe nach unten zu abgeknickt war. In dieser Stellung mußte es dem Tiere unmöglich gewesen sein, Nahrung vom Boden aus aufzunehmen, und es hätte daher entweder bei der Nahrungsaufnahme die Arme stark im Ellbogen-

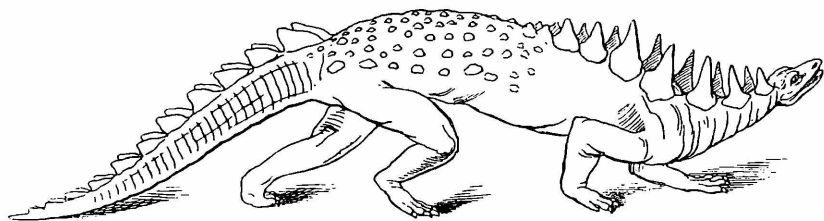


Fig. 152. Rekonstruktion von *Polacanthus Foxi* Hulke. (Nach Joh. Walther, 1908.)

gelenk einbiegen oder sich auf das Verzehren von Pflanzen beschränken müssen, die genau in der Höhe des Schädels lagen. Diese Stellung bedurfte daher der Überprüfung.

Eine zweite Rekonstruktion dieses Reptils hat J. Walther¹⁾ entworfen. Hier erscheint der Vorderteil des Körpers stark herab-

1) J. Walther: Geschichte der Erde und ihres Lebens, 1908, p. 445, Fig. 254.

gesenkt und verschiedene andere Änderungen in der Stellung der hinteren Gliedmaßen etc. durchgeführt, die mit den Abbildungen des Skelettes durch Nopcsa nicht gut in Einklang gebracht werden können (Fig. 152).

Die neuerliche Inangriffnahme der Rekonstruktion von Polacanthus, die ich gelegentlich der Ausarbeitung meiner Studien zu meinen „Lebensbildern aus der Tierwelt der Vorzeit“ durchführte (Fig. 153), hat mir gezeigt, daß es sich in Polacanthus aller Wahrscheinlichkeit nach um eine Type handelt, die dem Anpassungstypus zweier lebender Reptilien an die Seite gestellt werden kann: Moloch und Phrynosoma (vgl. p. 210). Die Stellung der Hinterextremität ist wahrscheinlich weder diejenige in der Rekonstruktion

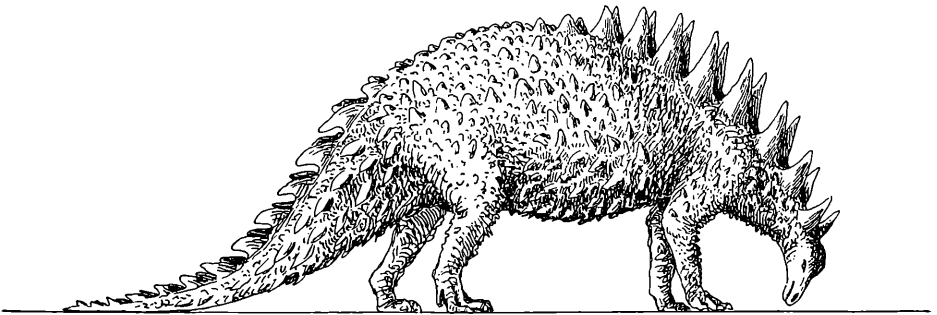


Fig. 153. Rekonstruktion des Lebensbildes von Polacanthus Foxi, Hulke, eines Dinosauriers aus dem Wealden (Unterkreide) der Insel Wight, auf Grundlage des Skelettes im British Museum of Natural History in London (Körperlänge etwa 4 m) und unter Berücksichtigung der analogen Adaptationen von Moloch (Fig. 51) und Phrynosoma (Fig. 52). (Nach O. Abel, 1922.)

Nopcsas noch die in der Rekonstruktion Walthers gewesen, sondern dürfte sich am ehesten der von Stegosaurus genähert haben. Dagegen müssen die Arme anders gestellt gewesen sein. Versuchen wir es, das Tier in Anlehnung an den Typus Moloch oder Phrynosoma zu rekonstruieren, so verliert die Rekonstruktion viel von dem unnatürlichen Charakter der älteren Rekonstruktionen und besonders die Stellung des Halses und Kopfes wird verständlicher. Es ist meiner Ansicht nach keineswegs ausgeschlossen, daß die Nahrungsweise von Polacanthus Foxi eine sehr ähnliche gewesen ist wie jene der beiden hauptsächlich von Ameisen lebenden Gattungen Moloch und Phrynosoma, welche sonnige Sandstrecken bewohnen; Moloch ist ein australischer Vertreter der Agamiden, Phrynosoma ein auf Mexiko und Südwest-Nordamerika beschränkter

Iguanide. Es ist kaum wahrscheinlich, daß dieses fossile Reptil in den Sumpfdickichten des Wealdengebietes zuhause war, sondern daß es die trockenen Sandflächen des Hinterlandes bewohnte, und nur als Leiche, von Hochwässern verschwemmt, in die Ablagerungen des eigentlichen Wealdengebietes gelangt ist.

Von der mit *Polacanthus* verwandten Gattung *Struthiosaurus*, die aus der oberen Kreide (Gosauschichten) von Muthmannsdorf bei Wiener Neustadt und Siebenbürgens bekannt ist, hat Nopcsa¹⁾

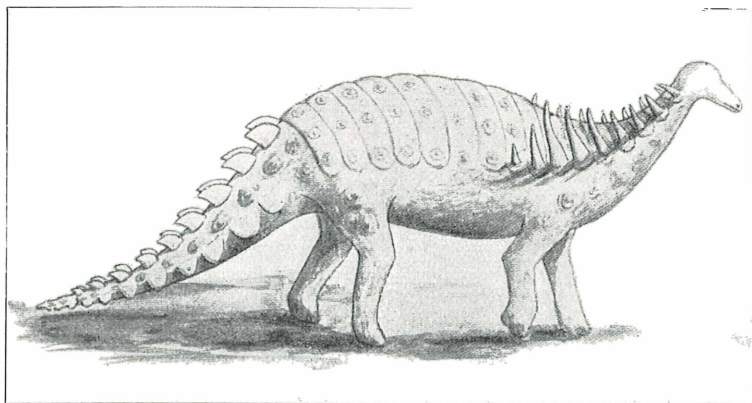


Fig. 154. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Struthiosaurus transsylvanicus* Nopcsa aus der Oberkreide (Danien) Siebenbürgens. (Nach Fr. Baron Nopcsa, 1915.)

1915 eine Rekonstruktion entworfen, welche mir in der Gesamtstellung nicht glücklich getroffen zu sein scheint, vor allem in der Gestalt der Gliedmaßen und der Haltung des Halses (Fig. 154). Das Lebensbild dieses Reptils dürfte von dem des *Polacanthus* in den Grundzügen nicht durchgreifend verschieden gewesen sein.

1) F. v. Nopcsa: Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. Jahrb. d. Kgl. Ungar. Geol. Reichsanstalt, Bd. XXIII, Budapest 1915, Heft 1, p. Fig. 2.

Triceratops.

Im Jahre 1887 veröffentlichte O. C. Marsh eine kurze Mitteilung über den Fund eines fossilen Bisonhorns in der Gegend von Denver in Colorado, Nordamerika. Die vom Geological Survey in den Vereinigten Staaten veranlaßten Ausgrabungen in der oberen Kreide (Laramieformation) angehörenden Schichten von Dakota und Montana brachten jedoch sehr bald Aufklärung darüber, daß dieses Horn einem Reptil zuzuschreiben sei, das früher unbekannt war. Als die ersten Schädelreste zum Vorschein kamen, die einen ge-

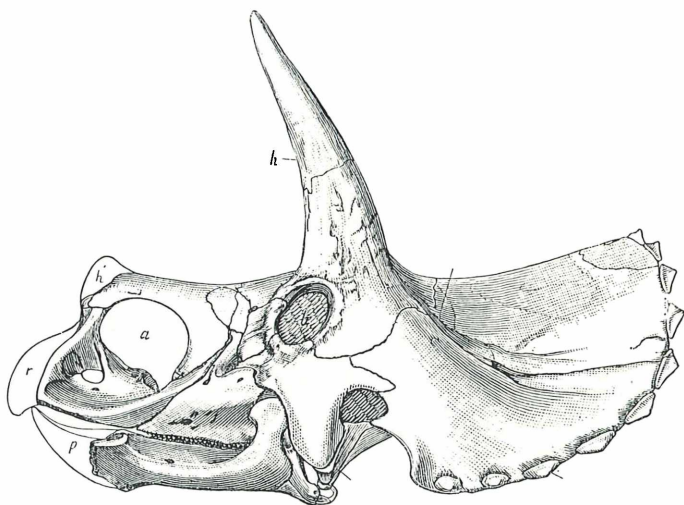


Fig. 155. Schädel von *Triceratops flabellatus* Marsh, in $\frac{1}{20}$ nat. Größe.
(Nach O. C. Marsh, 1889.)

naueren Einblick in die Organisation dieses eigentümlichen Tieres gestatteten, erwies sich die Gesamtform des Schädels in gewissen Merkmalen, wie im Besitze mächtiger Hörner, rhinocerosähnlich, unterschied sich aber vom Anpassungstypus dieser hornbewehrten Huftiere dadurch sehr bestimmt, daß der Schädel hinten in eine mächtige, knöcherne Nackenschutzplatte auslief. Während der zuerst bekannt gewordene Schädel, den O. C. Marsh als *Ceratops horridus* beschrieben hatte und der von J. B. Hatcher in den Laramieschichten von Montana entdeckt worden war, nur ein hinteres Hornpaar aufwies, zeigte der später von Hatcher in den

gleichalterigen Bildungen von Wyoming entdeckte Schädel von *Triceratops flabellatus* (Fig. 155) ein drittes, median stehendes Horn auf den Nasenbeinen. Schon im Februar 1891 konnte Marsh eingehendere Mitteilungen über zwei Schädel und einzelne Skeletteile von *Triceratops* machen, die unter großen Schwierigkeiten und Gefahren, namentlich durch die drohenden Angriffe der Sioux-Indianer, in einem tiefen, öden Canyon der Ostabhänge der Rocky Mountains von J. B. Hatcher ausgegraben worden waren. Im April desselben Jahres veröffentlichte O. C. Marsh die erste Rekonstruktion des Skelettes von *Triceratops prorsus*, die weite Verbreitung gefunden hat (Fig. 156) und bisher durch keine bessere Skelettreakonstruktion ersetzt worden ist. Da nunmehr fast alle wichtigen Bestandteile des Skelettes bekannt waren, stellte sich

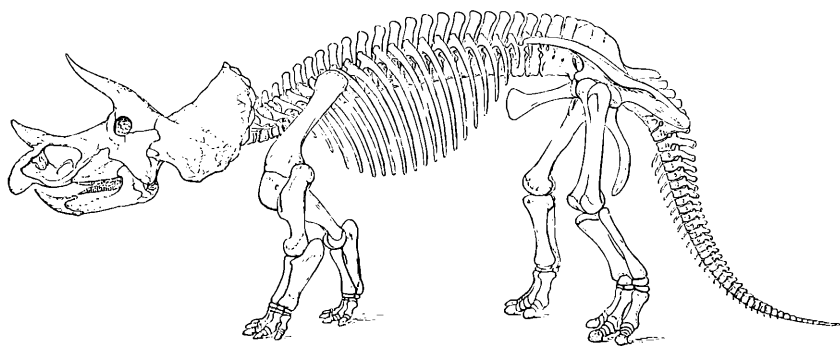


Fig. 156. Rekonstruktion des Skelettes von *Triceratops prorsus* Marsh. Stark verkleinert. (Nach O. C. Marsh, 1891.)

heraus, daß schon zu Anfang der siebziger Jahre Reste derartiger Reptilien in den Laramieschichten von Wyoming und Colorado gefunden und von E. D. Cope unter dem Namen *Agathaumas sylvestris* und *A. mortuarius* beschrieben worden waren, ohne daß es jedoch bis heute möglich gewesen wäre, diese schlecht erhaltenen, fragmentären Reste einer bestimmten Art oder Gattung der nunmehr immer genauer bekannt werdenden Ceratopsiden zuzuweisen.

Die Rekonstruktion des *Triceratops prorsus*, die Marsh 1891 veröffentlichte, beruhte der Hauptsache nach auf zwei Individuen dieser Art. Vom ersten waren der Schädel und Unterkiefer sowie die Halswirbel in trefflicher Erhaltung vorhanden, vom zweiten außer Schädelteilen und Wirbeln das Becken und fast alle wichtigen Gliedmaßenanteile. Die übrigen Bestandteile des Skelettes wurden nach Resten ergänzt, die an den gleichen Fundstellen und

im selben Horizont ausgegraben worden waren, so daß die Grundlagen für die Rekonstruktion sehr breite sind.

Marsh stellte das Tier in Schreitstellung dar (Fig. 156). Der Schädel erscheint gerade vorgestreckt und tiefer als die höchste Stelle des Rückens gelegen. Die Gliedmaßen sind ebenso wie bei den lebenden Nashörnern orientiert, und ähnlich wie bei diesen war der Hinterfuß dreizehig, während Marsh für die Hand fünf Finger annahm. „In this restoration“, sagt Marsh, „the animal is represented as walking, and the enormous head is in a position adapted to that motion. The massive fore limbs, proportionally the largest in any known Dinosaur, correspond to the head, and indicate slow locomotion on all four feet.“

Da der Schädel auf den Knochenzapfen sowie auf den schnabelartig gestalteten Kiefern Hornscheiden getragen haben muß, so erscheint er, worauf Marsh mit Recht hinweist, in der Skelett-rekonstruktion viel kleiner als beim lebenden Tier. Der kurze Hals war größtenteils durch die mächtige Nackenplatte geschützt, an deren Hinterrand sich nach der Ansicht von Marsh noch Hornbildungen ansetzten, die den Halsschutz vervollständigten. Das Rückenprofil erscheint schwach gewölbt, der Schwanz kurz. Er erreichte nach der Auffassung von O. C. Marsh, wie aus seiner Zeichnung ersichtlich ist, nur mit dem Ende den Boden.

Wichtig sind die Bemerkungen, die Marsh über die Bedeckung des Körpers mit Stacheln und Buckeln macht. Mit den übrigen Skelettresten von Triceratops wurden zahlreiche knöcherne Stacheln, Buckel und Platten gefunden, die zweifellos diesem Tiere angehörten, deren Lage auf dem Körper aber unsicher ist. Marsh hat schon 1891 derartige Stacheln abgebildet und die Vermutung ausgesprochen, daß die größeren derselben am Nacken, die kleineren dagegen an der Kehle standen, hat aber 1896 betont, daß über die genauere Lage dieser Bildungen nur vage Vermutungen geäußert werden könnten. Die Gesamtlänge des Tieres wurde von Marsh auf 7,5 m und die Rückenhöhe auf 3 m geschätzt.

Das Gebiß hat schon Marsh als ein typisch herbivores erkannt, und zwar bestand die Nahrung nach Marsh aus „the soft succulent vegetation that flourished during the cretaceous period“.

Die zahlreichen Funde, die in den folgenden Jahren gemacht wurden, von denen die im Jahre 1896 veröffentlichte Fundkarte, in der nur die Schädefunde verzeichnet sind, ein Bild gibt, haben die von Marsh 1891 gegebene Rekonstruktion von Triceratops nicht wesentlich zu verändern vermocht, so daß auch in der zu-

sammenfassenden Monographie der Dinosaurier Nordamerikas aus dem Jahre 1896 die erste Skelettrekonstruktion unveränderte Aufnahme finden konnte. Sie ist wiederholt als Grundlage für populäre Rekonstruktionen dieses Reptils benutzt worden.

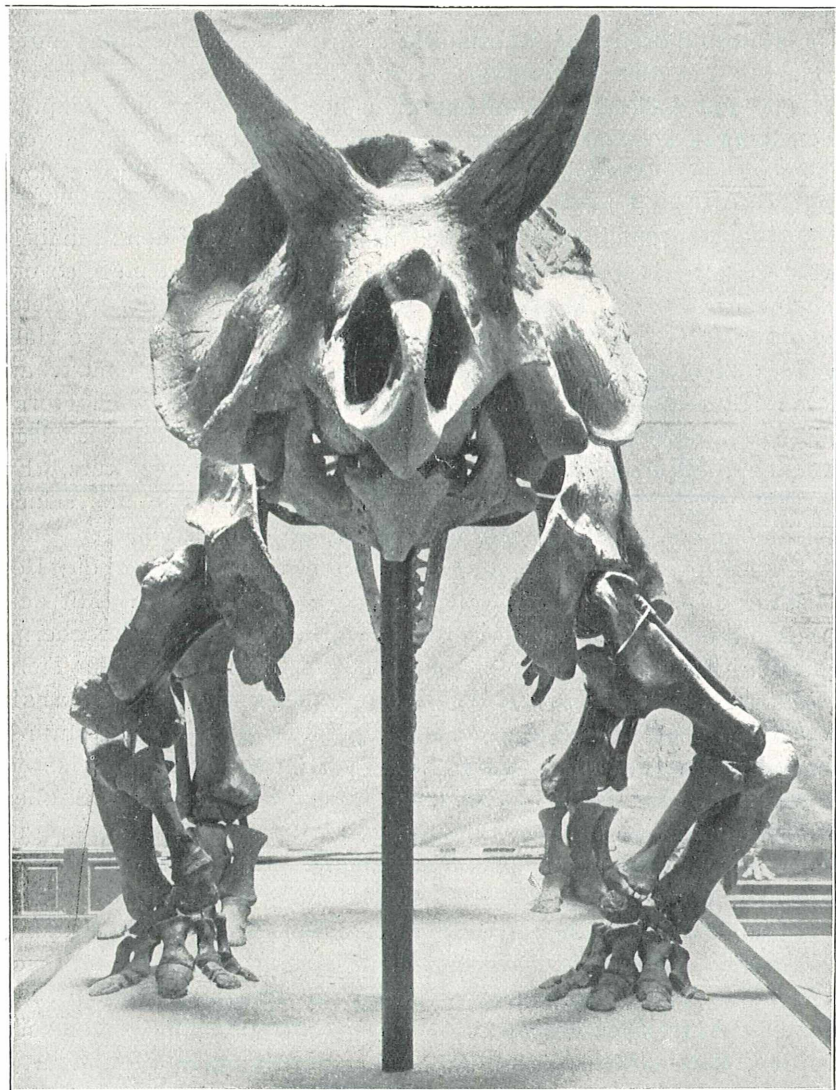


Fig. 157. Vorderansicht des Skelettes von *Triceratops prorsus* Marsh, rekonstruiert von Ch. W. Gilmore, National Museum, Washington. (Nach B. Brown, 1906.)

Das vollständigste bis jetzt beschriebene Skelett von *Triceratops* wurde 1902 in den Laramieschichten am Hell Creek, 130 Meilen Nordwest von Miles City im nördlichen Montana gefunden und befindet sich im American Museum of Natural History in New York (Nr. 971); es wurde von Barnum Brown in einer kurzen Mitteilung aus dem Jahre 1906 abgebildet und beschrieben (Fig. 157).

In derselben Gegend von Montana wurde 1905 von B. Brown ein fast vollständiger Arm von *Triceratops prorsus* (Nr. 5880 des Amer. Mus. Nat. Hist. New York) entdeckt. Brown hält es für möglich, daß die Hand ebenso wie dies schon Marsh für den

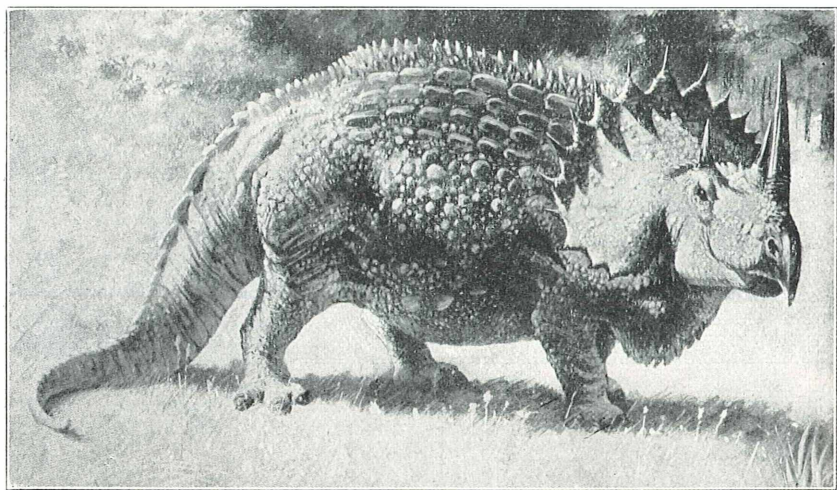


Fig. 158a. Lebensbild von *Triceratops*. Rekonstruktion von Ch. R. Knight unter der Leitung von H. F. Osborn. (Gemälde im American Museum of Natural History, New York.)

Hinterfuß angenommen hatte, nicht fünffingerig, sondern nur dreifingerig war. Dagegen bezeichnet W. D. Matthew 1915 ausdrücklich die Hand als vierfingerig, im Gegensatz zum dreizehigen Hinterfuß.

Vergleichen wir die verschiedenen Darstellungen der Lebensbilder von *Triceratops* (Fig. 156—163), so treten uns vor allem in der Wiedergabe der Körperoberfläche Gegensätze in der Auffassung entgegen. Nach der einen Ansicht war die Haut des *Triceratops* rhinocerosartig und ohne große Stacheln, Buckel oder Panzerplatten, nach der anderen aber war die Körperoberfläche mit verschiedenen Hornbildungen gepanzert. Da mit den Resten

Triceratops.

von Triceratops knöcherne Stacheln gefunden worden sind, die kaum anders wie als Hautpanzerbildungen von Triceratops oder nahe verwandter Gattungen gedeutet werden können, so ist die schon von Marsh vertretene Ansicht von dem Vorhandensein solcher Stachel- und Buckelbildungen am wahrscheinlichsten.

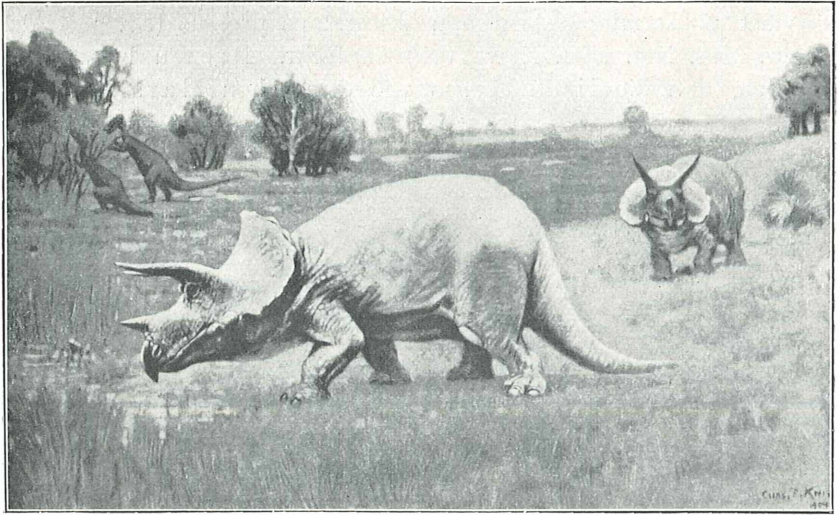


Fig. 158b. Rekonstruktion des Lebensbildes von Triceratops, ausgeführt von Charles R. Knight. Original im Carnegie-Museum zu Pittsburgh. U. S. A.
(Nach J. B. Hatcher.)



Fig. 159. Rekonstruktion von Triceratops prorsus Marsh. Körperlänge 8 m. — Nach einem nach den Angaben und unter der Leitung von O. Abel vom Maler Hubert v. Zwickle entworfenen Bilde. (Nach O. Abel, 1909.)

Eine weitere Verschiedenheit der bisher durchgeführten Rekonstruktionen betrifft die Länge des Schwanzes. Marsh hatte ausdrücklich auf die Kürze desselben hingewiesen und diese Ansicht kommt auch in der Schilderung des Triceratops durch andere Bearbeiter zum Ausdruck. Besonders kurz ist der Schwanz in der Rekonstruktionszeichnung des Skelettes, die W. D. Matthew 1915 veröffentlichte, während die Rekonstruktion durch F. König (1911) das andere Extrem darstellt.

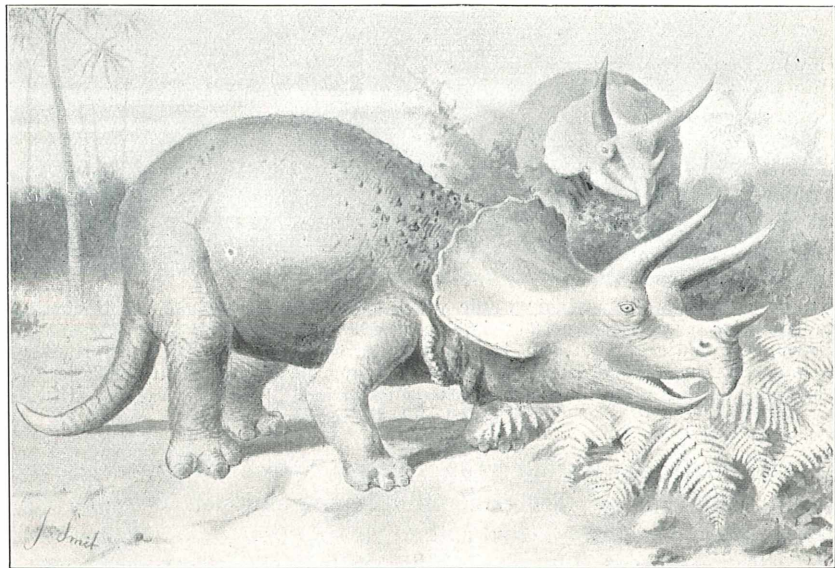


Fig. 160. Lebensbild von *Triceratops prorsus* aus der Oberkreide Nordamerikas.
(Nach J. Smit.)

Auch über die Frage der Beinstellung gehen die Ansichten auseinander. Die überwiegende Mehrzahl der Rekonstruktionen lehnt sich an die Skelettreakonstruktion an, die Marsh im Jahre 1891 veröffentlicht hatte, aber die von Jaekel 1910 entworfene Rekonstruktion von *Triceratops flabellatus* stellt das Tier ähnlich wie ein Krokodil mit im Knie- und Ellbogengelenk stark eingeknickten Gliedmaßen dar. Diese Ansicht Jaekels ist schwerlich mit guten Gründen zu verteidigen, da sie allen bisherigen, sorgfältigen und durch die Untersuchung der Originale gewonnenen Anschauungen über die Stellung der Gliedmaßen zuwiderläuft. In der gleichen Rekonstruktion ist übrigens der Schädel mit einem

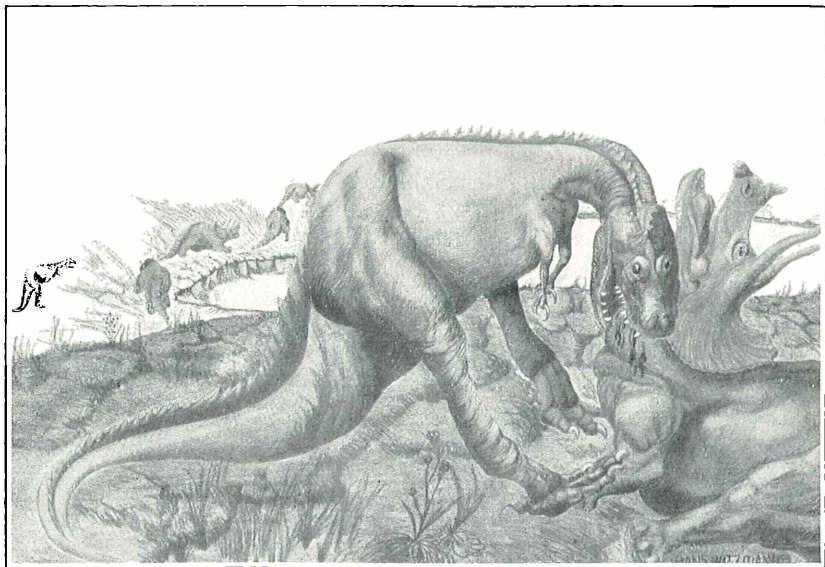


Fig. 160a. Dieses „Lebensbild“ wurde von L. Waagen (Wien) mit der Unterschrift veröffentlicht: „Tyrannosaurus fällt ein Triceratops. Nach Angaben von Dr. L. Waagen rekonstruiert und gezeichnet von Hans Witzmann 1909.“ — (Diese als Karikatur wirkende Rekonstruktion ist als Musterbeispiel für die Folgen dilettantenhafter Beschäftigung mit fossilen Wirbeltieren zu betrachten.) (Nach „Lucas Waagen, „Himmel und Erde“, Bd. II, 1909.)

so stark verlängerten und gekrümmten Oberschnabel bewehrt, daß er im Vergleich zu den anderen Rekonstruktionen fast den Eindruck einer Karikatur hervorruft.

Eine wichtige Frage ist das Verhalten des Nackenschildes

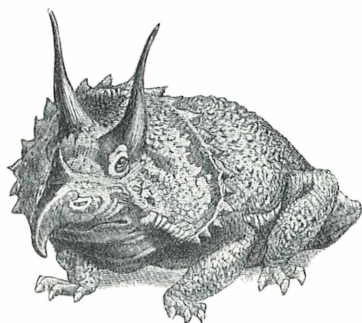


Fig. 161. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Triceratops flabellatus* Marsh. (Nach O. Jaekel, 1910.)

(Fig. 164) zum Halse und zum Rücken und die Frage, ob diese Nackenschutzplatte frei oder in die Nackenhaut derart einbezogen war, daß an eine Bewegung des Schädels nicht gedacht werden könnte. Fast alle Rekonstrukteure nehmen an, daß die Nackenplatte am Hinterrande in einen Kranz spitzer Stacheln auslief. Dagegen erscheint in der von W. D. Matthew 1915 veröffentlichten Rekonstruktion der Nackenschild von einer Haut überdeckt,

die sich auf den Nacken und Rücken fortsetzt. Unter diesen Umständen wäre eine auch nur minimale Bewegung des Schädels ausgeschlossen gewesen und der Vorderteil des Körpers hätte unter Einschluß des Schädels ein starres Ganzes bilden müssen, was keinesfalls anzunehmen ist. Der Rand der Nackenschutzplatte muß unbedingt frei gewesen sein.

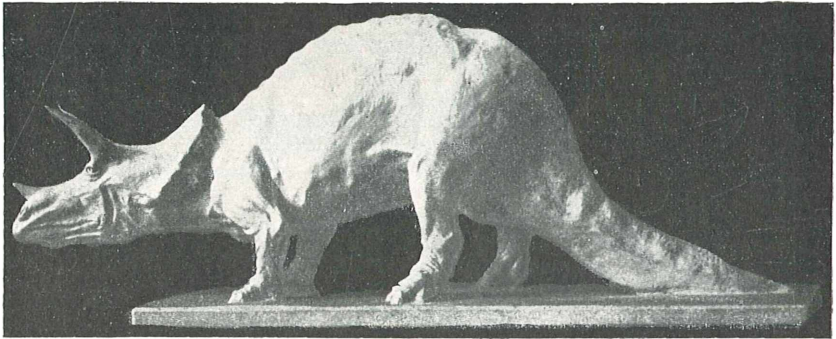


Fig. 162. Rekonstruktion des Lebensbildes (Modell) von *Triceratops prorsus* Marsh.
(Nach Fr. König, 1911.)

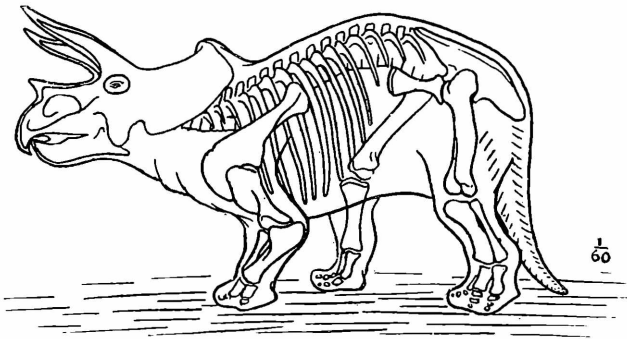


Fig. 163. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Triceratops*. Zu beachten ist die Einbeziehung des Nackenschildes in die Rückenhaut. (Nach W. D. Matthew, 1915.)

In einer sehr interessanten Studie hat R. S. Lull 1908 die Frage zu lösen versucht, in welchem Ausmaße und in welcher Weise die Muskulatur des Halses von *Triceratops* funktionierte. Da die vorderen vier Halswirbel miteinander fest verschmolzen sind (Fig. 165), so liegen hier jedenfalls andere Bewegungsmöglich-

keiten als bei den übrigen Ornithischiern vor. Von Wichtigkeit ist die Feststellung, daß der Gelenkkopf des Hinterhauptes halbkugelig ist und genau in eine entsprechend ausgehöhlte Grube des Atlas heineinpaßt. Daraus darf jedoch nicht der Schluß gezogen

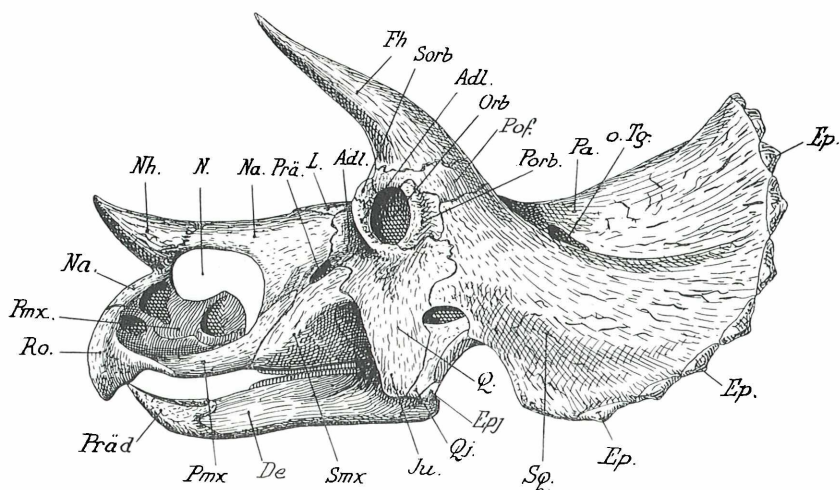


Fig. 164. Rekonstruktion des Schädelskelettes von Triceratops, von der Seite gesehen. (Nach O. Abel, „Die Stämme der Wirbeltiere“, 1919.)

werden, daß die Bewegung des Schädels gegen den Hals nur eine sehr beschränkte gewesen sein kann. Freilich funktionierte der Vorderteil des Halses in mechanischer Hinsicht als einheitliches

Stück, aber da die Verbindung zwischen Kopf und Atlas durch ein reines Halbkugelgelenk erfolgt, so war die Bewegungsfreiheit des Schädels nicht allzu sehr eingeschränkt. Die Bewegung des Schädels gegen den Hals wurde durch zahlreiche Muskeln ermöglicht, die an der Hinterwand des Schädels und an der Unterseite des Nackenschildes inserierten, wie aus dem Vorhandensein zahlreicher tiefer Muskel-

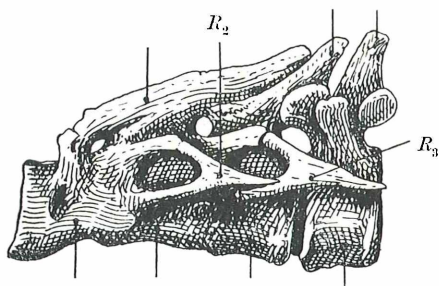


Fig. 165. Halswirbel von Triceratops prorsus Marsh, zum Teil fest miteinander verwachsen (w_1 w_2 w_3), der vierte der Reihe (w_4) frei, R_2 R_3 Halsrippen, n_1 n_3 n_4 Dornfortsätze. (Nach O. C. Marsh.)

ansatzstellen dieser Schädelteile hervorgeht (Fig. 166, 167). So zeigt das Basioccipitale beiderseits eine tiefe Grube, wohl zum Ansatz des Rectus capitis anticus longus bestimmt, der von dem hinter dem zweiten Halswirbel gelegenen Abschnitte der Halswirbel, und zwar von deren Unterseite aus entspringt. Die Funktion dieses Muskels muß die eines Niederziehers des Schädels gewesen sein. Kleinere Muskeleindrücke, die oberhalb der Ansatzstellen für den *M. rectus capitis anticus longus* liegen, entsprechen nach R. S. Lull den Insertionsstellen des *M. rectus capitis anticus brevis*, der von der Außenseite des zweiten Hals-

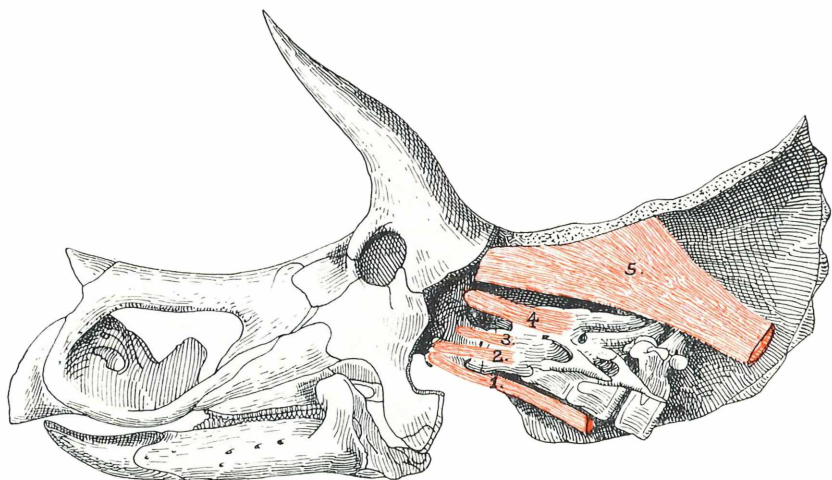


Fig. 166. Rekonstruktion der Hals- und Nackenmuskulatur von *Triceratops serratus* Marsh. Umgezeichnet nach der Rekonstruktion von R. S. Lull (1908). Der von der linken Seite gesehene Schädel ist im hinteren Teile aufgebrochen gedacht. Rot: Muskeln. — 1 = *M. rectus capitis anticus longus*; 2 = *M. rectus capitis anticus brevis*; 3 = *M. rectus capitis posticus minor*; 4 = *M. rectus capitis posticus major*; 5 = *M. complexus major* (*longissimus dorsi*).

wirbels entspringt. Auch dieser Muskel hatte wohl die Aufgabe des Niederziehens des Schädels als auch die eines Seitenwenders, doch scheint seine schwache Insertionsstelle dafür zu sprechen, daß seine Funktion nicht bedeutend war. Jederseits vom Hinterhauptsloch liegen bei *Triceratops* kleine Insertionsgruben für einen Muskel, wahrscheinlich für den *M. rectus capitis posticus minor*, der bei den Schildkröten vom Neuralbogen und der Diapophyse des Atlas entspringt. Da jedoch der ringförmige Atlas von *Triceratops* weder eine separate Neurapophyse noch Querfortsätze trägt, so ist die Ursprungsstelle dieses Muskels wahrscheinlich

weiter hinten auf die Seitenwand des zweiten Halswirbels und vielleicht auch auf die Vorderteile des dritten Halswirbels verschoben gewesen.

Von der Neurapophyse des zweiten Halswirbels entspringt der *M. rectus capitis posticus maior*, der am Supraoccipitale inseriert. Hier findet sich zu beiden Seiten des Hinterhauptsloches, oberhalb

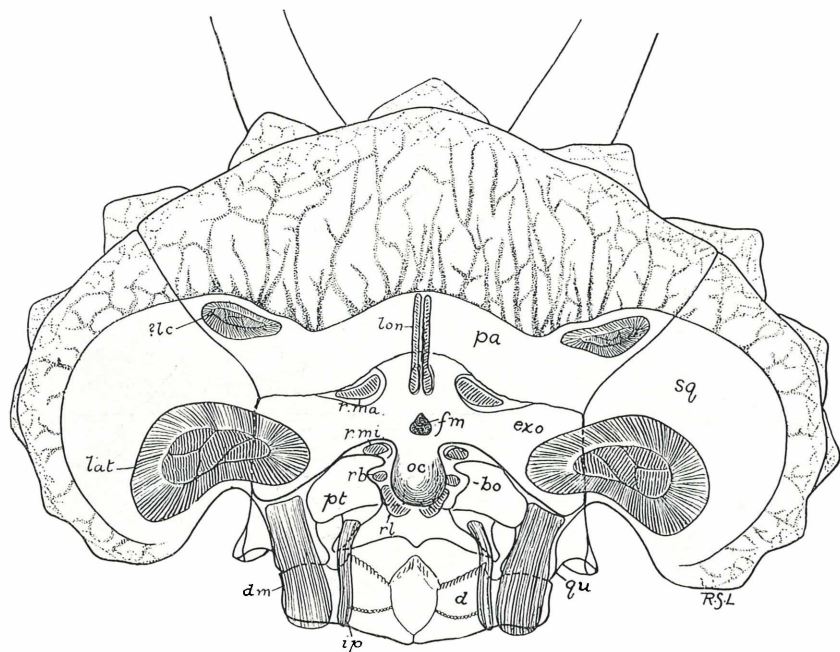


Fig. 167. Rekonstruktion der Muskulatur des Hinterhauptes von *Triceratops serratus* Marsh, durchgeführt von R. S. Lull. (Nach R. S. Lull, 1908.) Knochen: *bo* = Basioccipitale, *d* = Dentale, *exo* = Exoccipitale, *oc* = Condylus occipitalis, *pa* = Parietale, *pt* = Pterygoid, *qu* = Quadratum, *sq* = Squamosum. — Schädelöffnungen: *fm* = Foramen magnum. — Muskeln: *ip* = *M. pterygoideus*, *dm* = *M. depressor mandibulae*, *lat* = *M. complexus minor* (latissimus dorsi), *?lc* = ? *M. levatorclaviculae*, *lon* = *M. complexus maior* (latissimus dorsi), *rb* = *M. rectus capitis anterior brevis*, *rl* = *M. rectus capitis anterior longus*, *rma* = *M. rectus capitis posterior maior*, *rmi* = *M. rectus capitis posterior minor*.

der Insertionsstellen für den *M. rectus capitis posticus minor* je eine tiefe und große Grube, die der Ansatzstelle dieses Muskels zu entsprechen scheint. Der Muskel dient bei der Schildkröte zum Heben und Stützen des Schädels, und die starke Entwicklung bei *Triceratops* ist durch das große Gewicht des Schädels zu erklären. So sehen wir also, daß bei *Triceratops* von den vorderen Halswirbeln vier Muskelpaare entspringen, die zur Hinterwand des

Schädels ziehen, von denen die ventralen und dorsalen sehr kräftig, die lateralen dagegen schwächer ausgebildet sind. Dies läßt den Schluß zu, daß der Schädel zwar hinauf und hinab bewegt werden konnte, die Seitenbewegung dagegen stark eingeschränkt gewesen sein muß.

Von besonderer Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage nach der Beziehung des Nackenschildes zum Halse und dem Grade seiner Bewegungsfreiheit gegen den Nacken ist die Feststellung, daß sich genau oberhalb des Hinterhauptsloches auf dem Supra-occipitale zwei tiefe Insertionsstellen eines Muskelpaares befinden, die sich von hier aus auf die Unterseite des Nackenschildes hinaufziehen und über eine Strecke weit verlaufen, die fast zwei Dritteile der Länge des Schildes ausmacht. Beide Insertionsgruben sind durch einen dünnen Knochenkamm voneinander getrennt. Es kann nach den Untersuchungen Lulls kaum einem Zweifel unterliegen, daß wir hier die Insertionen des *M. complexus major* vor uns haben, der von den Neurapophysen der Halswirbel entspringt und der Funktion nach dem Ligamentum nuchae der Säugetiere entspricht. Dieses Muskelpaar hat die Aufgabe, das Hauptgewicht des Schädels zu tragen und stellt aller Wahrscheinlichkeit nach die Fortsetzung der *M. longissimi dorsi* dar, die dem Rücken entlang ziehen.

Mit diesen Muskeln ist jedoch die Muskulatur des Halses von *Triceratops* keineswegs erschöpft. Auch die *Squamosa* und die angrenzenden Teile der *Exoccipitalia* tragen große Muskelgruben, die vielleicht der vorderen Verlängerung des *M. latissimus dorsi* angehören und wahrscheinlich den *M. complexus minor* umschließen. Die Funktion dieser nach der Größe der Insertionsstellen sehr kräftigen Muskeln, ist nicht mit Sicherheit zu erschließen, doch kann es keinem Zweifel unterliegen, daß der Hals des Tieres außerordentlich muskulös gewesen ist. Und dieses Ergebnis ist von entscheidender Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage nach der Bewegungsfähigkeit des Schädels gegen den Hals; *Triceratops* und ebensowohl auch alle seine Verwandten haben den Schädel keineswegs unbeweglich getragen und nur als Sturmbock verwendet, sondern konnten ihn heben und senken, und der Hinterrand des großen Nackenschildes ist demnach ohne Zweifel frei getragen worden, nicht, wie dies Matthew 1915 in seiner Rekonstruktion zur Darstellung brachte.

Für die Frage nach dem allgemeinen Habitusbilde des *Triceratops* erscheint mir die Feststellung Dollos, daß die *Ceratopsiden*

ursprünglich biped und erst sekundär wieder quadruped geworden sind, von Bedeutung. Solange die Vorfahren der Ceratopsiden noch biped gewesen sind, haben sie wohl aller Wahrscheinlichkeit nach einen langen Schwanz besessen, wie dies für alle bipeden Ornithischier die Regel ist. Die Kürze des Schwanzes von Triceratops und allen anderen Ceratopsiden wäre daher als eine sekundäre Anpassung zu betrachten. Es tritt infolge des quadrupeden Ganges bei den Ceratopsiden die Erscheinung zutage, daß der Schwanz seine Bedeutung als Balancierorgan, die er bei den bipeden Ornithischiern besessen hat, gänzlich einbüßt. Er wird kürzer und berührt schließlich kaum mehr den Boden. Auch bei Stegosaurus finden wir eine Reduktion des Schwanzes, wenn sie auch kaum so weit gegangen ist, als dies von R. S. Lull angenommen worden ist. Daß der Schwanz von Triceratops sehr kurz gewesen ist, hat schon Marsh hervorgehoben, und auch in der letzten Rekonstruktion von W. D. Matthew (1915) kommt dies, freilich hier vielleicht etwas zu stark, zum Ausdruck. Die Reduktion der Zehenzahl dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach schon zur Zeit des bipeden Ganges der Vorfahren eingetreten sein, da wir ja eine analoge Reduktionserscheinung schon bei den typisch bipeden Iguanodontiden usw. vorfinden. Die quadrupede Gangart der Ceratopsiden steht offenbar in ursächlichem Zusammenhang mit der bedeutenden Zunahme des Schädelgewichtes, so wie ja auch die Ausbildung der schweren Panzerplatten der Stegosauriden als die Ursache anzusehen sein dürfte, die bei diesem Stamme der Ornithischier den Übergang von der bipeden zu der quadrupeden Gangart bedingt hat. Diese Erwägungen ermöglichen uns vielleicht auch einen Einblick in die Frage der Armstellung bei den Ceratopsiden und in die Frage nach dem Winkel, den die beiden Hauptabschnitte der Vordergliedmaßen miteinander einschlossen (Fig. 157). Da die Arme der bipeden Ornithischier im Ellbogengelenk ziemlich stark geknickt gewesen sind, so dürfen wir wohl auch annehmen, daß bei dem Übergange zur quadrupeden Gangart die Arme nicht stark gestreckt wurden, sondern die Winkelstellung zwischen Oberarm und Unterarm beibehielten, eine Stellung, die wir ja auch bei den Nashörnern wiederfinden, die mit den Ceratopsiden die größte Habitusähnlichkeit besitzen, die zwischen den größeren Huftieren und den Ornithischiern zu beobachten ist und bei oberflächlicher, auf die morphologischen Merkmale keine Rücksicht nehmender Beobachtung die falsche Vorstellung erwecken kann, daß hier nicht nur Konvergenzerscheinungen, sondern Verwandtschaftsbeziehungen vorliegen, wie

dies ja auch in der Tat vor mehreren Jahren von G. Steinmann vertreten worden ist. Von solchen Verwandtschaftsbeziehungen kann nun freilich keine Rede sein, da die Gruppe der Ceratopsiden einen völlig erloschenen Seitenast des Reptilienstammes darstellt, der keine Fortsetzung in irgendeine Gruppe der späteren Säugetiere oder Reptilien findet. Wir werden indessen kaum fehlgehen, wenn wir für die Lebensweise der Ceratopsiden ähnliche Bedingungen annehmen, unter denen die Nashörner heute leben. Diese Gesichtspunkte müssen auch, entsprechend dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse und Vorstellungen von den Ceratopsiden der Kreideformation, bei einer Rekonstruktion dieser Tiere in ihrer natürlichen Umwelt zum Ausdruck gebracht werden. Wir werden annehmen dürfen, daß die Tiere Dschangelbewohner gewesen sind, eine terrestrische Lebensweise führten und vor den Angriffen der gleichalterigen, gigantischen Raubdinosaurier durch ihre Verteidigungs- und Angriffswaffen in Gestalt der mächtigen Nackenschutzplatte, des aus vielgestaltigen Stacheln und Buckeln bestehenden Hautpanzers sowie durch die spitzen Schädelzapfen in vorteilhafter Weise geschützt waren, so daß sie den Kampf ums Dasein längere Zeit hindurch erfolgreich führen und sich behaupten konnten. Auffallend ist die beschränkte geographische Verbreitung der Ceratopsiden. Sehen wir von den noch sehr ungenügend bekannten Resten von Hierosaurus aus der oberen Kreide Südfrankreichs ab, so erscheinen die Ceratopsiden mit den Unterfamilien der Ceratopsinen und Nodosaurinen auf Nordamerika beschränkt. Da jedoch im Herbst 1922 die Asiatische Expedition unter der Führung von W. Grangner in der Mongolei zahlreiche Reste eines primitiven Vorläufers der Ceratopsiden, *Protoceratops Andrewsii*, entdeckte, ist dadurch die Herkunft dieses Dinosaurierstammes aus Asien sehr wahrscheinlich geworden.

Brontosaurus.

Unter den verschiedenen riesenhaften Sauropoden, deren Reste in den Atlantosaurusschichten Nordamerikas (oberster Jura) gefunden worden sind, gehört Brontosaurus zu den am besten bekannten Formen. Beim Comosee in Wyoming wurde schon zu Ende der siebziger Jahre des vergangenen Jahrhunderts ein fast vollständiges Skelett gefunden, das O. C. Marsh 1879 unter dem

Namen *Brontosaurus excelsus* beschrieb und von dem er 1883 eine vorläufige, 1891 aber eine definitive Rekonstruktion entwarf, die seither in zahlreiche Lehrbücher und in die Schriften der Populärliteratur übergegangen ist (Fig. 168).

Ein zweites, zu zwei Dritteln vollständiges Skelett derselben Art wurde von Walter Granger bei der vom American Museum of Natural History in New York entsendeten Expedition im Jahre 1898 bei „the Nine Mile Crossing of the Little Medicine Bow River“ in Wyoming entdeckt und bildet den Hauptteil (Individuum Nr. 460) des im New Yorker Museum aufgestellten rekonstruierten Skeletts. Die Reste dieses Individuums umfassen den 5., 6., 8. bis 13. Halswirbel, den 1. bis 8. Dorsalwirbel, den 3. bis 19. Schwanzwirbel, alle Rippen, beide Coracoidea, Teile des Sacrums und der Ilia, beide Ischia, beide Pubes, das linke Femur und den linken Astragalus

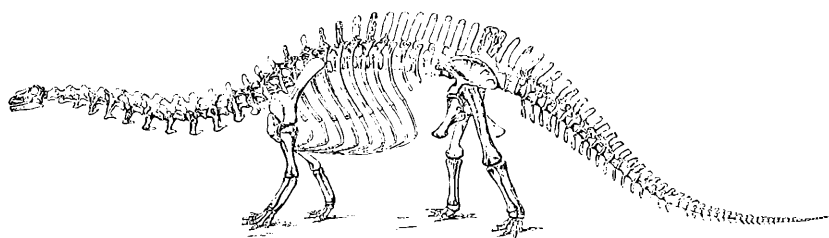


Fig. 168. Rekonstruktion des Skelettes von *Brontosaurus excelsus* Marsh.
(Nach O. C. Marsh, 1891.)

und Teile der linken Fibula. Um das Skelett als möglichst vollständig erscheinen zu lassen und um dem Publikum eine Vorstellung von dem Gesamtbilde des Skelettes zu verschaffen, wurden die Reste des Individuums Nr. 460 vom Medicine Bow River mit den Resten eines zweiten Skelettes derselben Art kombiniert, die bei den Como Bluffs in Wyoming gefunden worden waren (Nr. 222 des Amer. Museum of Nat. Hist.). Von diesem zweiten Skelette wurden die rechte Scapula, der 10. Dorsalwirbel, das rechte Femur und die rechte Tibia entnommen. Ein drittes Skelett aus dem Bone Cabin Quarry in Wyoming (Nr. 339) lieferte die Caudalwirbel vom 20. bis 40., während ein viertes Skelett (Nr. 592) von derselben Fundstelle, das die Metatarsalia des rechten Hinterfußes umfaßte, zur Rekonstruktion dieses Abschnittes verwendet wurde. Die trotz dieser Kombination noch fehlenden Knochen wurden in Gips nachgebildet, und zwar wurden hierzu Abgüsse nach den Originalen des

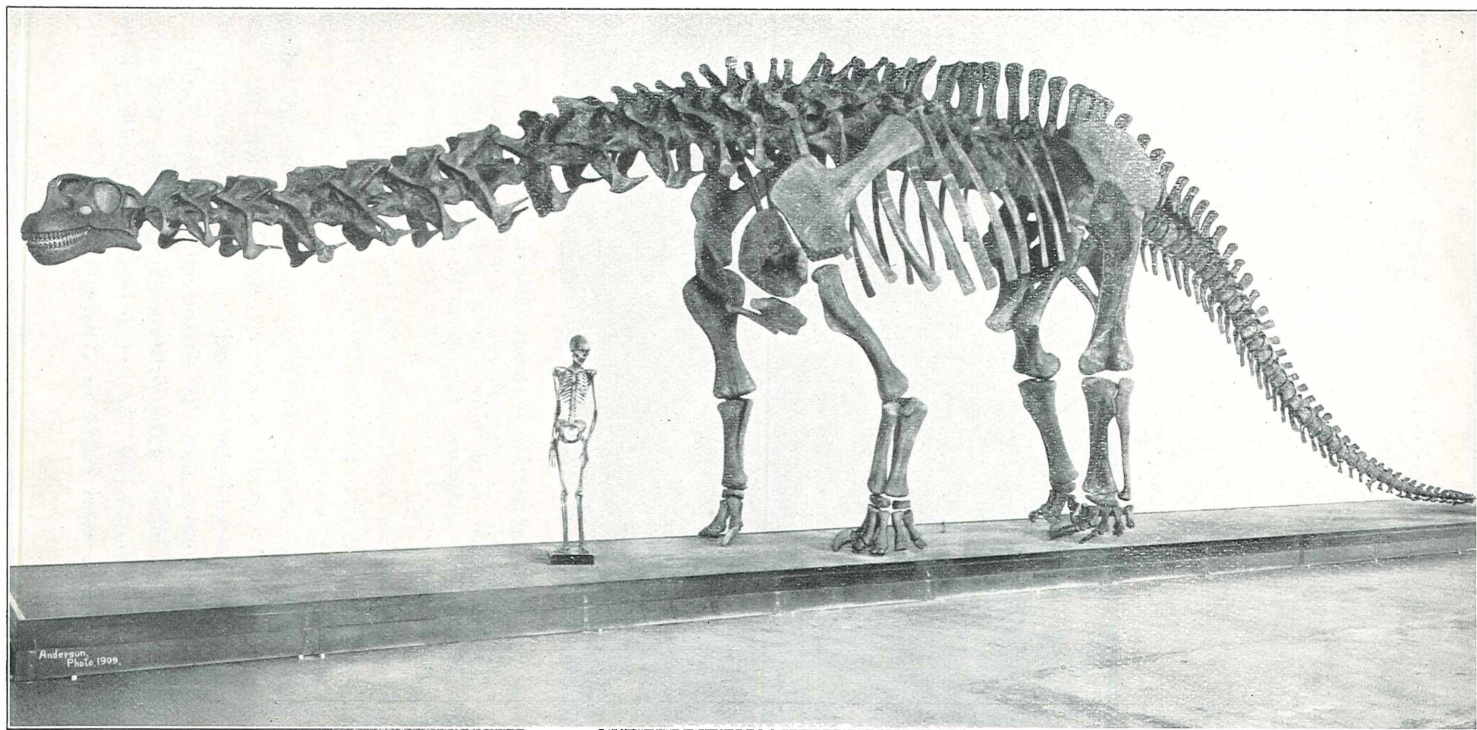


Fig. 169. Rekonstruktion des Skelettes von *Brontosaurus excelsus* Marsh im American Museum of Natural History in New York. (Nach einer von H. F. Osborn zur Verfügung gestellten Photographie.) Das Skelett ist aus mehreren Individuen kombiniert; einige Skeletteile sind in Gips nachgebildet, so Scapula, Radius und Ulna nach Exemplaren des Yale University Museum. Die Montierung (durch A. Hermann) wurde am 10. Februar 1905 beendet.

Yale Museum in New Haven verwendet. Diese Rekonstruktion betrifft die linke Scapula, Humerus, Radius und Ulna; die übrigen Teile wurden auf gleiche Weise nach Individuen des American Museum of Natural History in New York nachgebildet. Der Schädel ist dagegen weder ein Original oder nach einem solchen abgegossen, sondern ist modelliert; für das Modell diente das Schädelfragment eines kleineren Individuums des Yale Museum als Grundlage, und die an diesem fehlenden Partien wurden nach dem Schädel von Morosaurus ergänzt. Die schwierige Montierung



Fig. 170. Aushebung und Verpackung eines Dinosaurierskelettes (Brontosaurus, Fig. 169) in den Morrison Beds (Atlantosaurus Beds), etwa 9 Meilen nördlich vom Medicine Bow River in Wyoming. Das Skelett wurde in Teile zerlegt und diese von Gips umhüllt, um leichter transportiert werden zu können. Das Skelett entdeckte Walter Granger 1898. Rechts auf dem Bilde: W. D. Matthew. (Nach W. D. Matthew.)

des 20 m langen Kolosses erforderte sehr viel Mühe und Zeit; sie wurde von Präparator A. Hermann durchgeführt und am 10. Februar 1905 beendet (Fig. 169).

War schon die Montage als Musealarbeit eine gewaltige Leistung, so bot die Ausgrabung der großen Knochen aus dem harten Gestein noch größere Schwierigkeiten. Die Knochen mußten an Ort und Stelle freigelegt und die einzelnen Teile des Skelettes, um sie leichter und sicherer transportieren zu können, mit einer Gipschicht umhüllt werden (Fig. 170). Die Entfernung dieser Gipschüllen nahm allein fast zwei Jahre in Anspruch.

Schon O. C. Marsh war bei seinen Studien über die Körperform und Körperhaltung von Brontosaurus zu dem Ergebnis gelangt, daß die Gliedmaßen dieses riesigen Reptils in ihrer Stellung eine große Ähnlichkeit mit den Gliedmaßen der Rüsseltiere besessen haben müssen. Der Hals wurde nach der Ansicht von Marsh in schwach S-förmiger Biegung nach vorn gestreckt gehalten, während der auf vier massiven Säulenbeinen stehende Rumpf ziemlich hoch über dem Boden stand; der kräftige Schwanz schleppte beim Schreiten auf dem Boden nach. Die späteren Untersuchungen durch W. D. Matthew und W. Granger bestätigten in den wesentlichen Punkten die Auffassung dieser Körperhaltung von Brontosaurus. Sie wurde auch in einem unter der Leitung von Henry Fairfield Osborn entworfenen, plastischen Rekon-

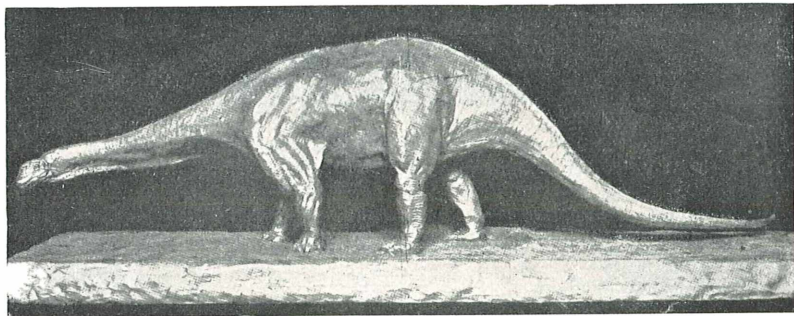


Fig. 171. Modellrekonstruktion des Lebensbildes von Brontosaurus, ausgeführt von Ch. R. Knight unter der Leitung von H. F. Osborn. (Nach H. F. Osborn.)

struktionsmodell von Charles R. Knight (Fig. 171) wie auch in einer Rekonstruktion des Lebensbildes von Brontosaurus durch denselben Künstler zur Darstellung gebracht (Fig. 172). Es wurde auch der Versuch unternommen, eine Rekonstruktion des Skelettes mit einer anderen, mehr an die lebenden Reptilien wie Waran oder Krokodil erinnernden Beinstellung durchzuführen (Fig. 173), aber dieser Versuch zeigte, daß eine derartige Rekonstruktion ein gänzlich unrichtiges Bild von der Gliedmaßenstellung geliefert hätte, und so wurde an der seinerzeit zuerst von O. C. Marsh angenommenen Darstellung der steilstehenden Gliedmaßen festgehalten, zumal die Art der Anordnung der Metapodien mit Entschiedenheit gegen eine plantigrade Stellung der Hand (Fig. 174) und ebenso auch des Fußes sprach, gleichwie dies auch für die zweite vollständig bekannte Sauropodengattung *Diplodocus* aus denselben Schichten

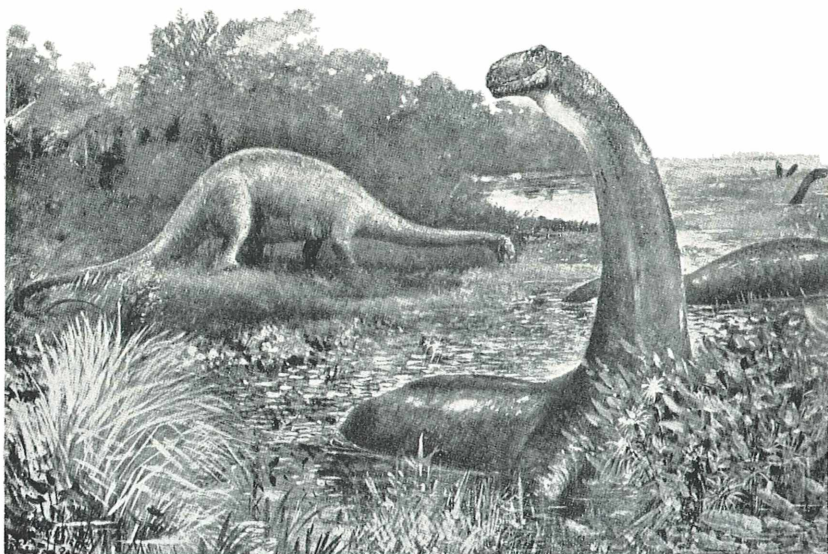


Fig. 172. Rekonstruktion des Lebensbildes von Brontosaurus, ausgeführt von Ch. R. Knight unter der Leitung von H. F. Osborn. (Nach H. F. Osborn.)

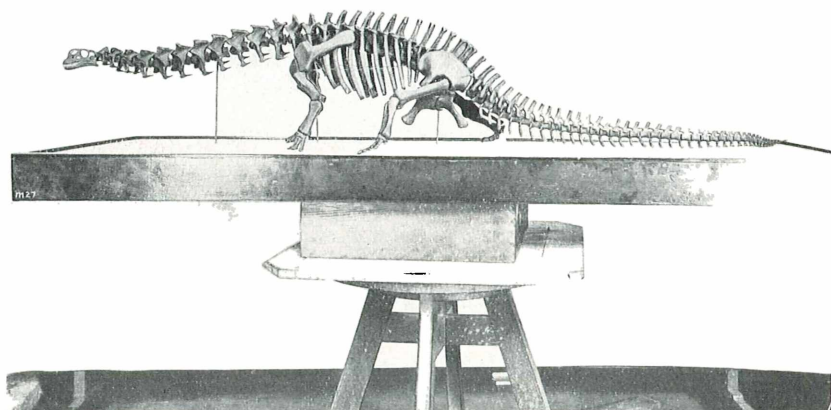
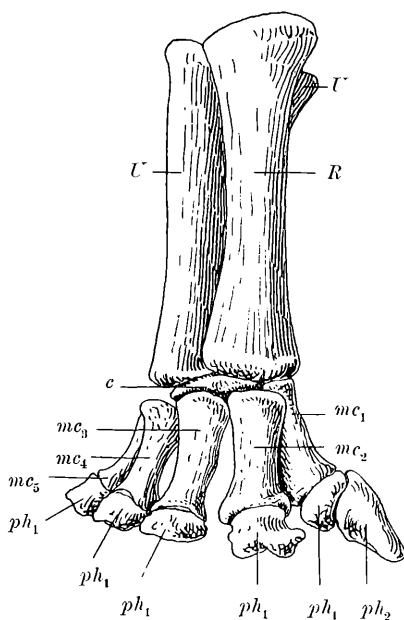


Fig. 173. Rekonstruktionsversuch des Skelettes von Brontosaurus (die Knochen in genauer Proportion, stark verkleinert, modelliert), um ein Bild über die Rekonstruktionsmöglichkeit der hier angenommenen Gliedmaßenstellung zu bekommen; diese Rekonstruktion erwies sich, aus anatomischen Gründen, als unmöglich. (Nach einer von H. F. Osborn zur Verfügung gestellten Photographie des American Museum of Natural History in New York.)

Nordamerikas gilt, wie wir noch eingehender zu besprechen haben werden.

Die verschiedenen Rekonstruktionsbilder, die von *Brontosaurus* entworfen worden sind, folgen in der Mehrzahl den durch die Rekonstruktionen von Marsh und später von Matthew entworfenen Darstellungen, so z. B. die von Smit entworfene und von H. N. Hutchinson veröffentlichte Rekonstruktion (Fig. 175). Indessen scheint bei den meisten dieser Rekonstruktionen übersehen worden zu sein, daß *Brontosaurus* ein auffallend starkes Halsskelett besaß, das für die Anwesenheit einer sehr kräftig entwickelten Hals-

Fig. 174. Rechte Hand und Vorderarm von *Brontosaurus excelsus* Marsh, aus den Morrison Beds (Atlantosaurus Beds) von Wyoming. $\frac{1}{10}$ der natürlichen Größe. Nach diesem Exemplar wurden die zur Zeit der Montierung des *Diplodocus* Carnegiei (Fig. 34) noch unbekannt gewesenen Hände rekonstruiert, die, weil im Ver-
gleiche zu den später entdeckten Handknochen von *Diplodocus* (Fig. 35) zu kurz, die Verhältnisse der Knochen der Vorderextremität in der Rekonstruktion (Fig. 34) unrichtig wiedergeben. U = Ulna, R = Radius, c = die verschmolzenen Carpalia (vgl. damit Fig. 35 B), mc = Metacarpalia, ph_1 = Grundphalangen, ph_2 = Krallenphalange des Daumens. (Nach J. B. Hatcher.)



muskulatur spricht. Der Hals darf daher in den Lebensbildern von *Brontosaurus* nicht so dünn angenommen werden, als dies z. B. in der von Smit entworfenen Rekonstruktion der Fall ist. Die Smitsche Rekonstruktion (Fig. 175) nimmt auch eine plantigrade Stellung der Hand an, was nach den Befunden an den Metapodien von *Brontosaurus* ebenso wie bei den anderen Sauropoden, deren Handskelette wir kennen, unmöglich ist.

Um die richtige Stellung der Gliedmaßen und ihrer einzelnen Abschnitte zu ermitteln, wurden von W. D. Matthew und W. Granger die Gliedmaßenabschnitte in verschiedene Stellungen

zueinander zu bringen gesucht und die Muskeln durch Papierstreifen ergänzt, die sich von den Ursprungs- zu den Ansatzstellen spannten. „The action and play of the muscles on the limb of the Brontosaurus could then be studied, and the bones adjusted until a proper and mechanically correct pose was reached. The limbs were then permanently mounted in this poses, and the skeleton as it stands is believed to represent, as nearly as study of the fossil enables us to know, a characteristic position that the animal actually assumed during life.“

Nach dieser Auffassung, die sowohl in der älteren Rekonstruktion von O. C. Marsh als in der neueren Skelettrekonstruktion

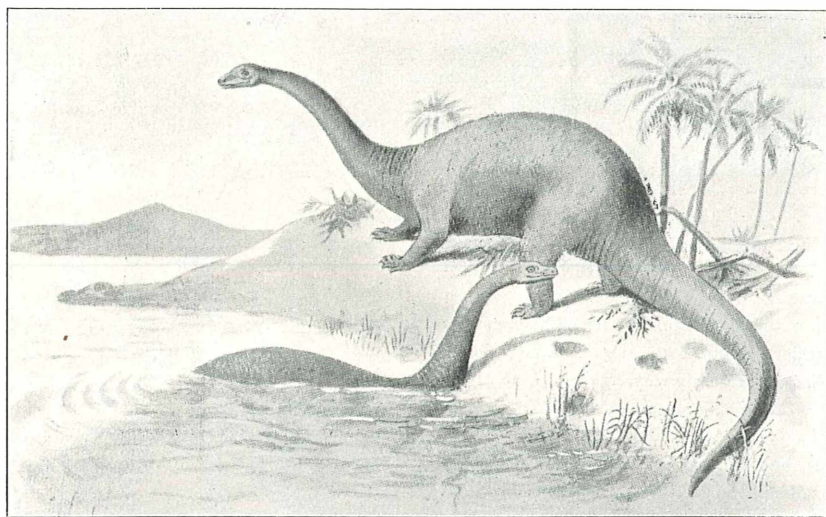


Fig. Lebensbild von *Brontosaurus excelsus*. (Nach J. Smit.)

durch W. D. Matthew zum Ausdruck gebracht ist, erscheint *Brontosaurus* in seiner allgemeinen Körpergestalt von allen lebenden Großtieren durchaus verschieden. Der Schwanz erinnert zwar durch seine Stärke und Länge an den verschiedener lebender Reptilien, wie z. B. an Krokodile und Eidechsen, aber der lange und sehr kräftige Hals ist bei keinem lebenden Reptil ähnlich gestaltet. Die Gliedmaßen erinnern in ihrer Haltung und Stellung an die Säulenbeine der Elefanten, und können, wie aus der Form der Gelenke hervorgeht, keinesfalls eine Stellung wie z. B. bei einem Krokodil oder einer Eidechse besessen haben. Dagegen spricht vor allem die Art der Anordnung der Metacarpalia unter dem Carpus, die

sich nicht nur bei Brontosaurus, sondern auch bei den anderen Sauropoden, deren Handskelett wir genauer kennen, in einer Weise aneinanderschließen, daß an der Digitigradie der Hand kein Zweifel bestehen kann. Der verhältnismäßig sehr kleine Schädel ist mit einem Gebisse ausgestattet gewesen, das weder zu einer räuberischen Lebensweise geeignet, noch auch instande war, Pflanzen zu zermahlen oder zu zerreiben, wie dies z. B. die Gebißtypen von Iguanodon, Stegosaurus, Triceratops, Trachodon usw. zeigen. Das Gebiß von Morosaurus, einem nahen Verwandten von Brontosaurus, bildete eine Art Fangrechen, der nur geeignet war, schwimmende Pflanzen zu ergreifen, die wahrscheinlich in großen Mengen verschluckt

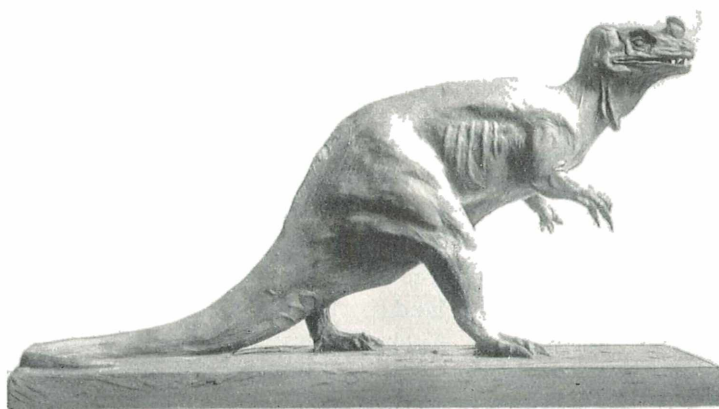


Fig. 175 a. Rekonstruktion des Lebensbildes (Modell) von Megalosaurus aus dem oberen Jura Europas. Ausgeführt vom akad. Maler Franz Roubal unter der Leitung von O. Abel im Paläobiologischen Institute der Universität Wien, 1924. (Original.)

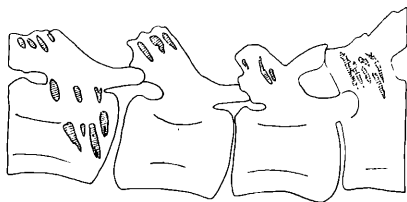
wurden. Daß die großen Tiere Wasserbewohner waren, geht übrigens noch aus einem anderen Merkmale des Skeletts hervor. Die Rippen, Gliedmaßenknochen und Schwanzknochen sind außergewöhnlich massiv gebaut und besitzen eine dichte Struktur; dagegen sind die Rückenwirbel und Halswirbel sowie der Schädel sehr zart gebaut und von Luftzellen erfüllt. Wenn beim montierten Skelett eine Linie vom Hüftgelenk zum Schulterblatte gezogen wird, so sind alle oberhalb dieser Linie gelegenen Knochen von Luftzellen erfüllt und sehr leicht und zart gebaut, die unterhalb dieser Linie gelegenen Skeletteile dagegen massiv. Diese Linie

scheint nach den Untersuchungen von W. D. Matthew mit der Linie zusammenzufallen, bis zu der die Brontosaurier im Wasser zu stehen pflegten. Indessen war es ihnen wohl auch möglich, in tieferes Wasser zu waten, da ihnen der lange Hals die Möglichkeit bot, an der Oberfläche Luft zu schöpfen. Schwimmer sind diese großen und schwerfälligen Tiere wohl kaum gewesen, wie man dies vielfach angenommen hat, aber es dürfte auch die von E. S. Riggs und J. B. Hatcher vertretene Ansicht, daß die Brontosaurier eine vorwiegend terrestrische Lebensweise geführt haben, heute nur wenige Anhänger zählen. Die Anschauungen, die zuerst Sir Richard Owen, Edward Drinker Cope und neuerdings W. D. Matthew über die Lebensweise der Brontosaurier geäußert haben, und nach denen sich die Tiere hauptsächlich im Wasser aufhielten, scheint die richtige zu sein. Wenn jedoch Matthew die Fähigkeit der Brontosaurier, gelegentlich zu schwimmen, für möglich hält, so ist diese keineswegs ausgeschlossen, aber die regelmäßige Art der Fortbewegung wird doch wahrscheinlich ein langsames Waten auf dem Grunde seichter Wässer gewesen sein. Gegen die von Matthew vertretene Auffassung, daß die Brontosaurier dazu unfähig gewesen sein müssen, ausschließlich auf trockenem Lande zu leben, machte Samuel Wendell Williston geltend: „I cannot agree with this view — the animals must have laid their eggs upon land — for the reason that reptile eggs cannot hatch in water.“ Auch Henry Fairfield Osborn hat die Ansicht ausgesprochen, daß die Eiablage der Brontosaurier auf dem Festlande stattgefunden haben müsse. Dem hält Matthew entgegen, daß wir keine zwingenden Anhaltspunkte dafür besitzen, daß die Brontosaurier und überhaupt die Sauropoden eierlegende Tiere gewesen sind. Auch Ichthyosaurus, der zweifellos zu einem auch nur gelegentlichen Aufenthalt auf festem Lande vollständig unfähig gewesen sein muß, ebenso wie die Delphine, muß vivipar gewesen sein. Ich möchte hinzufügen, daß dies auch für einige andere Gruppen fossiler Reptilien, wie z. B. für die Mosasaurier, angenommen werden muß. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die sauropoden Dinosaurier ihre Jungen lebend zur Welt brachten, und es ist nicht notwendig, nur aus dem Grunde der Annahme einer Eiablage der Sauropoden auf trockenem Lande ihre ausschließlich aquatische Lebensweise zu bezweifeln. Für diese Theorie spricht auch das Verhalten der Gelenkenden der großen Sauropoden. Obwohl es bezweifelt wurde, daß die Gelenkenden von Brontosaurus ebenso wie die der übrigen Sauropoden mit einer sehr dicken

Knorpelschicht überzogen gewesen sind, so ist doch kein Zweifel daran möglich, daß die großen Extremitätenknochen bei den Sauro-poden ebenso wie bei anderen aquatischen Reptilien und Säugetieren mit „unvollkommenen“ Gelenken endeten. „If the full weight“, sagt W. D. Matthew, „of the animal came on these imperfect joints the cartilage would yield and the ends of the bones would grind against each other, thus preventing the limb from moving without tearing the joint to pieces. The massive, solid limb and foot bones weighted the limbs while immersed in water, and served the same purpose as the lead in a diver's shoes, enabling the Brontosaurus to walk about firmly and securely under water“.

Andererseits sind jedoch die Gelenke der Halswirbel und der Rückenwirbel außerordentlich breit und gut entwickelt, schließen genau aneinander und müssen daher mit einer sehr dünnen Knorpelschicht überzogen gewesen sein. Diese Erscheinung ist wahrscheinlich ebenso wie die zellige Struktur der über der Wasserlinie

Fig. 176. Wirbel eines großen Sauro-poden (Brontosaurus) aus den Morrison Beds von Wyoming mit Spuren von Bissen eines Raubdinosauriers. Vgl. Fig. 177. (Nach H. F. Osborn.)



liegenden Knochen durch die regelmäßige Lage dieser Skeletteile außerhalb des Wassers bedingt.

Das Wohngebiet der Brontosaurier sind somit aller Wahrscheinlichkeit nach die seichten, mit reichem Pflanzenwuchs bedeckten Ausstände und Lachen der großen Ströme und die Ufer der Süßwasserseen gewesen, die sich an der Wende der Jura- und Kreideformation in Colorado, Wyoming usw. ausdehnten. Dort waren sie auch vor den Angriffen der großen terrestrischen Raubdinosaurier sicher, die unter den landbewohnenden Reptilien der damaligen Zeit als gefährliche Räuber gehaust haben. Gegen die Angriffe der sumpfbewohnenden Krokodile schützte der kräftige Schwanz, dessen Schläge einen Angreifer unschädlich machen konnten. Der Körper der Brontosaurier dürfte kaum mit Hornstacheln oder Hornplatten bedeckt gewesen sein; jedenfalls sind niemals knöcherne Hautpanzerbildungen zusammen mit den Knochenresten dieser Sauro-poden aufgefunden worden.

Wenn einer dieser Riesen, die ein sehr hohes Lebensalter erreicht haben dürften, verendete, und die Verwesungsgase den schweren Körper in die Höhe hoben, konnte der Kadaver von Strömungen an das Ufer geschwemmt werden. Dann konnten auch die großen Raubdinosaurier an den Resten des Riesen, der sich in den Tiefen vor ihren Nachstellungen bergen konnte, an seiner Leiche ihre Mahlzeit halten. An einem unvollständigen Skelette, das J. L. Wortman und W. C. Knight bei der Expedition des Amerikanischen Museums im „Bone Cabin Quarry“ in

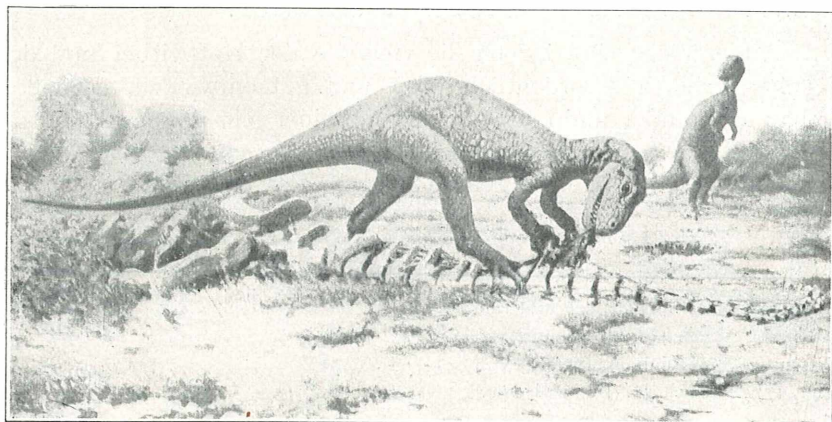


Fig. 177. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Antrodemus valens*, einem karnivoren Dinosaurier aus dem obersten Jura Nordamerikas (Wyoming). Neben dem Skelette, das dieser Rekonstruktion zur Grundlage diente, wurde der hintere Teil der Wirbelsäule eines *Brontosaurus* gefunden, die an zehn Schwanzwirbeln starke Bißspuren aufwies. Neben den Wirbeln lagen einzelne Zähne von *Antrodemus*. Gemälde von Ch. R. Knight, ausgeführt unter der Leitung von H. F. Osborn für das American Museum of Natural History in New York. (Nach H. F. Osborn, 1911.)

Wyoming 1897 entdeckten, waren zahlreiche Spuren von Bissen eines großen Raubdinosauriers zu beobachten (Fig. 176). Neben diesen Resten lagen mehrere Zähne eines großen Raubdinosauriers, und zwar von der Gattung *Antrodemus*, ohne daß von dieser andere Reste in der Nähe angetroffen worden wären. Auch in der Nähe anderer Reste großer Sauropoden mit solchen Bißspuren wurden einzelne abgebrochene, isolierte *Antrodemus*-Zähne gefunden, und es kann diese Erscheinung wohl kaum anders gedeutet werden, als daß sich diese Räuber bei dem Fraße einige Zähne ausgebissen haben. Diese Erwägung hat dazu geführt, einen solchen Raubdinosaurier, dessen Skelett später an anderer Stelle zum Vorschein

kam, in fressender Stellung an den Resten von Brontosaurus zu montieren (Fig. 177). An der Rekonstruktion von Ch. R. Knight, die unter der Leitung von H. F. Osborn ausgeführt wurde, ist jedoch auszusetzen, daß der Kadaver von Brontosaurus, an dem Antrodemus, seine Mahlzeit haltend, dargestellt ist, nicht an dem Ufer einer Wasserfläche, sondern in der trockenen Steppe liegend gezeichnet ist.

Camarasaurus.

Unsere Vorstellungen über das Lebensbild von Brontosaurus sind in der letzten Zeit durch die sehr eingehenden Untersuchungen von Henry Fairfield Osborn und Charles Craig Mook, die 1921 veröffentlicht wurden¹⁾, wesentlich beeinflusst worden und sie sind geeignet, auch unsere Vorstellungen von dem Lebensbilde des Diplodocus, von dem weiter unten die Rede sein wird, zu vervollständigen.

Die ersten Funde von Camarasaurus wurden im Frühjahr 1877 von O. W. Lucas gemacht, der in der Nähe von Canyon City, Colorado, unweit des in den Arkansas River einmündenden Oil Creek, mehrere riesige Knochen fand, die er an Professor Edward Drinker Cope nach Philadelphia sandte. Sofort eingeleitete Ausgrabungen in größerem Umfange förderten eine so große Anzahl von Knochen zutage, daß Dr. John Ryder schon im Jahre 1877 den Versuch wagte, eine Skelettreakonstruktion dieses großen Dinosauriers durchzuführen, die sich noch heute im American Museum of Natural History in New York befindet (Fig. 178). Die Type der Gattung und Art erhielt den Namen Camarasaurus supremus Cope. Das ganze Material gelangte mit der Cope-Collection später in den Besitz des Amerikanischen Museums zu New York.

Der von Marsh aufgestellte Name Morosaurus, der bisher in der Literatur gebräuchlich war, ist, wie Osborn dargelegt hat, durch den schon früher von Cope aufgestellten Namen Camarasaurus zu ersetzen.

1) H. F. Osborn and Ch. Craig Mook: Camarasaurus, Amphicoelias, and other Sauropods of Cope. Memoirs of the American Museum of Natural History, New Series, Vol. III, Part III, January 1921.

Somit muß der zuerst von H. F. Osborn beschriebene und abgebildete Schädel von *Morosaurus* als die Grundlage der Rekonstruktion des Schädels von *Camarasaurus* herangezogen werden (Fig. 179); es konnte der Versuch unternommen werden, unter

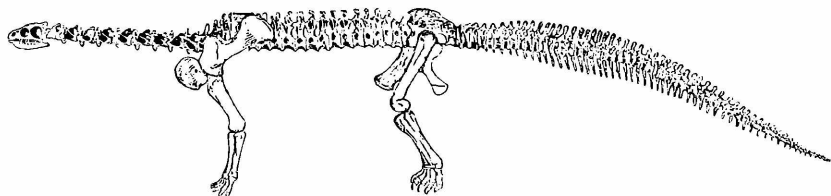


Fig. 178. Erste Rekonstruktion des Skelettes von *Camarasaurus supremus* Cope, ausgeführt von Dr. John A. Ryder unter der Leitung von E. D. Cope.
(Nach H. F. Osborn, 1921.)

Berücksichtigung des Schädelbildes lebender Eidechsen und der neuseeländischen Hatteria eine Rekonstruktion des Kopfes von *Camarasaurus* auszuführen, ein Versuch, der als außerordentlich gelungen bezeichnet werden darf (Fig. 180).

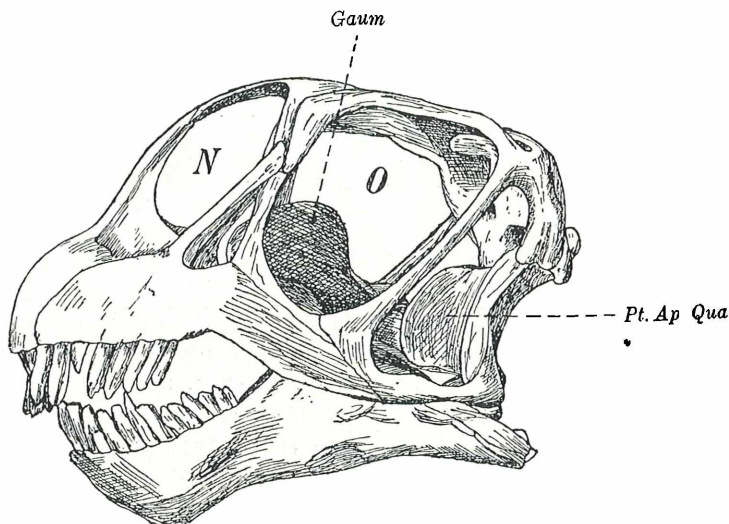


Fig. 179. Schädelskelett von *Morosaurus grandis* aus den Morrison Beds von Wyoming. $\frac{1}{2}$ der natürl. Größe. (Nach H. F. Osborn, umgezeichnet von J. Versluys.)
N = Nasenöffnung, *O* = Augenöffnung, *Gaum* = Knochen der Gaumenregion (Pterygoid ?), *Pt. Ap. Qua* = pterygoidale Apophyse des Quadratoms.

Ebenso ist nunmehr nicht nur das ganze Skelett in sorgfältiger Weise rekonstruiert worden (Fig. 181 und 182), sondern es wurden auch von W. K. Gregory eingehende Rekonstruktionsversuche

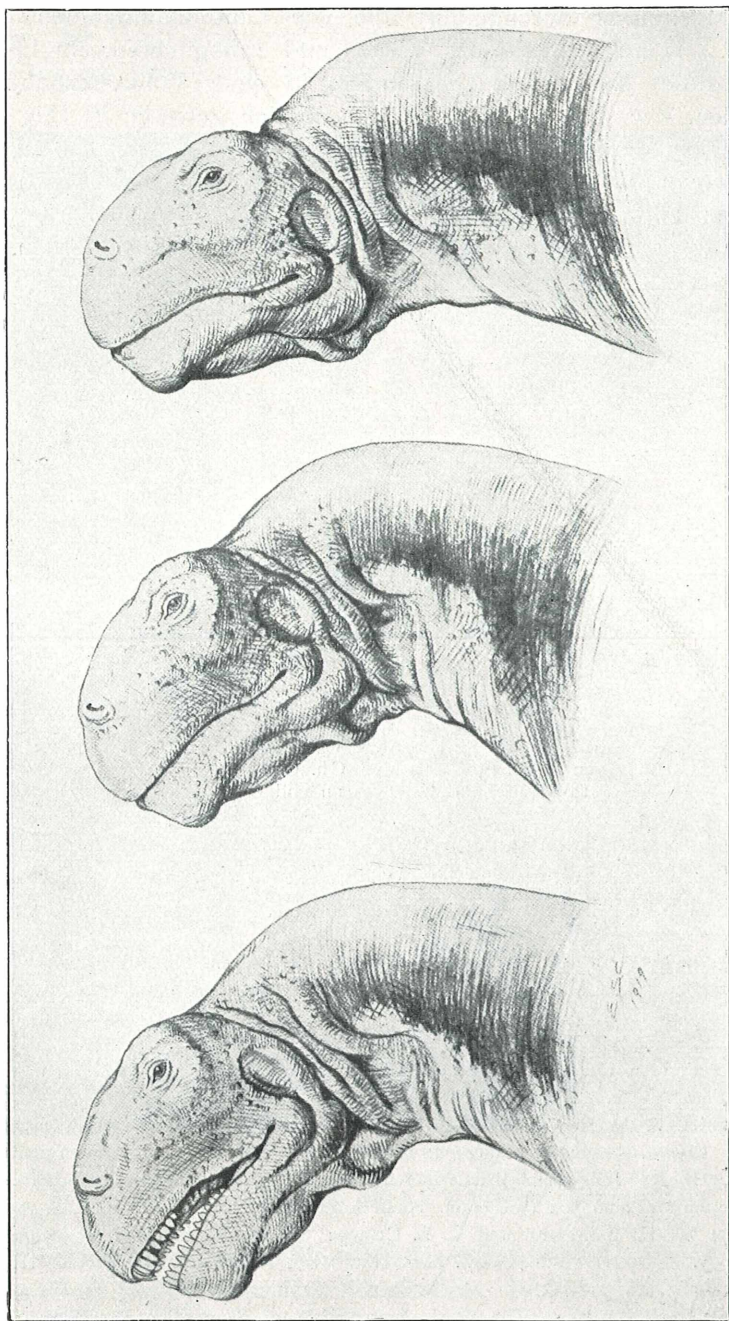


Fig. 180. Rekonstruktionsstudie des Kopfes von Camarasaurus, gezeichnet von E. S. Christman, 1919, in drei Stellungen. (Nach H. F. Osborn und Ch. C. Mook.)

der Muskulatur durchgeführt, die von Laufbildaufnahmen durch R. L. Ditmars unterstützt wurden und ermöglichten, ein Lebensbild dieses sauropoden Dinosauriers in einer Vollkommenheit zu erzielen, wie dies bisher noch nie möglich gewesen ist (Fig. 185).

Über die Muskulatur der Dinosaurier sind zwar schon früher, zuerst von L. Dollo¹⁾ und später von Fr. von Huene²⁾ u. a., Studien angestellt worden; die eigentümlichen verknöcherten Muskeln, die meist als verknöcherte „Sehnen“ bezeichnet wurden, sind in letzter Zeit Gegenstand eingehenderer Untersuchungen von H. V. Vallois³⁾ und F. Broili⁴⁾ gewesen, aber eine einheitliche

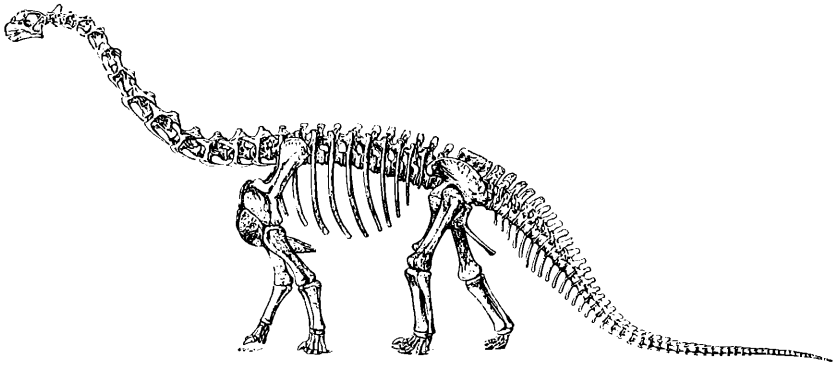


Fig. 181. Rekonstruktion des Skelettes von *Camarasaurus supremus* Cope, ausgeführt unter der Leitung von H. F. Osborn und Ch. C. Mook von Erwin S. Christman (1918). (Nach H. F. Osborn und Ch. C. Mook, 1921.)

Durcharbeitung des ganzen Problems verdanken wir erst den sorgfältigen Untersuchungen von W. K. Gregory and C. L. Camp⁵⁾ sowie den vor kurzem veröffentlichten Studien von A. S. Romer⁶⁾.

1) L. Dollo: Note sur la présence chez les oiseaux du „troisième trochanter“ des Dinosauriens et sur la fonction de celui-ci. Bull. du Musée Roy. d'Histoire naturelle de Belgique, T. II, 1883, p. 13, Pl. I. — Ders.: Note sur les ligaments ossifiés des Dinosauriens de Bernissart. Arch. de Biologie, T. VII, 1886, p. 249—264, Pl. VIII—IX.

2) F. von Huene: Die Dinosaurier der europäischen Triasformation. Geolog. u. paläontol. Abhandl., Suppl. I, 1908.

3) H. V. Vallois: Reconstitution de quelques muscles des Dinosauriens Ornithopodes. Compt. Rend. des Séances de la Soc. de Biologie, T. 85, 26. Nov. 1921, p. 971.

4) F. Broili: Über den feineren Bau der „verknöcherten Sehnen“ (= verknöcherten Muskeln) von Trachodon. Anat. Anz., Bd. 55, Nr. 20/21, 1922, S. 465—475.

5) W. K. Gregory and C. L. Camp: Studies in comparative myology and osteology. Part III. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXVIII, 1918, p. 447—563, Pl. 39—50.

6) A. S. Romer: The pelvic musculature of Saurischian Dinosaurs. Ibidem, Vol. XLVIII, 1923, Dec. 20, p. 605—617.

Besonders A. S. Romer hat auf Grund sehr eingehender Vergleiche der Ursprungs- und Insertionsstellen der Beckenmuskeln der Krokodile mit denen der Saurischier sehr wichtige Ergebnisse

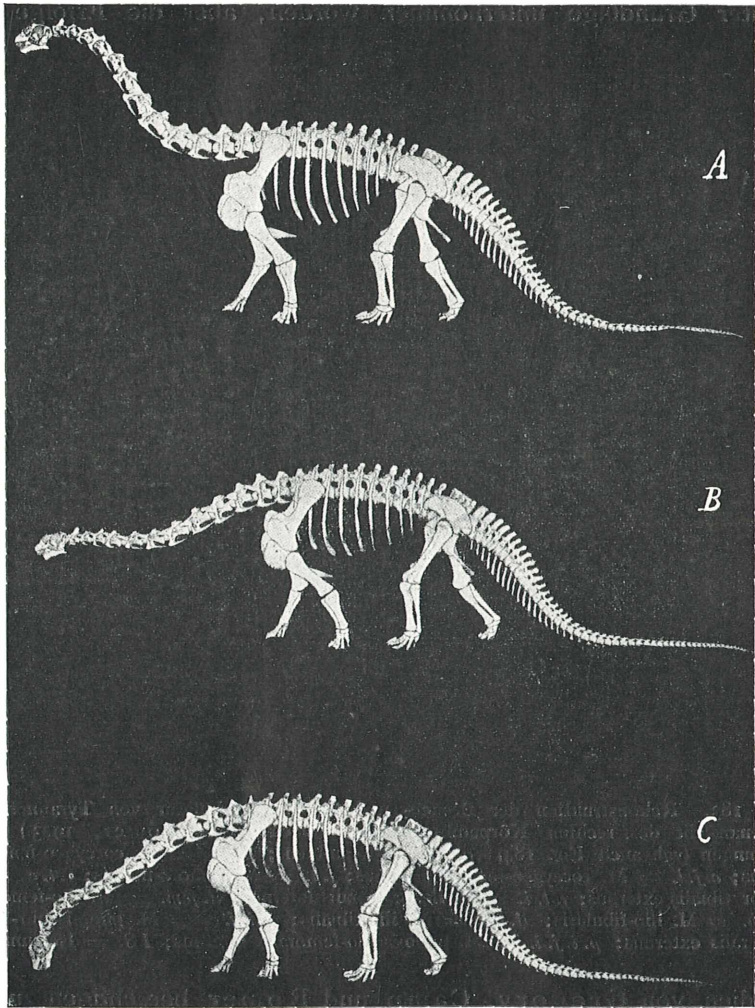


Fig. 182. Skelettreakonstruktion von Camarasaurus in drei verschiedenen Stellungen.
(Nach H. F. Osborn und Ch. C. Mook, 1921.)

erzielt. So ist es heute bereits möglich, die Muskulatur der Beckenregion und des proximalen Abschnittes der hinteren Extremitäten mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit rekon-

struieren zu können, wie die beistehenden Abbildungen (Fig. 183, 184) zeigen.

Früher ist das Problem der Rekonstruktion der Muskulatur bei fossilen Wirbeltieren nur ganz vereinzelt und nicht auf genügend breiter Grundlage unternommen worden, aber die Erfolge der

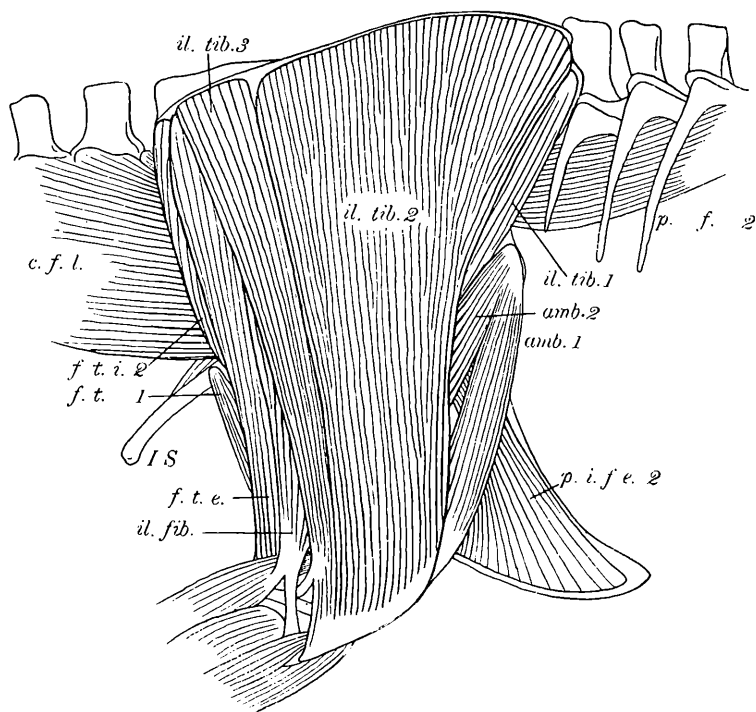


Fig. 183. Rekonstruktion der Becken- und Schenkelmuskulatur von Tyrannosaurus. Seitenansicht des rechten Körperabschnittes. (Nach A. S. Romer, 1923.) Abkürzungen (vgl. auch Fig. 184): *amb.* = M. ambiens; *c. f. b.* = M. coccygeo-femoralis brevis; *c. f. l.* = M. coccygeo-femoralis longus; *f. t.* = M. femoro-tibialis; *f. t. e.* = M. flexor tibialis externus; *f. t. i.* = M. flexor tibialis internus; *il. fem.* = M. ilio-femoralis; *il. fib.* = M. ilio-fibularis; *il. tib.* = M. ilio-tibialis; *p. i. f. e.* = M. pubo-ischio-femoralis externus; *p. i. f. i.* = M. pubo-ischio-femoralis internus; *IS* = Ischium.

Studien von Gregory, Camp und Romer berechtigen zu der Hoffnung, daß diese Untersuchungen eine neue Entwicklungsperiode der Paläozoologie einleiten. Aus morphologischen Studien am Skelette allein kann ja eine erschöpfende Vorstellung von der Funktion der einzelnen Skelettkomponenten nicht gewonnen werden, sondern nur in Verbindung mit sorgfältigen Untersuchungen über die Physiologie der Gelenke und die aus den Ursprungs- und Ansatz-

flächen der Muskeln zu erschließende Lage, Stärke und Physiologie der freilich leider nicht erhaltenen Muskeln des fossilen Wirbeltieres. Daraus erhellt, daß myologische Studien an rezentem Material eine ebenso notwendige Grundlage für paläobiologische Untersuchungen bilden müssen, wie für osteologische Untersuchungen an fossilen Wirbeltieren gründliche Vergleiche mit dem Knochenbaue rezenter Formen von unerläßlicher Notwendigkeit sind. Darüber, daß die Paläobiologie durch die Ausdehnung ihres

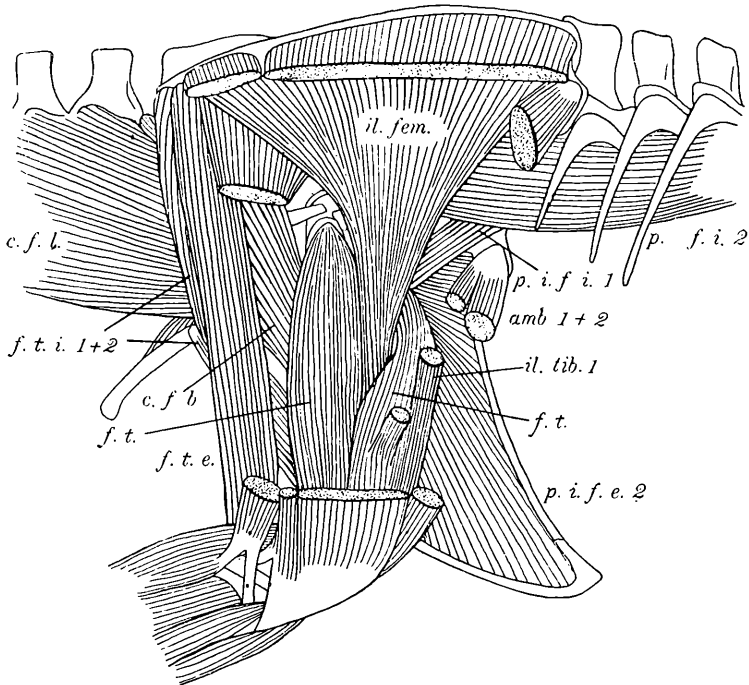


Fig. 184. Rekonstruktion derselben Muskelregion wie in Fig. 183, aber M. ilio-tibialis, ambiens und ilio-fibularis abgedeckt. (Nach S. Romer, 1923.)

Forschungsgebietes auf die Myologie eine sehr wesentliche Förderung erfahren wird, kann nach den bisherigen Ergebnissen kaum ein ernster Zweifel bestehen.

Zu den wichtigsten, und man darf wohl sagen, überraschendsten Ergebnissen dieser rekonstruktiven Studien durch Osborn, Craig, Gregory und Romer gehört die nunmehr ganz anders verlaufende Profilinie des Rumpfes von Camarasaurus (l. c., S. 374). Die Schulterregion erscheint nicht nur viel stärker als wir

bisher angenommen hatten, sondern auch viel höher, so daß der Widerrist über die Profillinie der Sacralregion zu stehen kommt. Ebenso erscheinen nach neueren Studien Osborns, Craigs und Mooks auch bei *Apatosaurus* die Schultern gegenüber der Sacralregion bedeutend erhöht. Dies bildet einen wichtigen Gegensatz zu den Rekonstruktionen von *Brontosaurus* und von *Diplodocus*, bei denen die Schulterregion wesentlich tiefer zu liegen scheint.

Seit den Untersuchungen von W. J. Holland über die Gelenkverbindung des Schädels von *Diplodocus* mit dem Halse ist es wahrscheinlich, daß bei den Sauropoden die Schädelachse nicht in die direkte Verlängerung der Halsachse zu liegen kommt, sondern daß der Schädel nach unten gesenkt getragen wurde, d. h. daß

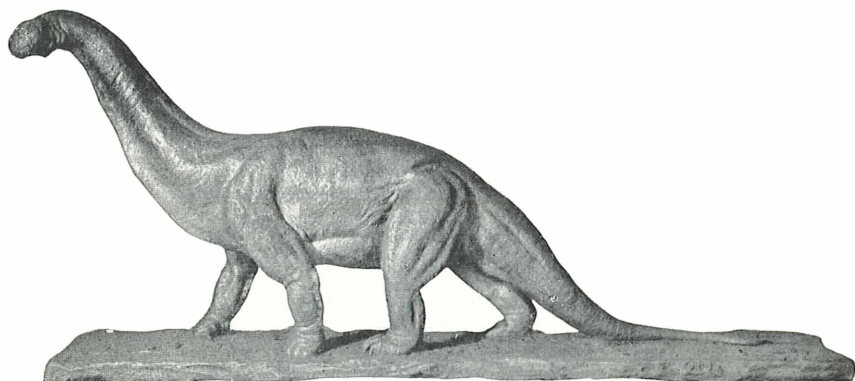


Fig. 185. Modell von *Camarasaurus supremus* Cope, ausgeführt von E. S. Christman unter der Leitung von W. K. Gregory und unter Beiwirkung von H. F. Osborn und Ch. C. Mook. (Nach H. F. Osborn und Ch. C. Mook, 1921.)

seine Achse in einem Winkel zur Halsachse stand, so daß, wie Osborn und Craig (l. c., S. 375) betonen, nur das unterste der drei Rekonstruktionsbilder des Schädels von *Camarasaurus* (Fig. 180) als richtig zu bezeichnen sein dürfte. Die Rekonstruktion des Lebensbildes von *Camarasaurus* (Fig. 185) trägt dieser wahrscheinlichen Schädelhaltung bereits Rechnung.

Von den bisher bekannt gewordenen großen Sauropoden, deren Skelettreste eine greifbare Vorstellung von dem Lebensbilde der Tiere gestatten, hat *Camarasaurus* den gedrungensten Körper und die höchste Schulterhöhe besessen.

Es mag hier noch hervorgehoben werden, daß die erste Rekonstruktion des Lebensbildes eines Sauropoden, die auf wissen-

schaftlicher Grundlage beruhte, unter der Leitung von E. D. Cope von Charles R. Knight im Jahre 1897 veröffentlicht wurde. Sie stellt den mit *Camarasaurus* verwandten *Amphicoelias altus* Cope, vom gleichen Fundorte wie *Camarasaurus*, dar (Fig. 186) und es mag hervorgehoben werden, daß dieser erste Versuch der Re-



Fig. 186. Lebensbild von *Amphicoelias altus* Cope, ausgeführt von Ch. R. Knight unter der Leitung von E. D. Cope, 1897. (Nach Wm. H. Ballou, 1897, aus H. F. Osborn und Ch. C. Mook, 1921.)

konstruktion des Lebensbildes eines sauropoden Dinosauriers von unseren heutigen Vorstellungen, die auf einer weitaus breiteren Grundlage und viel eingehenderen Studien beruhen, in den großen, allgemeinen Grundzügen nicht allzu weit verschieden ist, obgleich in der Auffassung von Einzelheiten wesentliche Gegensätze bestehen.

Diplodocus.

Unter den tetrapoden Dinosauriern, die gegen Ende der oberen Jurazeit über weite Gebiete der damaligen Erdoberfläche verbreitet gewesen zu sein scheinen, ist neben *Brontosaurus* der gewaltige *Diplodocus* in weitesten Kreisen bekannt geworden.

Die ersten Funde von Skelettresten dieses großen Sauropoden waren zu dürftig, um über die Körperform und das Aussehen des Tieres ein befriedigendes Bild zu gewinnen. Die erste Mitteilung über die Knochenfunde von *Diplodocus* machte O. Ch. Marsh im Jahre 1878¹⁾; sie bezog sich auf Wirbel und die zu ihnen gehörenden Hämapophysen der mittleren Schwanzregion, die sich von den anderen früher bekannt gewordenen Gattungen der Sauropoden durch eine eigentümliche Gestalt unterschieden und zu der Namensgebung für dieses Reptil Veranlassung gaben. Die in derselben Mitteilung mit den Schwanzwirbeln zu derselben Art gestellten Reste von hinteren Gliedmaßen gehören jedoch, wie spätere Untersuchungen zeigten, nicht zu dieser Art, sondern zu *Brontosaurus*. Dieser Irrtum ist durch die Art des Vorkommens der Dinosaurierreste in den *Atlantosaurus* Beds Nordamerikas bedingt, in denen nur äußerst selten größere Dinosaurier in Gestalt zusammenhängender Skelette gefunden werden, sondern in der Regel stark zerstört sind und mit den Resten verschiedener Individuen und Arten durcheinander gemengt erscheinen, so daß es meist erst nach eingehenderer Untersuchung möglich ist, Zusammengehöriges und Fremdes voneinander zu trennen. Der gleiche Fundort und die Vergesellschaftung der Gliedmaßenreste, die sich später als einem *Brontosaurus* zugehörig erwiesen, und der für die Aufstellung der Gattung *Diplodocus* maßgebend gewesenen Schwanzwirbel und Hämapophysen haben also auch in diesem Falle zunächst zu dem vorschnellen Urteil geführt, daß die Reste zu einem Individuum gehören. Die Reste, welche die Grundlage für die erste Mitteilung über *Diplodocus* bildeten, wurden von S. W. Williston bei Canyon City in Colorado entdeckt.

Im Jahre 1884 beschrieb Marsh den Schädel von *Diplodocus longus* in einer vorläufigen Mitteilung²⁾ und machte eingehendere Angaben über den Bau desselben in der Monographie der Dinosaurier Nordamerikas³⁾.

Im Jahre 1899 veröffentlichte Henry Fairfield Osborn⁴⁾

1) O. Ch. Marsh: Principal characters of American Jurassic Dinosaurs. Part I. Amer. Journ. of Science (3), Vol. XVI, 1878, p. 414, Pl. VIII, Fig. 3—4.

2) O. Ch. Marsh: Principal characters of American Jurassic Dinosaurs. Part VII. Amer. Journ. of Science (3), Vol. XXVII, 1884, p. 168, Pl. 3—4.

3) O. Ch. Marsh: The Dinosaurs of North America. Sixteenth Annual Report U. S. Geological Survey, Washington 1896, p. 175, Pl. XXV, XXVI (except. Fig. 3), XXVII (except. Fig. 3), XXVIII (except. Fig. 2, 3), Textfig. 27—28.

4) H. F. Osborn: A skeleton of *Diplodocus*. Memoirs of the American Museum of Natural History, Vol. I, Part V, New York, October 25, 1899, p. 168—214, Pl. XXIV—XXVIII, Textfig. 1—8, 11—14.

eine Rekonstruktion der Sacralregion, des Beckens und vorderen Schwanzabschnittes von *Diplodocus longus*. Erst durch weitere Funde in den Jahren 1899 und 1900, die am Sheep Creek in Albany County (Süd-Wyoming) gemacht wurden, gelangten so viele weitere Skeletteile des *Diplodocus* zu unserer Kenntnis, daß J. B. Hatcher¹⁾ 1901 den ersten Versuch einer Gesamtrekonstruktion des Skelettes wagen konnte, die bis dahin unversucht geblieben war.

J. B. Hatcher unterschied die von ihm beschriebenen Funde als eine von *Diplodocus longus* verschiedene Art, die er zu Ehren Carnegies *Diplodocus Carnegiei* benannte. Schon 1884 hatte O. C. Marsh²⁾ noch eine dritte Art beschrieben (*Diplodocus lacustris*), die sich, nach ihm, allein durch geringere Größe und einen etwas schlankeren Unterkiefer unterschied. Hatcher hat 1901 darauf hingewiesen, daß die Körpergröße allein kein zwingender Grund für die Unterscheidung zweier Arten sein könne und daß daher *Diplodocus lacustris* mit der früher beschriebenen Art (*Diplodocus longus*) zu vereinigen sei. Dagegen ist nach J. B. Hatcher die Gestalt der Halsrippen bei *Diplodocus longus* und der von ihm beschriebenen Art (*D. Carnegiei*) so verschieden, daß die beiden Formen als verschiedene Arten zu betrachten sind. Dies war für Hatcher einer der wichtigsten Gründe für die Getrennthaltung der beiden Arten. Seitdem aber später Hatcher (1903) selbst nachgewiesen hat, daß der von Marsh als Halswirbel des *Diplodocus longus* beschriebene Wirbel gar nicht zu *Diplodocus*, sondern zu *Brontosaurus* gehöre, fällt auch dieses Argument weg. Das einzige Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden noch heute unterschiedenen Arten ist folgendes.

Die von Osborn 1899 beschriebenen Schwanzwirbel des *Diplodocus longus* besitzen steil emporstehende Dornfortsätze, während die von Hatcher beschriebenen Wirbelneurapophysen schräger nach hinten geneigt sind. Dieses Merkmal war für Hatcher der Hauptgrund für die Unterscheidung der neuen Art, *Diplodocus Carnegiei*.

Wie ich 1910 auseinandergesetzt habe, kann aber diesem Merkmal mit Rücksicht auf die große Variabilität der betreffenden Skeletteile kein allzu großer Wert beigelegt werden, woraus sich

1) J. B. Hatcher: *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum*, Pittsburgh, Vol. I, No. 1, July 1901, p. 1—63, Pl. I—XIII, 24 Textfigs.

2) O. C. Marsh: *Amer. Journ. Sci.* (3), 1884, p. 164.

ergeben würde, daß *Diplodocus Carnegiei* mit *Diplodocus longus* ebenso wie mit *Diplodocus lacustris* zu vereinigen wäre. Dazu kommt noch, daß Gilmore 1907 nachgewiesen hat, daß die von Marsh als die Ischia von *Diplodocus longus* unterschiedenen Knochen, welche sich von denen des *Diplodocus Carnegiei* unterscheiden, gar nicht zu *Diplodocus* gehören, sondern einer größeren Art der Gattung *Morosaurus* zugeschrieben werden müssen.

Wie ich bei der Erörterung der Grundlagen einer Skelettreakonstruktion fossiler Wirbeltiere auseinander-gesetzt habe, besteht also das Material, auf Grund dessen wir imstande sind, eine Rekonstruktion von *Diplodocus* zu entwerfen, aus einer großen Zahl verschiedener Skelettkomponenten, die fast das ganze Skelett umfassen, aber von ganz verschiedenen Individuen und von verschiedenen Fundorten, freilich alle aus dem Boden Nordamerikas stammen.

Auf Grund der Skelettreste, die im Jahre 1901 und im Jahre 1903 Hatcher zur Verfügung standen, entwarf dieser die erste Skelettreakonstruktion des *Diplodocus*, die als Grundlage für die zahlreichen später entworfenen Lebensbilder dieses Dinosauriers gedient hat. Die Rekonstruktion Hachers aus dem Jahre 1903 unterschied sich von seiner zwei Jahre früher veröffentlichten nur durch die andere Darstellung der Vorderextremität, die auch im Jahre 1903 noch unbekannt war. Weitere Funde am Red Fork, einem Nebenflusse des Powder River am Südostrande der Bighorn Mountains in Wyoming, erweiterten unsere Kenntnisse von dem Skelettbau des *Diplodocus*, so daß W. J. Holland 1906 ver-

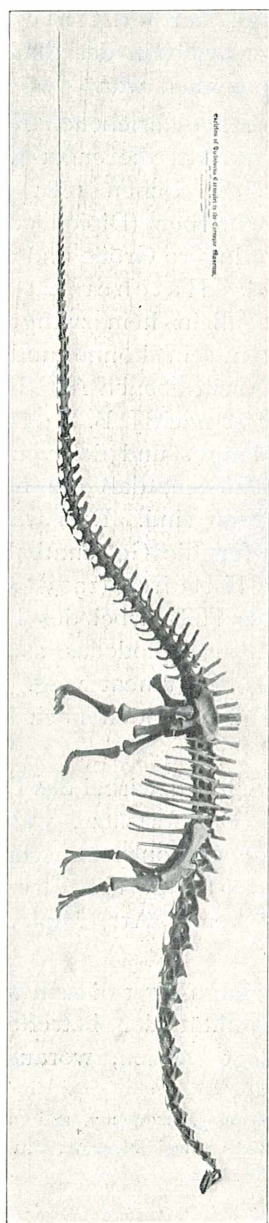


Fig. 187. Rekonstruktion des Skelettes von *Diplodocus Carnegiei* Hatcher, nach W. J. Holland.

schiedene kleine Aenderungen in der Rekonstruktion des Diplodocusskelettes durchzuführen vermochte, die insbesondere die Länge des Schwanzes und die Stellung des Schädels zur Halsachse betrafen (Fig. 187). Auf Grund dieser Skelettreakonstruktion entwarf J. Smit das Lebensbild des Tieres (Fig. 188).

In allen diesen Rekonstruktionen ist Diplodocus als ein tetrapoder Dinosaurier dargestellt, der seinen langen Schwanz am Boden nachschleifte, und dessen Körper auf hochgestellten und elefantenartig geformten Beinen ruhte. Der Hals erscheint in diesen Re-

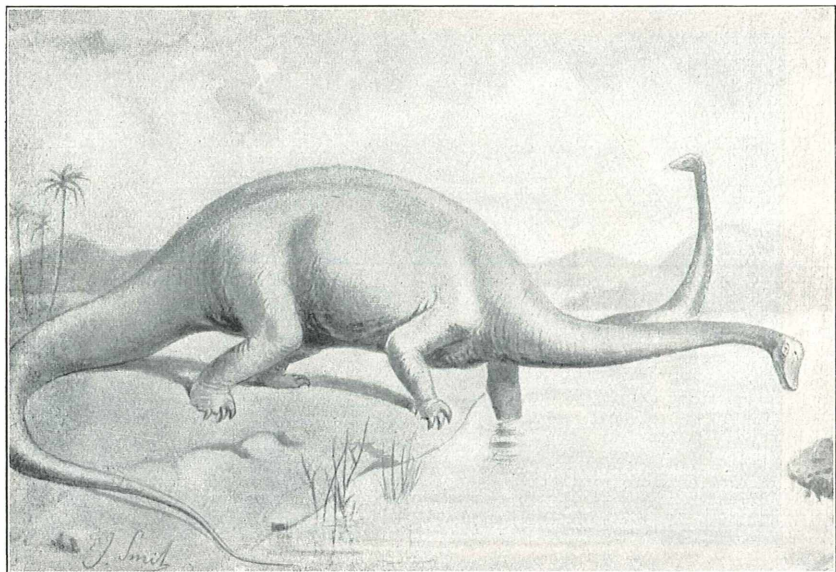


Fig. 188. Lebensbild von Diplodocus Carnegiei. (Nach J. Smit.)

konstruktionen gerade vorgestreckt, wie dies schon Marsh für Brontosaurus angenommen hatte, der als der Typus der sauropoden Dinosaurier angesehen wurde. Hatcher hat den Hinterfuß von Diplodocus derart dargestellt, daß er nur mit den Zehen und den Unterenden der Metacarpalien dem Boden aufruhte und somit dem Typus entspricht, den wir als den „digitigraden“ zu bezeichnen pflegen. Da die Hand zu der Zeit, da Hatcher seine Skelettreakonstruktion des Diplodocus entwarf, noch unbekannt war, so ließ sich auf die Fingerstellung bei diesem Sauropoden nur ein Analogieschluß ziehen, und zwar war Hatcher (1901) der Ansicht,

daß die Hand stark digitigrad war; später (1903) änderte Hatcher seine Ansicht dahin ab, daß er die Hand als fast plantigrad auffaßte.

Eine andere und später von niemandem mehr vertretene Ansicht von der Körperhaltung und dem Lebensbilde des Diplodocus brachte Ch. R. Knight 1907 in einer von W. L. Beasley veröffentlichten Rekonstruktion zum Ausdruck, in der er das Tier, auf den Hinterbeinen stehend, wie einen orthopoden Dinosaurier oder Ornithischier darstellte, der im Begriffe steht, von der Spitze eines Cykadeenbaumes Blätter abzurupfen. Eine ähnliche Auffassung bezüglich der Nahrungsweise kommt in der von E. Fraas

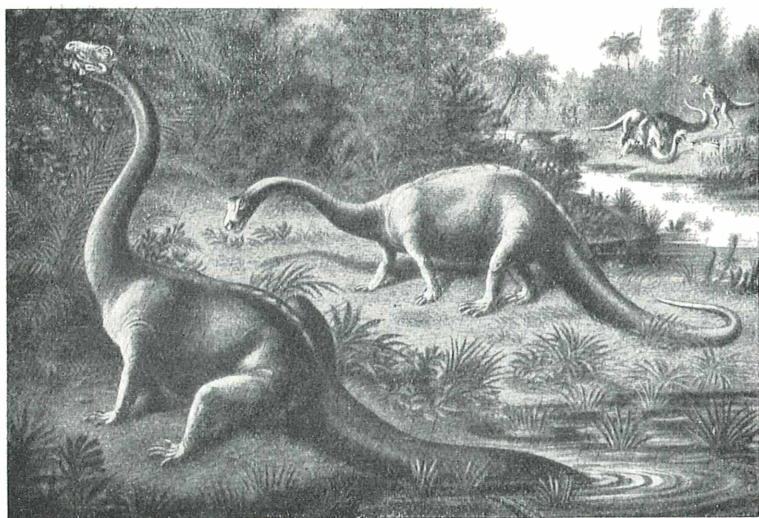


Fig. 189. Rekonstruktion des Lebensbildes mehrerer Dinosaurier nach einem unter der Leitung von E. Fraas entworfenen Bilde von A. Kull. (Nach E. Fraas.)

veröffentlichten Rekonstruktion (Fig. 189) zum Ausdruck, die mehrere ostafrikanische Sauropoden darstellen soll.

Im Jahre 1908 veröffentlichte Oliver Perry Hay einen Aufsatz, in dem er seine Anschauungen über die Lebensweise und die Körperhaltung des Diplodocus darlegte und nachzuweisen versuchte, daß Diplodocus keine elefantenartige Beinstellung besaß, sondern, wie dies schon früher von Henry Fairfield Osborn (1905) ausgesprochen worden war, in der Körperhaltung und Beinstellung eher mit einem Alligator vergleichbar sei (Fig. 193).

Die Gründe, die Hay für seine Ansicht ins Treffen führte, sind folgende:

Nach Hay spricht die Struktur des Sauropodenfußes dafür, daß seine Zehen nicht nach vorn, sondern etwas nach außen gerichtet gewesen sind und daß die älteren Rekonstruktionen in diesem Punkte unrichtig seien. Für diese von Hay angenommene Zehenstellung soll vor allem die starke Entwicklung der inneren Zehen im Verhältnis zu den äußeren sprechen. Mit Rücksicht auf die Stellung des Radius unmittelbar vor der Ulna, wie sie von Hatcher nachgewiesen worden war, ist es nach Hay wahrscheinlich, daß die Hand, die Hay unbekannt war, stärker nach außen gedreht gewesen sein muß, als dies Hatcher in seiner letzten Rekonstruktion aus dem Jahre 1903 angenommen hatte.

Das zweifellos sehr große Körpergewicht ist nach Hay der Hauptgrund dafür, daß die Sauropoden überhaupt und daher auch Diplodocus nicht mit steilstehenden Beinen gehen und stehen konnten, sondern daß das große Körpergewicht den Körper buchstäblich zu Boden drückte und die Beine zu einer Stellung zwang, wie wir sie von den Krokodilen kennen.

Im selben Jahre (1908) legte ich in der Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien gelegentlich eines Vortrages über neuere Anschauungen über den Bau und die Lebensweise der Dinosaurier dar, daß die Ansichten Hays von der Gliedmaßenstellung von Diplodocus nicht überzeugend seien, und daß daran festzuhalten sei, daß Diplodocus ebenso wie die übrigen Sauropoden mit steilgestellten, also elefantenartig getragenen Gliedmaßen zu rekonstruieren sei.

Dieselben Anschauungen wie Hay vertrat G. Tornier in Berlin in einer Reihe von Aufsätzen polemischen Inhalts, gegen die ich in einer größeren Abhandlung über die Rekonstruktion des Diplodocus (1910) Stellung nahm. Da zu dieser Zeit sowohl das Berliner Museum für Naturkunde als auch das naturhistorische Hofmuseum in Wien im Besitze von Gipsabgüssen des von Holland rekonstruierten und im wesentlichen nach dem Vorschlage Hatters montierten Skelette von Diplodocus Carnegiei waren (Fig. 34), so ermöglichten diese Abgüsse eine genauere Erörterung der die Rekonstruktion dieser Sauropoden betreffenden Fragen, als dies nur mit Zuhilfenahme der Literatur möglich gewesen wäre.

Über die einerseits von Hay und Tornier, andererseits von Matthew, Holland und mir vertretenen Meinungen entspann sich ein lebhafter Streit, der zur Veröffentlichung zahlreicher Artikel führte, die für diese einander widersprechenden Ansichten zum Teil in sehr erregter Weise Stellung nahmen. Ein Vergleich



Fig. 190. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Diplodocus Carnegiei* Hatcher. Der Hals ist in dieser Zeichnung zu dünn angenommen.
(Nach O. Abel, 1909.)

der verschiedenen, von Tornier (1909), Hay (1910) und mir (1910) veröffentlichten Rekonstruktionen des Diplodocus (Fig. 192—194) bringen die Gegensätze der beiden einander scharf gegenüberstehenden Auffassungen von der Körperform und der Gliedmaßenstellung von Diplodocus deutlich zum Ausdruck.

Wiederholte sorgfältige Prüfung der verschiedenen Gründe, die für die Ansicht Hays und Torniers ins Treffen geführt wurden, hat meine Überzeugung gefestigt, daß die Rekonstruktion der Körperhaltung, wie sie zuerst von Marsh für Brontosaurus

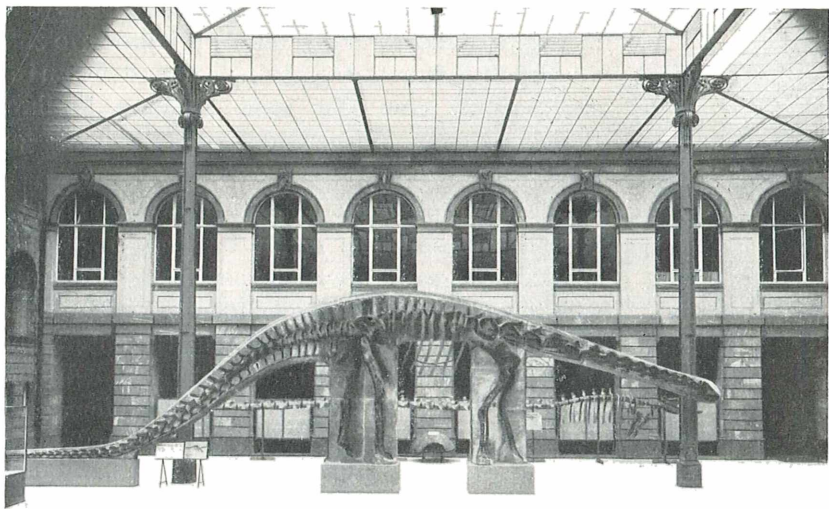


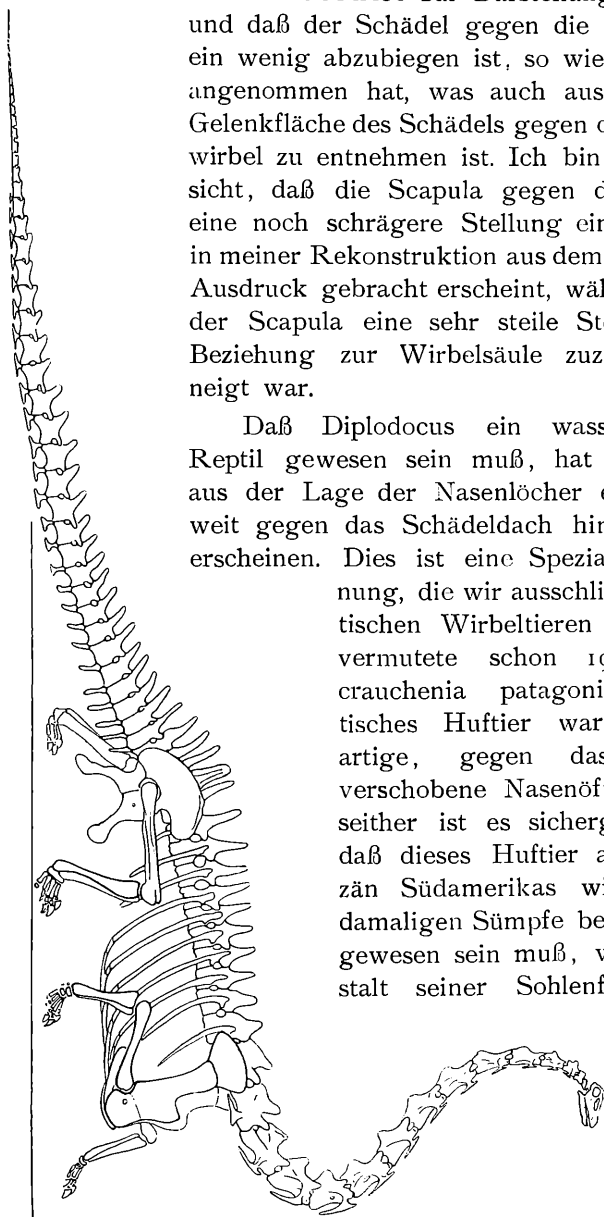
Fig. 191. Frühere Rekonstruktion (gegenwärtig abmontiert) des Skelettes von Diplodocus im Senckenberg-Museum zu Frankfurt a. M. Die Stellung des linken Hinterfußes ist unrichtig, der Hals zu kurz (vgl. Fig. 194) und die Arme zu steil gestellt. (Nach Fr. Drevermann.)

und später von Hatcher, Holland, Osborn und mir für Diplodocus angenommen worden war, die richtige ist. Entscheidend für diese Frage erscheinen mir noch immer die Spezialisierungen von Fuß (Fig. 198) und Hand (Fig. 35), die beweisen, daß es sich hier unbedingt um ein digitigrades Reptil und nicht um eine nach Art der Krokodile, Leguane usw. gehende Type handelt, wie ich dies zuerst 1908 und später (1910) eingehend zu begründen versucht habe. Ich halte auch jetzt noch an meiner 1910 veröffentlichten Rekonstruktion fest und möchte sie nur in dem Punkte abändern,

daß der Hals in normaler Stellung steiler in die Höhe ragt, als dies in der von mir entworfenen Rekonstruktion zum Ausdruck kommt, ohne jedoch die Krümmung und Haltung zu erreichen, wie sie Tornier zur Darstellung gebracht hat, und daß der Schädel gegen die Halswirbelsäule ein wenig abzubiegen ist, so wie dies Holland angenommen hat, was auch aus der Form der Gelenkfläche des Schädels gegen den ersten Halswirbel zu entnehmen ist. Ich bin ferner der Ansicht, daß die Scapula gegen die Wirbelsäule eine noch schrägere Stellung einnahm, als dies in meiner Rekonstruktion aus dem Jahre 1910 zum Ausdruck gebracht erscheint, während Tornier der Scapula eine sehr steile Stellung in ihrer Beziehung zur Wirbelsäule zuzuschreiben geneigt war.

Daß *Diplodocus* ein wasserbewohnendes Reptil gewesen sein muß, hat schon Marsh aus der Lage der Nasenlöcher erschlossen, die weit gegen das Schädeldach hinauf geschoben erscheinen. Dies ist eine Spezialisationserscheinung, die wir ausschließlich bei aquatischen Wirbeltieren antreffen. Ich vermutete schon 1914, daß *Macrauchenia patagonica* ein aquatisches Huftier war, da es derartige, gegen das Schädeldach verschobene Nasenöffnungen besaß; seither ist es sichergestellt worden, daß dieses Huftier aus dem Plistozän Südamerikas wirklich ein die damaligen Sümpfe bewohnendes Tier gewesen sein muß, wie aus der Gestalt seiner Sohlenflächen hervor-

Fig. 192. Rekonstruktion des *Diplodocus* Carnegiei Hatcher. (Nach G. Tornier, 1909.)



geht, und daß also auch bei dieser Form die Lage der Nasenöffnungen als eine Folgeerscheinung des Lebens im Wasser anzusprechen ist. Daß bei verschiedenen wasserbewohnenden Wirbeltieren wie bei den Krokodilen keine Verschiebung der Nasenöffnungen gegen das Schädeldach zu eintrat, wie wir sie bei den Phytosauriern, Ichthyosauriern, Walen, Sirenen usw. finden, hängt, wie ich 1912 in meiner „Paläobiologie“ zu zeigen versucht habe, damit zusammen, daß die Krokodile beim Schwimmen und ruhigen Schweben im Wasser eine zur Horizontalebene schräge, „klinonektonische“ Körperstellung einnehmen, wodurch eine Verschiebung der Nasenöffnungen als über-

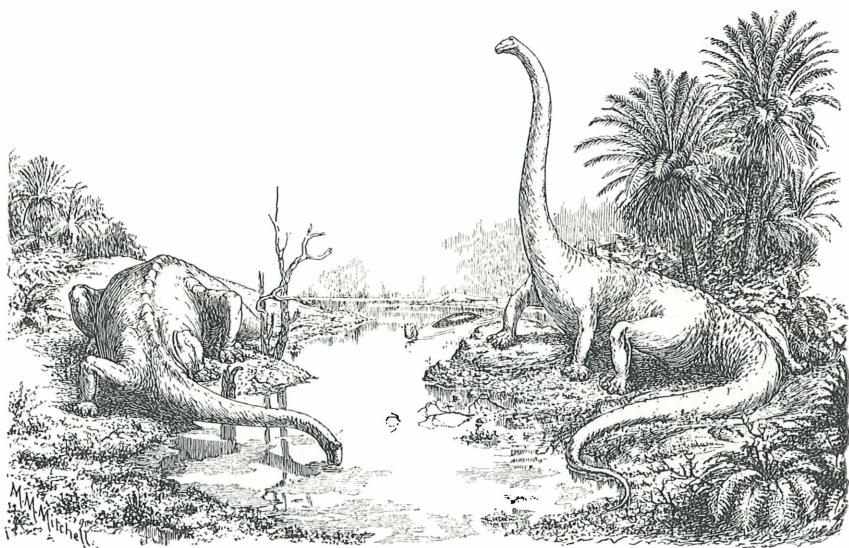


Fig. 193. Rekonstruktion des Lebensbildes von Diplodocus.
(Nach O. P. Hay, 1910.)

flüssig erscheint, da beim Auftauchen und Atemholen zuerst die Schnauzenspitze aus dem Wasser auftaucht und nicht das Schädeldach wie z. B. bei den Walen.

Die Rekonstruktion eines Landschaftsbildes mit Exemplaren der Sauropodengattung *Diplodocus* begegnet bei der Annahme einer aquatischen Lebensweise dieses Reptils insofern Schwierigkeiten (Fig. 190), als es nicht wahrscheinlich ist, daß sich diese Tiere in der Regel außerhalb des Wassers aufhielten. Sie fanden in den flachen Seen und den Armen der großen Flüsse reichliche Nahrung und sind vielleicht nicht einmal an das Land gegangen, um sich hier zu sonnen: sie werden wahrscheinlich den größten Teil ihres

Lebens im Wasser selbst verbracht haben, aus dem sie nur zum Atemholen ihren Schädel emporhoben. Hier waren sie wohl auch vor den Angriffen der zeitgenössischen großen Raubdinosauroide so gut wie sicher. Das Land suchten die aquatischen Sauropoden

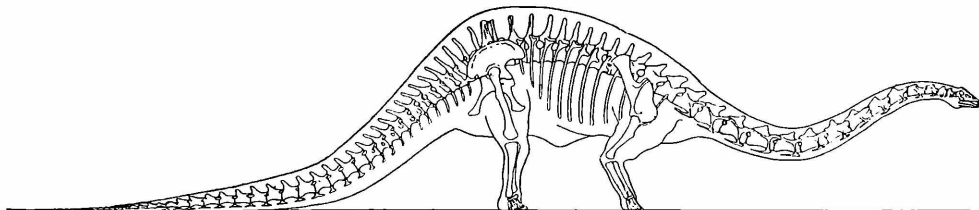


Fig. 194. Rekonstruktion des Skeletts (mit Umrißlinien des Körperprofils) von *Diplodocus Carnegiei* Hatcher (vgl. Fig. 34). Skelettlänge etwa 22 m. (Nach O. Abel, 1909.)

höchstens nur zum Zwecke der Eiablage auf wie die Meeresschildkröten. Wenn wir dies berücksichtigen, so werden wir zwar einen *Diplodocus* am Strande eines Gewässers rekonstruieren können, aber dies darf nicht zu der Meinung verführen, daß das Aufsuchen

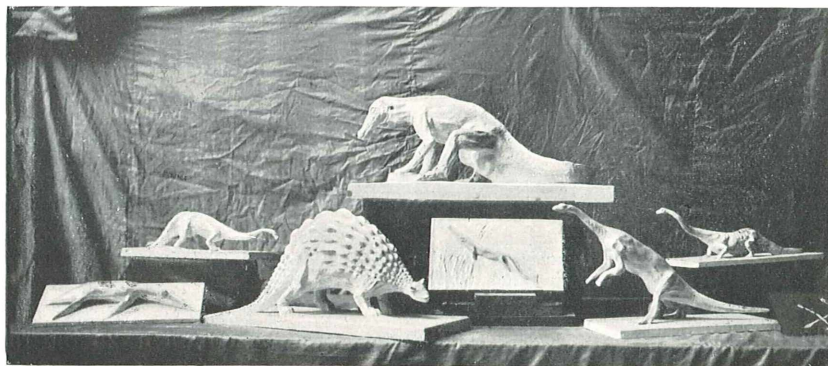


Fig. 195. Verschiedene Rekonstruktionsmodelle fossiler Reptilien, entworfen von Dr. F. König (1911). In der Mitte (oben) eine verfehlte Rekonstruktion (auch in den Proportionen unrichtig) von *Trachodon annectens* Marsh, links und rechts davon Rekonstruktionen von *Diplodocus*: links unter Benutzung der Rekonstruktion von O. Abel (Fig. 194), rechts nach G. Tornier (Fig. 192). (Nach F. König.)

des trockenen Landes durch *Diplodocus* auch zu einer anderen Zeit erfolgte, als in der er die Küste aufsuchte, um seine Eier auf dem Lande abzulegen.

Ist schon *Brontosaurus* als ein aquatischer Dinosaurier zu betrachten, so gilt dies jedenfalls in viel höherem Maße für *Diplo-*

docus. Sein längerer Hals ermöglichte es wohl dem Tiere, tiefere Wasserstellen aufzusuchen, als dies für Brontosaurus möglich war; an Diplodocus schließt sich jedoch noch ein weiterer sauropoder

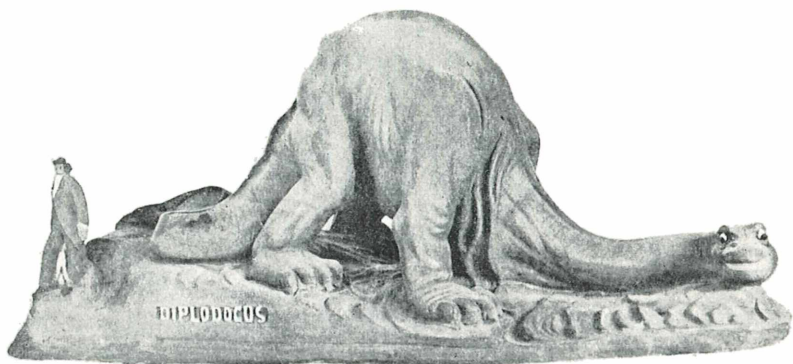


Fig. 196. Dilettantenhafte Rekonstruktion von Diplodocus Carnegiei, im Museum von Barcelona. (Nach einer Ansichtspostkarte.)

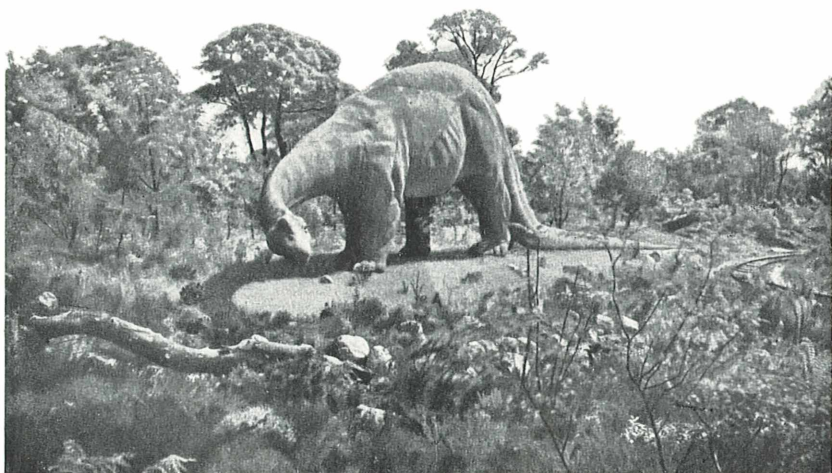


Fig. 197. Rekonstruktion des Lebensbildes (Modell in Lebensgröße) von Diplodocus Carnegiei Hatcher, aufgestellt im Tierpark zu Stellingen bei Hamburg. (Nach einer Ansichtskarte des Verlages Carl Hagenbeck in Stellingen-Hamburg.)

Dinosaurier an, Brachiosaurus (Fig. 201), der sehr lange Arme und einen gewaltig verlängerten Hals besaß, so daß es diesem Reptil möglich gewesen sein muß, noch tiefere Wasserstellen aufzusuchen als Diplodocus oder gar Brontosaurus. Dieser Dinosaurier, der erst in den letzten Jahren genauer bekannt geworden ist, so daß wir

jetzt imstande sind, eine Rekonstruktion des Tieres zu entwerfen, ist in gewissem Sinne mit einer Giraffe zu vergleichen, da die Arme die Hinterbeine an Länge übertrafen, wodurch es dem Tiere ermöglicht war, auch am Grunde tieferer Stellen der Gewässer zu stehen und hier von Zeit zu Zeit Atem zu schöpfen. Für Schwimmer kann ich die Sauropoden nicht ansehen, obwohl diese Vermutung von ihrer Schwimmfähigkeit wiederholt geäußert worden ist.

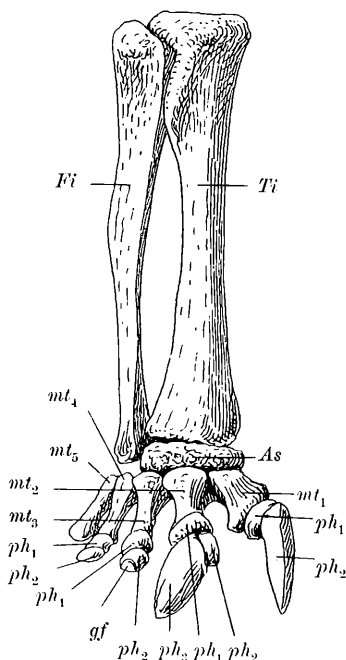


Fig. 198. Rechter Hinterfuß und Unterschenkel von *Diplodocus Carnegiei* Hatcher, aus den Morrison Beds (Atlantosaurus Beds) von Wyoming. (Nach J. B. Hatcher, 1901.) *As* = Astragalus, *Fi* = Fibula, *Ti* = Tibia, *mt*₁—*mt*₅ = erstes bis fünftes Metatarsale, *ph* = Phalangen, = *gf* Gelenkfläche der zweiten Phalanx der dritten Zehe.

Verendete eines dieser Riesenreptilien, so mußte der Kadaver, von Verwesungsgasen aufgebläht, in die Höhe gehoben werden und konnte so wohl auch durch Strömungen an das benachbarte Ufer gesetzt und dort fossil werden, wenn er nicht früher eine Beute der wahrscheinlich hauptsächlich von Aas lebenden riesigen Raubdinosaurier wurde; daß die Kadaver von Sauropoden solchen Raubreptilien zum Fraße dienten, geht aus den Bißspuren an Knochen von Brontosauriern hervor, von denen schon früher die Rede war. Es ist indessen, wie schon bei dieser Besprechung hervorgehoben wurde, nicht anzunehmen, daß die großen Raubdinosaurier, die am Ufer nach Beute suchten und kaum weit in das Wasser gingen, die großen Sauropoden im Wasser selbst überfielen, wo diese höchstens die Angriffe von Krokodilen abzuwehren hatten. Daß *Diplodocus* sich erfolgreich durch Schläge seines

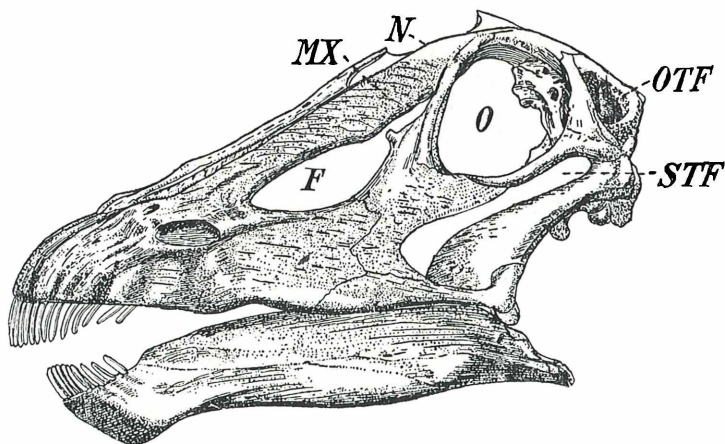


Fig. 199. Seitenansicht des Schädelskeletts von *Diplodocus longus* Marsh, in $\frac{1}{10}$ der natürlichen Größe. (Nach W. J. Holland, umgezeichnet von J. Versluys.)
F = Foramen antorbitale, *MX* = oberer Abschnitt des Supramaxillare, *N* = Nasenöffnung, *O* = Augenhöhle, *OTF* = obere Schläfengrube, *STF* = seitliche Schläfengrube.

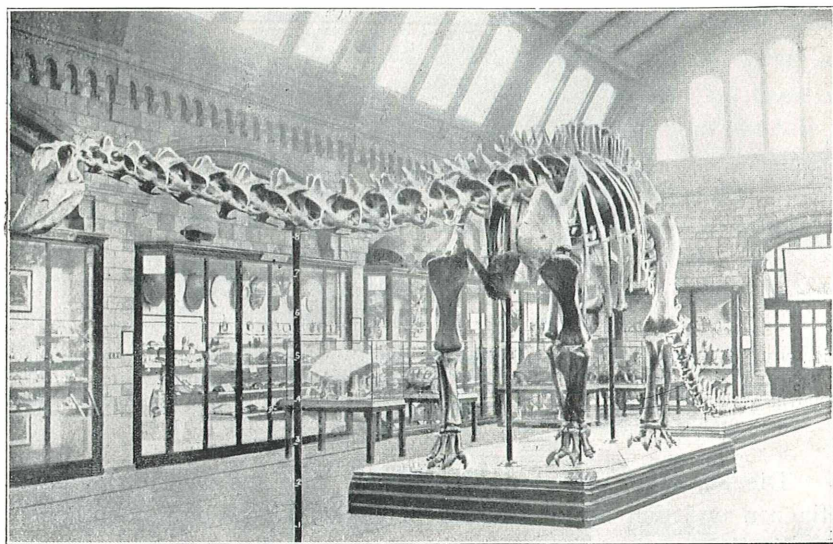


Fig. 200. Skelett von *Diplodocus Carnegiei*, aus verschiedenen Individuen, z. T. von verschiedener Größe, kombiniert. Rekonstruktion von W. J. Holland. (Photographie des Gipsabgusses im British Museum of Natural History, London. Aus dem Guide Brit. Mus. Nat. Hist. von A. Smith Woodward, 1910.)

peitschenartig verlängerten Schwanzes zu wehren vermochte, geht aus verheilten Verletzungen hervor, die an verschiedenen Schwanzwirbeln von *Diplodocus* zu sehen sind. Bei einem Individuum war der Schwanz nur an einer, bei einem anderen an zwei Stellen gebrochen und wieder verheilt.

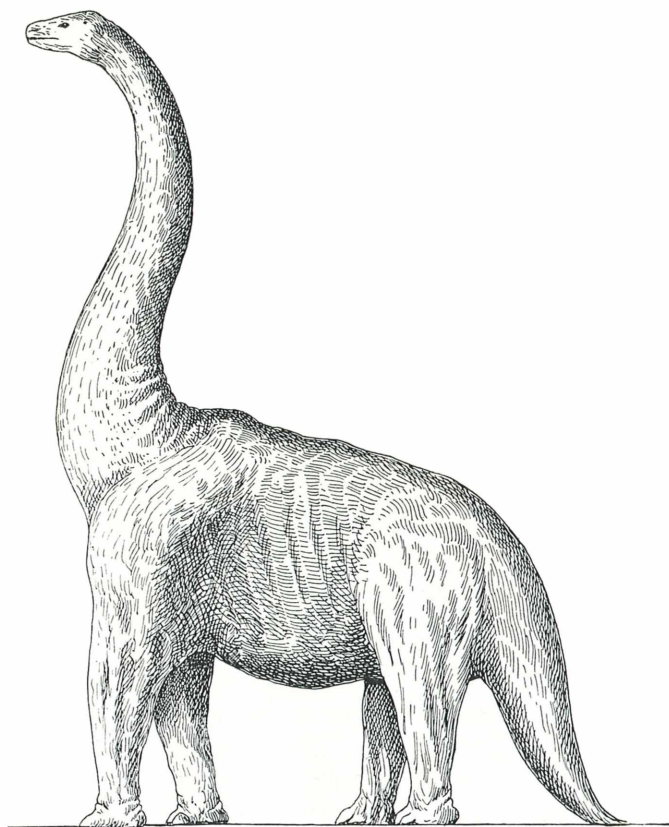


Fig. 201. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Brachiosaurus*, eines sauropoden Dinosauriers aus den *Atlantosaurus* Beds Nordamerikas und den *Tendaguruschichten* Deutsch-Ostafrikas (oberer Jura). Die Länge des Humerus beträgt 2,10 m (gegenüber einem solchen von *Diplodocus* mit 0,95 m). (Nach O. Abel, 1920.)

Die Nahrung des *Diplodocus* kann nur aus weichen Wasserpflanzen und den zwischen ihnen lebenden Tieren bestanden haben, da die Zähne einen merkwürdig gestalteten Rechen bildeten, der weder zum Erfassen von Beutetieren noch zum Zerreißen von Pflanzen geeignet war (Fig. 199).

Allgemeine Grundsätze für die Rekonstruktion fossiler Proboscidier.

Die Rekonstruktionen der verschiedenen Proboscidier (Moeritherium, Palaeomastodon, Mastodon, Dinotherium etc.) haben sich bisher mehr oder weniger an das Habitusbild der beiden lebenden Elefantenarten gehalten. Man ist in dieser Hinsicht vielfach zu weit gegangen, so daß z. B. die früheren Rekonstruktionen des Mammuts zu einer ganz falschen Vorstellung von dem Aussehen dieses fossilen Proboscidiers führten, bis ich den Nachweis zu führen versuchte, daß die Mammutzeichnungen des Urmenschen am ehesten dem Bilde von dem Aussehen und der Haltung des Mammuts entsprechen, das wir uns auf Grund genaueren Studiums der Skelettelemente zu bilden vermochten¹⁾. Ebenso ist auch die Rekonstruktion der Mastodonten, namentlich die des *Bunolophodon angustidens*, in früherer Zeit durch eine übertriebene Anlehnung an den Typus des indischen oder des afrikanischen Elefanten beeinflusst worden²⁾. Man hat auf Grundlage dieser Vorstellungen bei der Montierung verschiedener fossiler Rüsseltierskelette, z. B. von *Bunoloph. angustidens* aus dem Miozän von Seissans bei Simorre, Frankreich (im Jardin des Plantes in Paris)³⁾, von *Bunoloph. arvernensis* aus dem oberen Pliozän von Cinaglio in Oberitalien (im Geologischen Museum von Bologna)⁴⁾, von *Mastodon americanus* aus dem Plistozän von Newburgh, N. Y. in Nordamerika (im American Museum of Natural History in New York)⁵⁾, von *Dinotherium bavaricum* aus dem Miozän von Franzensbad in Böhmen (im

1) O. Abel: Neue Rekonstruktion des Mammut nach den Zeichnungen des Eiszeitmenschen. Verhandl. d. k. k. Zool.-Bot. Ges. in Wien, Bd. LXIV, Wien 1914, S. (21)–(30). Reproduziert in O. Abel: Die vorzeitlichen Säugetiere. Jena, G. Fischer, 1914, S. 208.

2) Man vgl. z. B. das Bild von *Mastodon angustidens* bei O. Fraas: Vor der Sündfluth! (Stuttgart 1866, S. 375).

3) A. Gaudry: Les enchainements du monde animal. (Mammifères tertiaires), Paris 1878, p. 171.

4) G. Capellini: Mastodonti del Museo Geologico di Bologna. Mem. R. Accad. delle Scienze dell' Istituto di Bologna (6), T. V, 1908, Tav. II.

5) W. D. Matthew: Mammoths and Mastodon. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, No. 43 of the Guide Leaflet Series, Nov. 1915, Frontispiece.

Naturhistorischen Staatsmuseum in Wien)¹⁾, von *Elephas primigenius* Fraasi aus pliozänen Schottern von Steinheim a. d. Murr in Württemberg (im Kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart)²⁾, von *Elephas primigenius* aus dem Eise an der Kolyma-Beresowka in Sibirien (in St. Petersburg)³⁾, Fehler begangen, die in einzelnen der genannten Fälle sehr beträchtlich sind. Diese Irrtümer bestehen in erster Linie in der fehlerhaften Stellung der Gliedmaßen am Rumpfe⁴⁾, namentlich aber in der ganz unrichtigen Stellung der Gliedmaßenabschnitte Oberarm—Unterarm sowie Oberschenkel—Unterschenkel zueinander. Ein Vergleich der beiden Skelettmontagen zweier Mammutskelette (in Stuttgart und in St. Petersburg) muß wohl auch in jedem Laien das Gefühl erwecken, daß diese beiden Skelettreakonstruktionen ein ganz unmögliches Bild von der Körperhaltung des Tieres erwecken. Dieselben Fehler der Aufstellung sind aber auch bei den meisten rezenten, in den Museen montierten Elefantenskeletten zu beobachten. Sie sind unschwer daraus zu erklären, daß die für eine Montage von Elefantenskeletten notwendigen Habitus- und Bewegungsstudien an lebenden Tieren vernachlässigt wurden, obwohl doch in jedem größeren Tiergarten Gelegenheit zu diesen Beobachtungen vorhanden ist.

Betrachtet man einen indischen Elefanten (Fig. 38) in den verschiedenen Phasen seines Ganges, so wird dem aufmerksamen Beobachter auch ohne Zuhilfenahme der die einzelnen Phasen festhaltenden Momentphotographie nicht entgehen, daß der Oberarm mit dem Unterarm einen nach vorn offenen Winkel bildet, wenn die Extremität vom Boden gehoben wird, daß sie sich dann nach vorn streckt und daß beim Verschieben des Körpers in dem Moment der stärksten Lastbeanspruchung des Armes beide Hauptabschnitte desselben fast dieselbe Achse besitzen. Dann aber tritt mit einem plötzlichen Ruck eine Verschiebung des

1) E. Kittl: Das *Dinotherium*skelett von Franzensbad im k. k. Naturhistorischen Hofmuseum. „*Urania*“, Wien 1908, I. Jahrg., S. 1.

2) W. O. Dietrich: *Elephas primigenius* Fraasi, eine schwäbische Mammutrasse. Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg, Bd. 68, 1912, S. 42—106, Tafel I.

3) W. Salensky: Osteologie und Odontographie des Mammuts etc. (in russischer Sprache). St. Petersburg 1903, Taf. XXIV.

4) Man vergleiche z. B. die Rekonstruktionsbilder bei W. O. Dietrich (Vorderbeine zu weit nach hinten geschoben) und W. Salensky (Vorderbeine zu weit nach vorn geschoben): Fig. 36 und 37, p. 56 und 57).

distalen Humerusgelenkes nach vorn ein, so daß die Achse des Oberarmes nicht mehr mit der des Unterarmes zusammenfällt, sondern nunmehr schräg von oben-hinten nach unten-vorn verläuft, so daß in diesem Abschnitte oder vielmehr am Abschlusse der Schrittbewegung und im Zustande ruhigen Stehens Oberarm und Unterarm einen nach hinten offenen Winkel miteinander einschließen¹⁾).

Dieses ruckartige Nachvorngleiten des distalen Humerusgelenks im Elefantenarm ist die Folge des Anstoßens der Hinterseite des unteren Humerusendes an das Olecranon ulnae. Sowohl am distalen Humerusgelenk wie an der korrespondierenden Gelenkfläche der Ulna sind medial und lateral je eine Schlifffläche²⁾ zu beobachten, die durch das bei jedem Schrittabschluß eintretende Vorgleiten des distalen Humerusendes entstanden sind. Das Ellbogengelenk des Elefanten befindet sich also bei ruhigem Stehen im Zustande einer leichten Luxation.

Beim ruhigen Stehen sind beide Arme in der geschilderten Weise im Ellbogengelenk leicht luxiert, und zwar ist diese für den Elefantenarm so überaus bezeichnende Knickung bei jungen Tieren stärker als bei alten. Schreitet das Tier wieder vorwärts, so bleibt ein Arm in der luxierten Stellung, während der andere nach vorn gehoben und der Unterarm gegen den Oberarm eingebogen wird.

Will man das Skelett eines indischen Elefanten im Stehen montieren, so müssen dementsprechend beide Ellbogengelenke in luxierter Stellung festgehalten werden. Soll das Skelett im Schreiten dargestellt werden, so hat ein Arm mit luxiertem Ellbogengelenk, der andere mit nach vorn gehobenem Unterarm montiert zu werden.

Wie unnatürlich die Armstellung bei montierten Elefantenskeletten zu sein pflegt, geht erst mit voller Deutlichkeit hervor, wenn man ein derartiges, schablonenhaft montiertes Skelett von der Seite photographiert und dann das Skelett „anzuziehen“ versucht.

1) Diese Stellung ist nicht nur an lebenden Elefanten zu beobachten (meine Untersuchungen betreffen insbesondere die in der Menagerie zu Schönbrunn befindlichen Exemplare, vor allem die in Fig. 1 abgebildete „Mizzi“), sondern auch an zahlreichen photographischen Aufnahmen von Elefanten in Standstellung.

2) Ich habe dieselben an einem Skelette im Besitze des Anatomischen Museums der Wiener Universität, das mir Kollege H. Tandler freundlichst zur Untersuchung zur Verfügung stellte und mich bei derselben unterstützte, einwandfrei feststellen können.

Es wird sich dabei immer herausstellen, daß dabei niemals die Umrißlinien eines lebenden Elefanten erzielt werden können und die auf diese Weise versuchte Rekonstruktion den unvermeidlichen Eindruck einer verzerrten Karikatur des lebenden Tieres erhält.

Die Gründe für die fehlerhafte Montage der Arme rezenter und fossiler Elefantenskelette liegen in dem Bestreben der Präparatoren, das distale Humerusgelenk mit dem proximalen Unterarmgelenk möglichst genau zur Deckung zu bringen. Die Beobachtungen der Armhaltung bei lebenden Elefanten lehren jedoch, daß das distale Humerusgelenk im Zustande des ruhigen Stehens nur zu einem kleinen Teile mit den Unterarmknochen artikuliert, und daß sich der größere Teil der Gelenkrolle außer Kontakt mit den Unterarmknochen befindet.

Genau das gleiche wie für den Arm gilt aber auch für den Hinterfuß des indischen Elefanten. Hier wird das Kniegelenk gleichfalls im Momente stärkster Lastbeanspruchung luxiert, aber nicht wie im Ellbogengelenk nach vorn, sondern nach hinten ausgebogen, wobei die Achse des Femurs von oben-vorn nach unten-hinten, aber nur mit geringer Abweichung von der Hauptachse des Hinterfußes verläuft. Für die Schrittstellung gilt dasselbe wie beim Arm: ein Fuß bleibt in luxierter Kniegelenkstellung, während der andere im Kniegelenk gebogen und nach vorn gehoben wird. Der Winkel zwischen dem gehobenen Ober- und Unterschenkel ist aber nicht nach vorn, sondern nach hinten geöffnet.

Diese sehr eigentümliche und unter den lebenden Tieren allein bei den Elefanten zu beobachtende Säulenstellung der Gliedmaßen mit leichter Luxation des Ellbogen- und Kniegelenkes steht mit der Verstärkung der Ulna, die unter den lebenden Huftieren nur bei den Elefanten stärker ist als der Radius, in ursächlichem Zusammenhang. Der Hauptdruck läuft eben im Unterarm nicht durch den Radius, sondern durch die Ulna. Im Hinterfuß hat dagegen die Tibia ihre Rolle als Hauptelement des Unterschenkels beibehalten.

Beim afrikanischen Elefanten sind die Verhältnisse der Gliedmaßen im großen und ganzen dieselben wie beim indischen Elefanten, doch kann man namentlich an jugendlichen, frisch gefangenen Exemplaren eine sehr starke Luxation im Ellbogengelenk beobachten, während der Hinterfuß in gewissen Stellungen beim ruhigen Stehen entweder im Kniegelenk luxiert oder gebeugt ist. Daß eine Beugung des Kniegelenks beim afrikanischen Elefanten

in der Standstellung verhältnismäßig häufiger vorzukommen scheint als beim indischen Elefanten, scheint mir durch eine steilere Beckenstellung im Zusammenhang mit dem sogenannten „Karpfenrücken“, wie ihn z. B. Heck nennt, bedingt zu sein. Die Profillinie des Rückens ist im hinteren Abschnitte des Rückens stark gebogen. Ob und inwieweit sich diese stärkere Biegung der Wirbelsäule in den Verhältnissen der Wirbelgelenke etc. nachweisen läßt, ist bisher noch nicht näher untersucht worden. Zweifellos ist der afrikanische Elefant, wie L. Heck ausdrücklich hervorgehoben hat¹⁾, in seinem Gesamthabitus sehr bestimmt vom indischen Elefanten verschieden. Ganz abgesehen von der Flachheit des Schädeldaches, der raschen Verschmälerung des Rüssels, den gewaltigen Ohren, dem schwächeren Unterkiefer, der meist angelegten und nicht hängenden Unterlippe etc., unterscheidet sich der afrikanische vom indischen Elefanten namentlich durch den kürzeren, höher gestellten Leib, die schlankeren Beine, die schmälere Brust, das stark gewölbte Rückenprofil und dünnere Unterschenkel.

Trotz dieser ziemlich auffälligen Habitusunterschiede ist jedoch der morphologische Bau der Gliedmaßen in den Hauptzügen derselbe.

Daß sich die „Säulenstellung“ des Armes mit dem durch die Ulna laufenden Hauptdruck auch in der Morphologie des Carpus geltend machen muß, ist selbstverständlich. Als Folge der steilen Armstellung ist zunächst die Verschiebung der Handwurzelknochen anzusehen, welche beim lebenden Elefanten aus der „alternierenden“ Stellung der Vorfahren in die „seriale“ Anordnung übergegangen sind²⁾. Die seriale Reihung der Carpalknochen wurde in früherer Zeit für ein primitives Merkmal der Proboscider betrachtet. Schon A. Weithofer hat jedoch die seriale Anordnung der Carpalia von *Elephas* als eine sekundäre Erscheinung erkannt³⁾, und dies ist durch die neuerlichen Untersuchungen von M. Schlosser⁴⁾ und G. Schlesinger⁵⁾ bestätigt

1) L. Heck: Rüsseltiere. In Brehms Tierleben, 4. Aufl., Bd. XII, 1915, S. 530.

2) Unter dem „alternierenden“ Typus des Carpus versteht man die z. B. für die Paarhufer bezeichnende Anordnung der Carpalknochen, wobei sich das Intermedium zwischen das Unciforme und Magnum einkeilt, während beim „serialen“ Typus der Handwurzel das Intermedium genau über dem Magnum zu liegen kommt (O. Abel, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, S. 241–242).

3) A. Weithofer: Die fossilen Proboscider des Arnoteles in Toscana. Beiträge Paläont. u. Geol. Österr.-Ung. u. d. Orients, Bd. VIII, Wien 1891, S. 219.

4) M. Schlosser: Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayûm (Ägypten). Beitr. z. Paläont. u. Geol. etc., Bd. XXIV, Wien 1911, S. 137.

5) G. Schlesinger: Studien über die Stammesgeschichte der Proboscider. Jahrb. d. k. k. Geol. Reichsanstalt in Wien, Bd. 62, 1912, S. 113–128.

worden, während kurz vor dem Erscheinen der beiden letztgenannten Arbeiten von F. Bach¹⁾ die Meinung vertreten wurde, daß der Carpus der Proboscidier aus dem serialen Urzustand des Ungulaten-carpus zuerst in den alternierenden und dann neuerdings in den serialen übergegangen sei. Für die Ableitung des alternierenden Carpus der ältesten Proboscidier von einem serialen liegen indessen keine überzeugenden Beweisgründe vor.

Mit dem Carpus treten bei den Proboscidiern ausnahmslos fünf Metacarpalia in Gelenkverbindung, deren obere Gelenkflächen derart aneinanderschließen, daß der Metacarpus in Gestalt eines Kegelstumpfes den Sockel des Carpus bildet. Die Metacarpalia tragen an ihrem distalen Ende und an ihrer Hinterseite stark entwickelte Sesambeine; an die sehr steil stehenden Metacarpalien schließen sich die stark verkürzten Phalangen an, und zwar ist die Hufphalange in allen Fingern hochgradig rudimentär. Die Hand ist ausgesprochen digitigrad, d. h. das Distalende der Metacarpalia steht relativ hoch über der Sohlenfläche der Hand, die kreisrund umgrenzt erscheint. Der plumpe Eindruck, den die Elefantenhand dem Beschauer gewährt, wird bekanntlich durch die Ausbildung eines mächtigen, elastischen Polsters aus Bindegewebe bewirkt, das den lautlosen und weichen Gang der Elefanten bedingt.

Wenn wir bei einer fossilen Proboscidiertypen im Zweifel darüber sind, ob der Arm in derselben Weise wie bei den lebenden Proboscidiern funktionierte und dieselbe Stellung beim Schreiten und Stehen besaß, wird uns eine Prüfung der Verhältnisse des Unterarms, des Carpus und der Hand aufklären können.

Bei *Bunoloph. angustidens* ist die Ulna bereits bedeutend verstärkt und zeigt somit in unverkennbarer Weise die Folgeerscheinung des „Säulenganges“. Bei *Palaeomastodon* ist sie leider bis jetzt unbekannt.

Der Carpus ist dagegen sowohl von *Bunoloph. angustidens*²⁾ wie von *Palaeomastodon spec.*³⁾ vollständig bekannt. F. Bach, M. Schlosser und G. Schlesinger⁴⁾ haben über die Verhältnisse der Carpalia zueinander und über die phylogenetischen Veränderungen des Carpus bei den Mastodonten berichtet. Ich will

1) F. Bach: Mastodonreste aus der Steiermark. Beitr. z. Paläont. u. Geol. etc., Bd. XXIII, Wien 1910, S. 102.

2) F. Bach, l. c., Taf. IX, Fig. 1—5, S. 98—102; G. Schlesinger, l. c., S. 118.

3) M. Schlosser, l. c., Taf. XVI, Fig. 9, S. 136.

4) G. Schlesinger: Die Mastodonten des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums. Denkschr. d. k. k. Naturhist. Hofmus. in Wien, Bd. I, Wien 1917, S. 43.

hier nur kurz hervorheben, daß bei *Palaeomastodon* das Intermedium noch über einen großen Teil der proximalen Gelenkfläche des Carpale II hinübergreift, und daß diese Lagebeziehungen auch bei *Bunoloph. angustidens* noch dieselben sind. Dies ist im Vergleiche zu den Lagebeziehungen zwischen den Carpalia des Elefanten als ein primitives Verhalten anzusehen. Die Art der Gelenkverbindung zwischen der distalen Carpalreihe und dem Metacarpus bei *Bunoloph. angustidens* und *Palaeomastodon* unterscheidet sich dagegen nur in unbedeutender Hinsicht von den entsprechenden Verhältnissen in der Elefantenhand. Wichtig ist nur der Unterschied in der etwas schwächeren Krümmung des Bogens, den die Metacarpalia unter dem Carpus bilden; die Carpalia und Metacarpalia von *Palaeomastodon* sind im Verhältnis zu den plumpen Carpalia von *Elephas* fast zart zu nennen und das fünfte Metacarpale steht nicht so weit nach hinten und außen wie z. B. bei *Elephas primigenius*, ist aber immerhin deutlich nach hinten verschoben. Die Hand von *Bunoloph. angustidens* aus dem Miozän von Feisternitz bei Eibiswald (Steiermark), die F. Bach 1910 beschrieb, ist sehr stark gedrückt, aber die Abbildung des Restes läßt deutlich erkennen, daß die Metacarpalia etwas breiter waren als bei *Palaeomastodon* und dabei in gespreizterer Stellung gehalten wurden, als dies bei *Palaeomastodon* der Fall war.

Wir wollen an dieser Stelle von einer weiteren Erörterung der Lagebeziehungen zwischen den einzelnen Carpalelementen absehen und uns nur mit der Frage beschäftigen, welche Schlüsse auf die Funktion und Stellung der einzelnen Abschnitte des Armes aus diesen Vergleichen zwischen *Bunoloph. angustidens* und *Palaeomastodon* einerseits und den lebenden Elefanten andererseits zu ziehen sind.

Die Verstärkung der Ulna, die schon bei *Bunoloph. angustidens* nachgewiesen ist, beweist, daß der Hauptdruck, der vom Oberarm durch den Unterarm lief, durch die Ulna und nicht durch den Radius ging. Schon damit ist bewiesen, daß die Stellung des Ober- und Unterarmes zueinander bei *Bunoloph. angustidens* dieselbe gewesen sein muß wie bei den lebenden Elefanten, und daß, wie wir oben besprochen haben, der Arm im Ellbogengelenk leicht nach vorn luxiert war, wenn das Tier stand und die ganze Last des vorderen Körperabschnittes durch den Arm lief.

Mit dieser Steilstellung des Armes ist aber die Annahme einer flacher und niedriger gestellten Hand, wie sie von G. Schlesinger

gemacht wurde¹⁾, nicht leicht zu vereinen. Die Spreizung der Finger mag zwar etwas stärker gewesen sein als bei den lebenden Elefanten, doch kann von einer so geringen Neigung der Hand gegen die horizontale Bodenfläche, wie sie von G. Schlesinger in seiner Rekonstruktion des *Bunoloph. angustidens* dargestellt wird²⁾, keine Rede sein, weil alle Gründe gegen die Annahme einer Plantigradie der Hand sprechen, der die von G. Schlesinger angenommene Handstellung fast gleich käme. Gegen eine solche geringe Neigung der Finger spricht ja auch der Reduktionsgrad der Phalangen, der schon bei *Bunoloph. angustidens* nachweisbar ist. Übrigens nimmt ja auch G. Schlesinger das Vorhandensein eines elastischen Sohlenpolsters in der Hand von *Bunoloph. angustidens* an, und auch dieses Merkmal würde in Verbindung mit der Bogenstellung des Metacarpus unter dem Carpus, wie sie schon bei *Palaeomastodon* durch M. Schlosser³⁾ nachgewiesen wurde, entschieden gegen die Annahme einer so flachgeneigten Hand sprechen, wie sie G. Schlesinger rekonstruiert hat (Fig. 233).

Was für Arm und Hand von *Bunoloph. angustidens* gilt, gilt aber auch für das Hinterbein und den Hinterfuß. Auch bei *Bunoloph. angustidens* ist dieser kleiner als die Hand; dies hängt damit zusammen, daß bei den Proboscidiern der größere Teil der Körperlast nicht von den Hinterextremitäten, sondern von den Armen getragen wird.

Bei einer Rekonstruktion jener fossilen Proboscidiern, deren Gliedmaßenbau und Gliedmaßenverhältnisse wie bei *Bunoloph. angustidens* in den Grundzügen mit denen der lebenden Elefanten übereinstimmen, ist daher als Grundsatz aufzustellen, daß Arm- und Beinstellung nach Analogie mit den lebenden Elefanten zu rekonstruieren sind, um ein richtiges Habitusbild zu gewinnen.

Mammut (*Elephas primigenius*).

Seitdem durch den Fund eines vollständigen Mammutkadavers im sibirischen Inlandeise an der Lenamündung, der freilich erst in

1) G. Schlesinger, l. c., 1917, S. 43.

2) G. Schlesinger, l. c., Taf. XXXVI.

3) M. Schlosser, l. c., Taf. XVI, Fig. 9a.

stark zerstörtem Zustande nach St. Petersburg gelangte, die Kenntnis dieses Urzeitelefanten auf eine breite Grundlage gestellt worden war, ist wiederholt der Versuch unternommen worden, ein Lebensbild dieses Tieres zu rekonstruieren. Man sollte meinen, daß dieser Fund sowie die in späterer Zeit dazu gekommenen Reste unsere Kenntnisse von dem Aussehen des Mammut so weit gefördert hätten, daß über die Frage der Rekonstruktion des Lebensbildes dieses fossilen Elefanten keine ernststen Meinungsverschiedenheiten zu erwarten wären. Das ist jedoch nicht der Fall; von den zahlreichen Versuchen einer Rekonstruktion des Mammut unterscheiden sich die meisten so sehr voneinander, daß man sich die Frage vorlegen muß, was wohl die Gründe für diese Gegensätze in den Meinungen über das Aussehen des Mammut sein mögen.

W. O. Dietrich hat vor einigen Jahren anläßlich einer Beschreibung des Mammutskelettes, das 1910 in mitteldiluvialen Schottern bei Steinheim an der Murr in Württemberg entdeckt wurde, eine Übersicht der bekanntesten Rekonstruktionen des Mammut gegeben und zehn derselben nebeneinander in kleinem Maßstabe abgebildet, um den Vergleich zu erleichtern. In der Tat treten dadurch die Gegensätze in den verschiedenen Auffassungen vom Aussehen des Mammut, mit denen wir uns näher zu beschäftigen haben werden, besonders stark in Erscheinung.

Wie wir schon bei der Erörterung der im allgemeinen für die Rekonstruktion fossiler Proboscider geltenden Grundsätze gesehen haben, hängt die weitgehende Differenz der Meinungen vom Aussehen des Mammut ebenso wie die Gegensätze in den Anschauungen über das Lebensbild der Mastodonten hauptsächlich damit zusammen, daß viel zu wenig beachtet worden ist, wie die Körperhaltung und die Bewegungsart der lebenden Elefanten beschaffen ist, und daß man sich bei der Rekonstruktion des Lebensbildes eines Mammut viel zu wenig darum gekümmert hat, wie sich ein lebender Elefant bewegt und wie die Gliedmaßenstellung sowie die Beziehungen der Extremitäten zum Rumpfe beschaffen sind. Man hat sich fast ausschließlich an die gestopften Exemplare der in den großen Museen aufgestellten rezenten Elefanten sowie an deren Skelette gehalten, die, wie wir schon erörtert haben, meist ganz unrichtige Verhältnisse aufweisen, so daß die Grundlagen der Rekonstruktion infolgedessen nicht nur ungenügend, sondern geradezu fehlerhaft gewesen sind.

Bevor wir daran gehen, die verschiedenen Rekonstruktionen kritisch zu besprechen, die bisher vom Mammut entworfen worden

und die sehr zahlreich sind, müssen wir also zunächst die verschiedenen Skelettreakonstruktionen untereinander vergleichen, um die Fehler derselben erfassen und eine richtig gestellte Skelettreakonstruktion dem Lebensbilde zur Grundlage geben zu können.

Die erste Rekonstruktion des Mammutskelettes, die von Adams und Tilesius stammt, ist durch Cuviers Beschreibung und Abbildung in den „Recherches sur les ossements fossiles“ weit verbreitet (Fig. 202) und allgemein bekannt geworden. Im Gegensatz zu den zahlreichen Lebensbildern des Mammuts, die seither rekonstruiert wurden, ist die Zahl der Skelettreakonstruktionen auffallend klein geblieben (Fig. 36, 37, 203, 204); abgesehen von den Musealreakonstruktionen, wie z. B. der des Brüsseler Museums, liegen nur sehr wenige veröffentlichte Darstellungen des Mammutskeletts vor, und seit dem Erscheinen der leider in russischer Sprache verfaßten Monographie Salenskys (Fig. 36) sind nur die Skelettreakonstruktionen durch E. Fraas und J. Felix aus den letzten Jahren zu nennen (Fig. 37, 204).

Vergleichen wir diese neueren Skelettreakonstruktionen mit der ältesten des Petersburger Exemplars von der Lenamündung, so fällt uns eine weitgehende Differenz in der Beurteilung der Verhältnisse der Rumpflänge, der Gliedmaßenstellung und der Schädelhaltung auf, die deswegen besonders schwer zu begreifen ist, weil es sich ja hier um die Rekonstruktion eines der lebenden Tierwelt keineswegs fremden, sondern im Gegenteil sehr nahestehenden Typus handelt, der sich in den allgemeinen Körperverhältnissen enge an jene anschließt, die wir beim afrikanischen oder beim indischen Elefanten antreffen.

Schon aus diesen Gründen allein ergibt sich die Unrichtigkeit der beiden in starkem Gegensatz zueinander stehenden Rekonstruktionen des Mammutskeletts, die von W. Salensky (Fig. 36) und von W. O. Dietrich (Fig. 37) veröffentlicht worden sind und von denen die letztgenannte unter der Aufsicht und Leitung von E. Fraas gelegentlich der Aufstellung eines Skelettes aus den Schottern von Steinheim a. d. Murr durchgeführt worden ist. Die Skelettreakonstruktion von J. Felix (Fig. 204) schließt sich im wesentlichen an die im Brüsseler Museum durchgeführte an und hält die Mitte zwischen den Auffassungen von Salensky und E. Fraas, so daß sie sich nur in unbedeutenden Einzelheiten von der sehr guten alten Rekonstruktion des Mammutskelettes im Museum von St. Petersburg unterscheidet.

Ist in der Rekonstruktion von W. Salensky der Abstand der Arme von den Hinterbeinen viel zu groß angenommen worden, so daß das Schulterblatt statt in seiner richtigen Lage zum Brustkorbe ganz auf den Hals hinaufgerückt erscheint (Fig. 36), so ist dagegen der Abstand zwischen Armen und Beinen bei dem im Stuttgarter Naturalienkabinett aufgestellten Skelett viel zu klein ausgefallen (Fig. 37). In beiden Rekonstruktionen ist die Haltung der Arme vollkommen verfehlt dargestellt. Wie wir bei Besprechung der allgemeinen Prinzipien für die Rekonstruktion fossiler Rüsseltierskelette gesehen haben, wird bei der Skelettmontierung der rezenten und der fossilen Elefanten fast immer der Fehler begangen, daß die Arme im Ellbogengelenk in der Weise gebeugt erscheinen, wie wir es von den übrigen Säugetieren zu sehen gewohnt sind, während der Oberarm gegen den Unterarm bei den in Standstellung befindlichen Elefanten eine Luxierung des Ellbogengelenkes nach vorn in deutlichster Weise zeigt, wie dies nicht nur die Beobachtung des lebenden Tieres, sondern auch die zahlreichen in der Literatur leicht zugänglichen Photographien rezenter Elefanten erweisen. Ist also schon das Salenskysche Mammut in dieser Hinsicht fehlerhaft rekonstruiert, so erscheint dieser Fehler in der Rekonstruktion des Mammut im Stuttgarter Naturalienkabinett geradezu ins Groteske verzerrt, da die Arme hier in einer Stellung montiert sind, wie sie beim rezenten Elefanten niemals vorkommt und wohl auch zweifellos ebensowenig beim Mammut jemals möglich war.

Ein weiterer wichtiger Unterschied in der Rekonstruktion des Stuttgarter Skelettes und des von Salensky beschriebenen Skelettes von der Kolyma-Beresowka in Sibirien liegt in der verschiedenen Haltung des Schädels.

Bei dem russischen Exemplar ist der Schädel derart montiert worden, daß die Stirne fast senkrecht abfällt, während sie bei dem Stuttgarter Exemplar schräg zur Halsachse verläuft, in einer Stellung, die für einen Elefanten durchaus unnatürlich erscheint.

Hält man die Abbildungen des Petersburger und des Stuttgarter Mammutexemplars nebeneinander, so sind die Gegensätze in der Auffassung so groß, daß in jedem der beiden Fälle eine genaue Begründung und Rechtfertigung für die Art der Montierung in den Veröffentlichungen von Salensky und Dietrich zu erwarten gewesen wäre, da man die Frage aufwerfen muß, warum in so auffallender Weise das Bild des Mammutskelettes von dem

eines rezenten Elefanten verschieden gewesen sein soll. Dies ist indessen nicht geschehen.

Ist also schon in der Rekonstruktion des Mammutskelettes eine so weitgehende Differenz der Ansichten zu verzeichnen, so kann es nicht wunder nehmen, daß die Lebensbilder des Mammut, die in so großer Zahl entworfen worden sind, so weit voneinander verschieden sind, daß man den Eindruck gewinnt, daß sich die meisten Forscher kein zutreffendes Bild und keine richtige Vorstellung von dem Aussehen dieses wollhaarigen Elefanten der Eiszeit zu machen vermochten (Fig. 205—215).

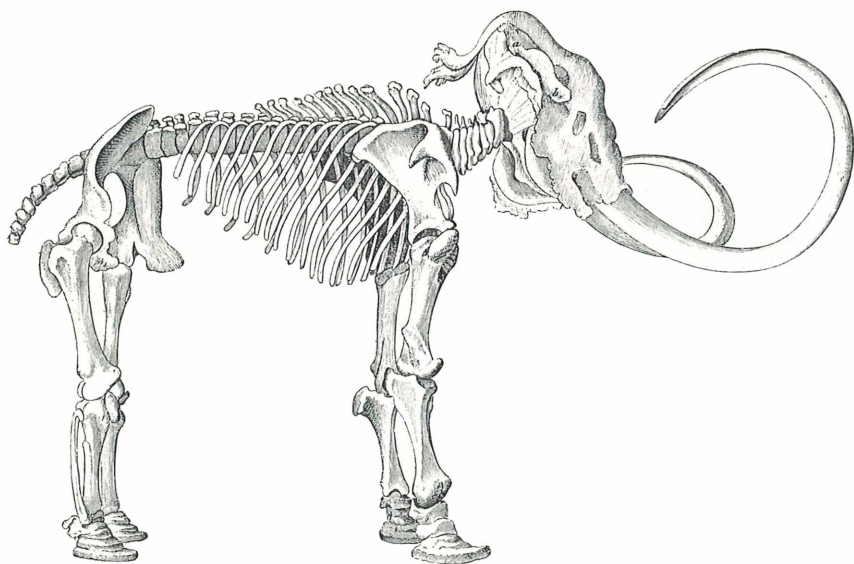


Fig. 202. Skelett des Mammut (*Elephas primigenius* Bl.). Gefunden 1799. Museum zu St. Petersburg. Am Schädel sind noch die Sehnen zum Teil erhalten.
(Nach G. Cuvier, 1821.)

Versuchen wir es, die verschiedenen, am meisten in die Augen springenden Merkmale, die in den früheren Rekonstruktionen des Mammut zum Ausdruck gebracht wurden, miteinander zu vergleichen, so können wir folgende Unterschiede der Auffassungen feststellen:

1. Einer der auffallendsten Unterschiede betrifft die Größe und Krümmung der Stoßzähne. Obgleich nun dieses Merkmal besonders auffallend hervortritt, so ist es doch nicht von der großen Bedeutung, die ihm manche Autoren zusprechen; wir brauchen nur die sehr verschiedenartigen Stoßzähnlängen und

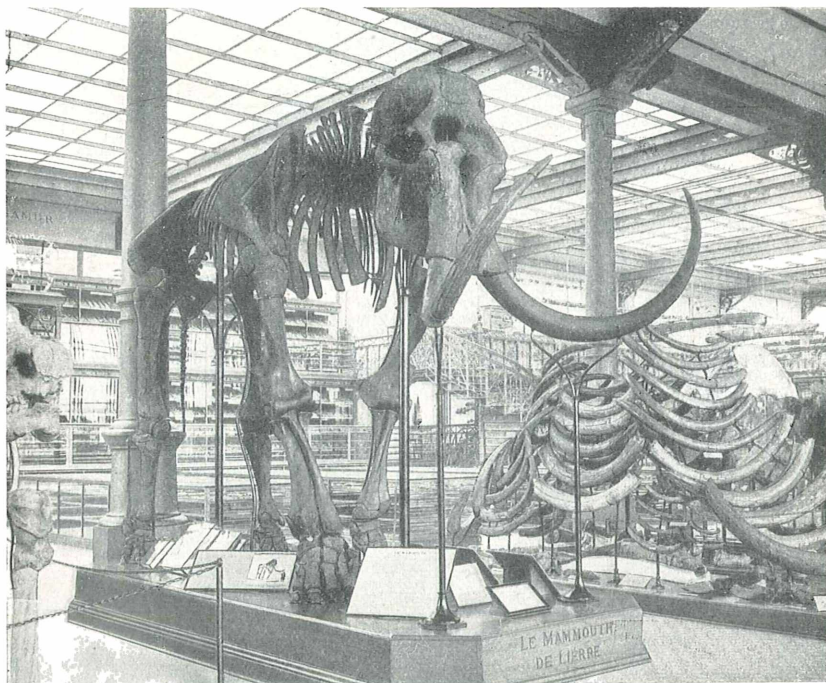


Fig. 203. Skelett des Mammuts von Lierre (Belgien), 5 m lang, 3,25 m hoch, im Musée Royal d'Histoire de Belgique in Brüssel. (Nach einer Photographie des Musée Royal d'Hist. Nat. Belg. in Brüssel.)

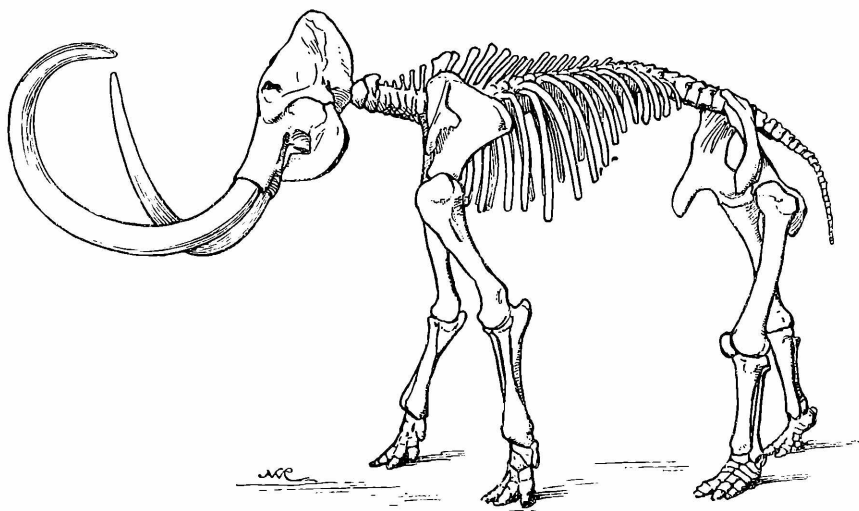


Fig. 204. Skelett eines Mammuts (*Elephas primigenius*), gefunden bei Borna bei Leipzig. (Nach J. Felix.)

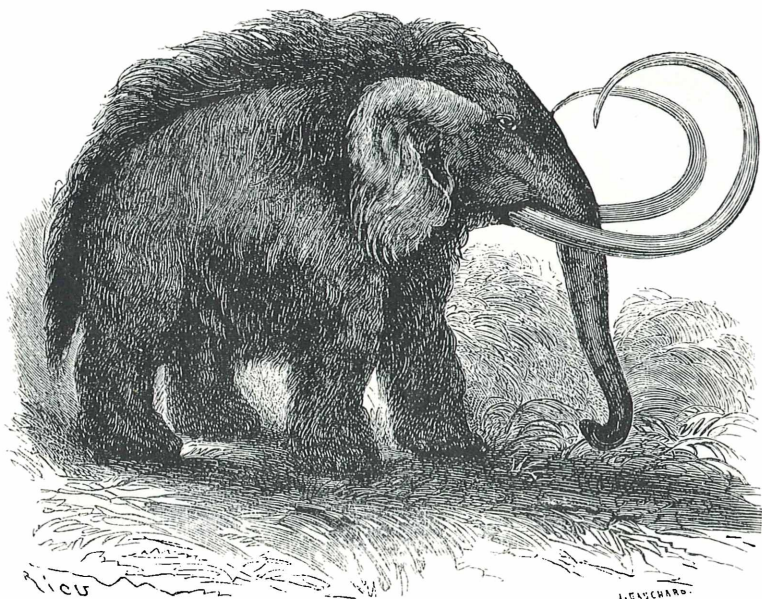


Fig. 205. Lebensbild des Mammut (*Elephas primigenius*). Zeichnung von Riou.
(Nach L. Figuier, 1863.)

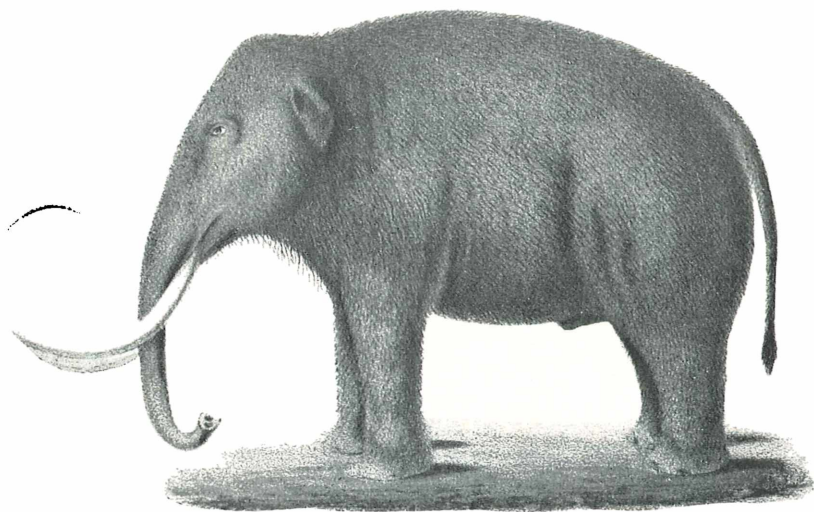


Fig. 206. Rekonstruktion des Lebensbildes des sibirischen Mammut von J. F. Brandt
(Mitteilungen über die Naturgeschichte des Mammut oder Mamont. — Bull. Acad.
Impér. Sciences St. Pétersbourg, Melanges biologiques, V., 1866.)

Stoßzahnkrümmungen innerhalb der lebenden Elefantenarten zu vergleichen, um den Schwankungen der Stoßzahnform beim Mammut keinen allzu großen Wert beizulegen.

Sehr verschieden ist das Rückenprofil in den verschiedenen Rekonstruktionen. In den meisten Darstellungen erscheint die Rückenlinie als schwach nach oben konvexe Linie, die vom Nacken an entweder mit sehr geringer Neigung gegen das Becken zu abfällt (am schwächsten ist diese Neigung nach hinten in der Re-

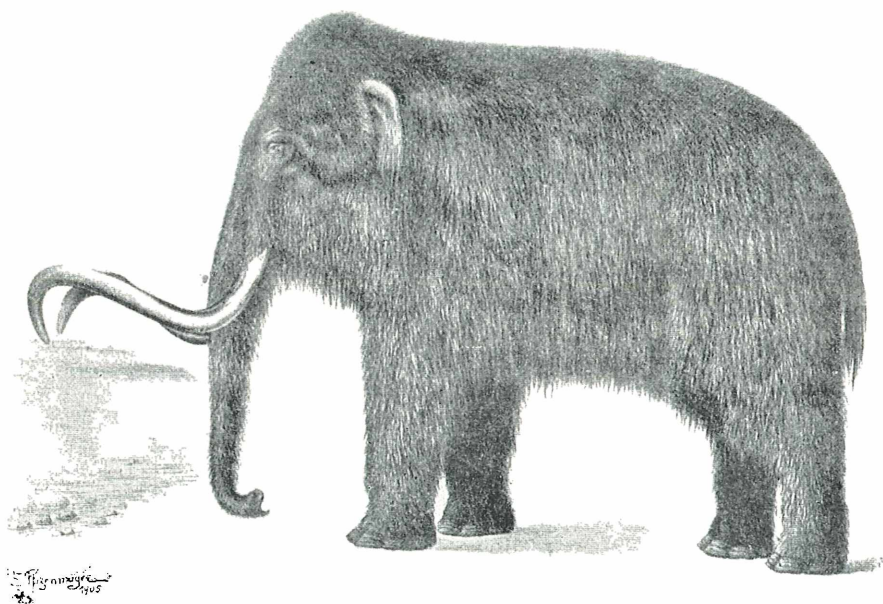


Fig. 207. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mammuts von E. Pfizenmayer, 1905.

konstruktionszeichnung von E. Pfizenmayer, 1906, am stärksten in der farbigen Darstellung des Mammuts durch Fritz Skell, 1909). Sehr stark konvex ist sie in einer der letzten Rekonstruktionen von Fritz König.

3. Die Darstellung der Kopfhaltung ist gleichfalls in den einzelnen Rekonstruktionen sehr verschieden. Sehen wir von der Osbornschen Rekonstruktion eines trompetenden Mammuts ab, so bildet in den übrigen Darstellungen das Stirnprofil eine meist

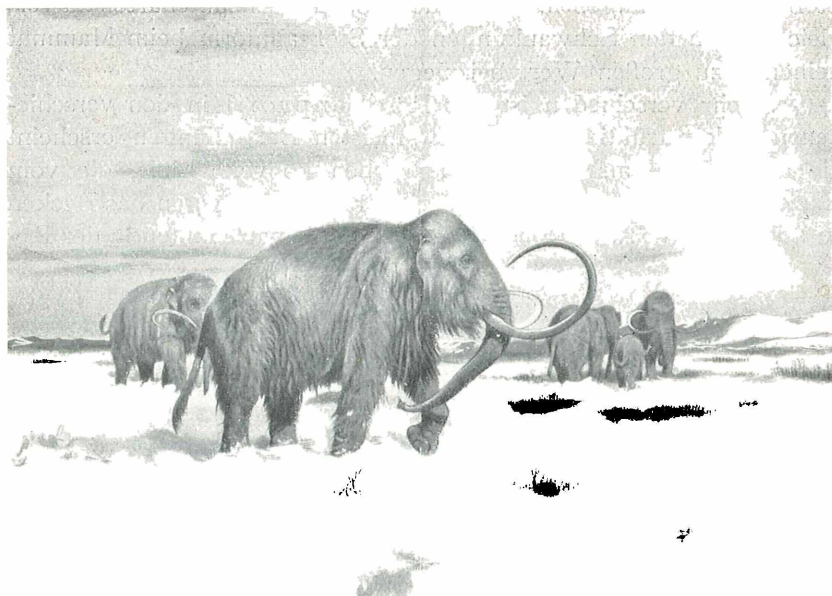


Fig. 208. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mammut. Nach einem Gemälde von Wilhelm Kuhnert. (Aus H. Klaatsch, 1902.)

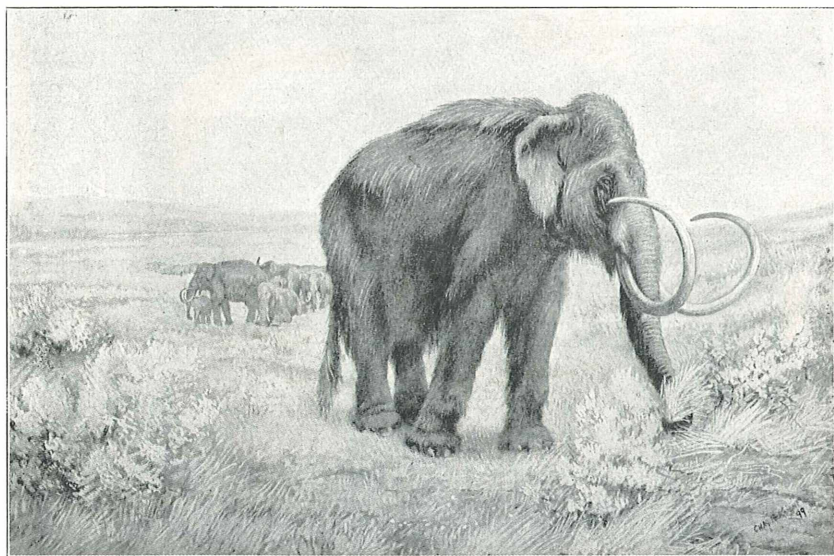


Fig. 209. Lebensbild des Mammut (*Elephas primigenius*), rekonstruiert von Ch. R. Knight, 1899. (Nach F. A. Lucas, 1906.)

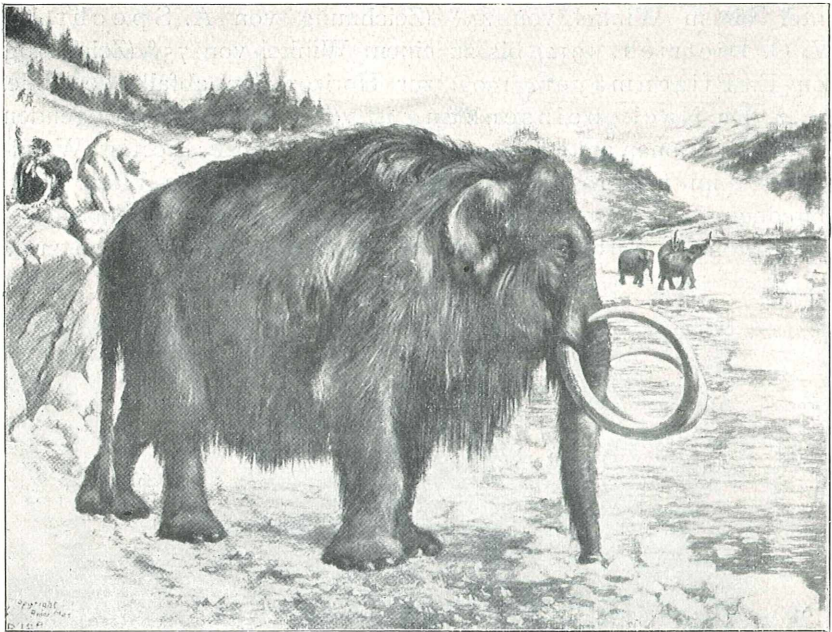


Fig. 210a. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mammut. Nach einem von Ch. R. Knight unter der Leitung von H. F. Osborn für das American Museum of Natural History in New York entworfenen Gemälde. (Nach H. F. Osborn.)

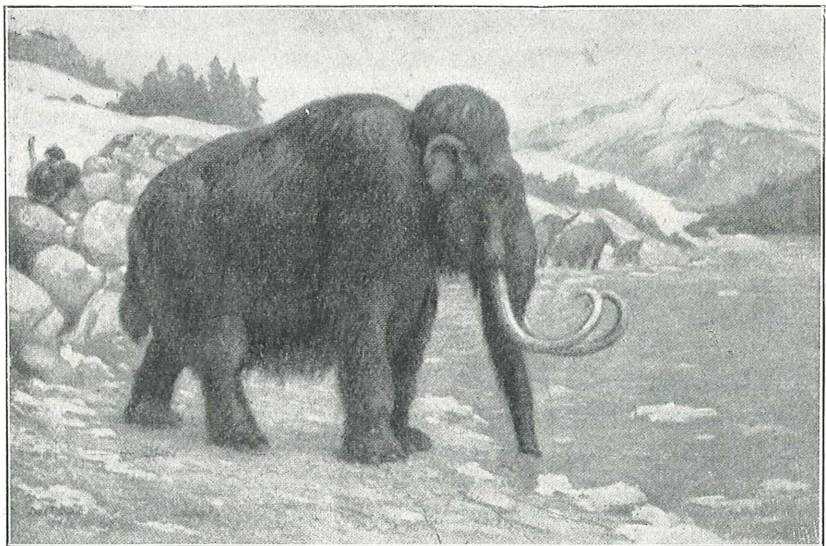


Fig. 210b. Lebensbild des Mammut (*Elephas primigenius*). Rekonstruktion von Ch. R. Knight, 1915. (Nach H. F. Osborn, 1915.)

unter einem Winkel von 45° (Zeichnung von A. Specht bei W. O. Dietrich, 1912) bis zu einem Winkel von 75° (Zeichnung von E. Pfizenmayer, 1906) zur Horizontalen abfallende Linie.

4. Die Nackeneinsenkung ist von allen bisher vorliegenden Rekonstruktionen am stärksten in den letzten von F. König (Wandgemälde im niederösterreichischen Landesmuseum in Wien, 1911) angedeutet. Sie ist kaum merklich in den älteren Rekonstruktionen von A. Andreae, J. F. Brandt (1866), Ch. Knight usf.,

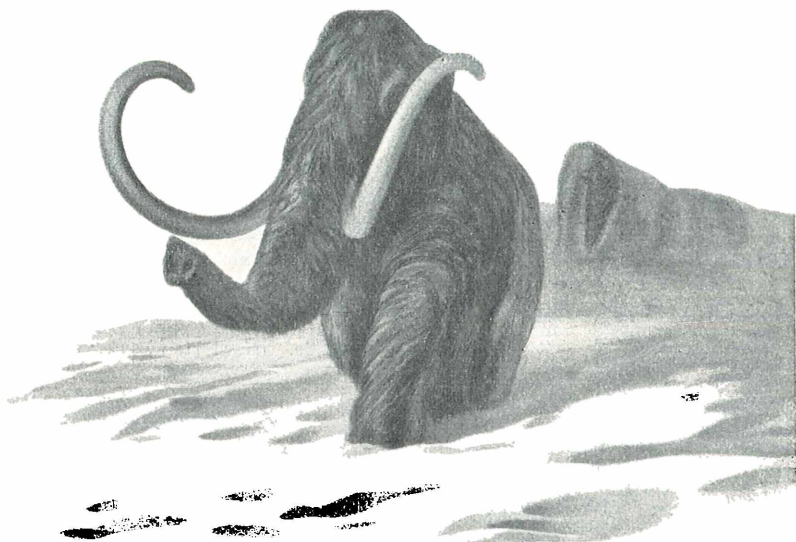


Fig. 211. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mammut. Gemälde von Fritz Skell, 1909. (Aus der „Münchener Jugend“.)

und fehlt fast gänzlich in der Zeichnung von A. Specht (in W. O. Dietrich), (Fig. 214).

5. Die Schädelgröße im Verhältnis zum übrigen Körper ist gleichfalls sehr verschieden dargestellt worden. Den mächtigsten Eindruck macht wohl der Schädel in dem Bilde von Fritz König (1911) und Fritz Skell (1909), dann in der Rekonstruktion, welche Ray Lankester 1905 mitteilte. Geradezu lächerlich klein erscheint der Schädel in der Rekonstruktion von J. F. Brandt (Fig. 206), ebenso auch in der Rekonstruktion von E. Pfizenmayer (Fig. 207).

6. Das Profil des Schädeldaches ist in den älteren Rekonstruktionen fast durchaus sehr niedrig gehalten. In der Brandtschen Rekonstruktion liegt die höchste Stelle des Schädels unter dem höchsten Punkt der Rückenlinie; sie springt nach der Auffassung von A. Andreae, A. Specht, Ch. Knight u. a. nur ganz unbedeutend über die Rückenlinie vor. Aus der perspektivisch verkürzten Ansicht des Mammut von Fritz Skell ist der Höhenunterschied zwischen Schädeldach und Rückenlinie nicht zu entnehmen. In einer Rekonstruktion von F. König ist das Schädel-

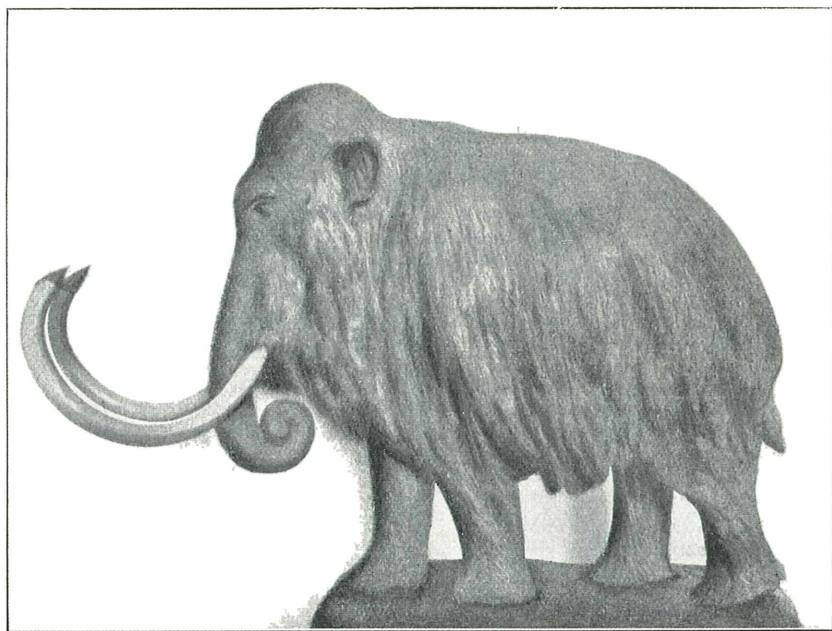


Fig. 212. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mammut (Modell), entworfen von M. Hiltzheimer, 1919. (Nach M. Hiltzheimer.)

dach nur wenig höher als der höchste Punkt der gekrümmten Rückenlinie.

7. Die Rüsseldicke ist sehr verschieden dargestellt worden. Sehr dünn ist der Rüssel in der Brandtschen Mammutrekonstruktion, am stärksten in der Skellschen Zeichnung.

8. Die Schwanzlänge wurde in den verschiedenen Rekonstruktionen sehr verschieden angenommen. In den Rekonstruktionen von Ch. Knight (namentlich in der aus dem Jahre 1899) reicht der mit buschiger Quaste endende Schwanz bis zum Boden; in den

F. Königschen und E. Pfizenmayerschen Rekonstruktionen erscheint er sehr kurz. Die übrigen Rekonstruktionen halten sich zwischen diesen Extremen.

9. Die Höhe der Beine ist in den Knightschen Zeichnungen am größten, in der Pfizenmayerschen am geringsten.

10. Der Abstand der Vorderbeine von den Hinterbeinen ist am größten in der Brandtschen Rekonstruktion so-

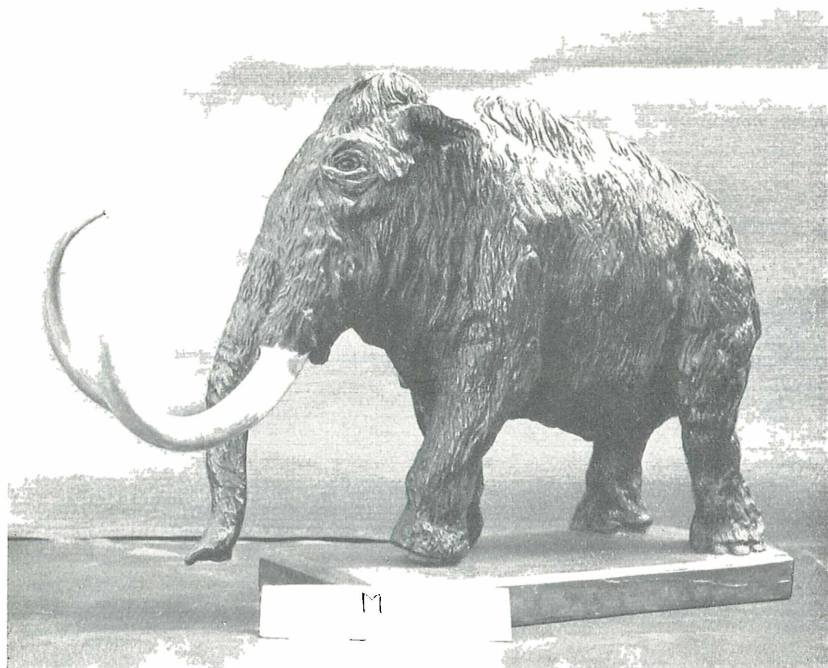


Fig. 213. Rekonstruktion des Lebensbildes (Modell) des Mammut, entworfen von Dr. Fritz König (1911). Nach einer Photographie des Modells. (Die Dimensionen der Körperabschnitte, insbesondere das Verhältnis des Schädels zum Rumpf, Lage der Augen, Stoßzähne usw., sind gänzlich verfehlt.)

wie in einer älteren Rekonstruktion des *Elephas Columbi* durch H. F. Osborn; sehr weit ist auch der Abstand in der Rekonstruktion Pfizenmayers; am geringsten ist der Abstand in einer Rekonstruktion von F. König (1913) (Fig. 215).

11. Der Höhenunterschied zwischen Vorderbeinen und Hinterbeinen ist nur in zwei Rekonstruktionen zum Ausdruck gebracht: in einer Rekonstruktion von Ch. Knight und auf dem Gemälde von Fritz Skell. Sonst sind Vorderbeine und

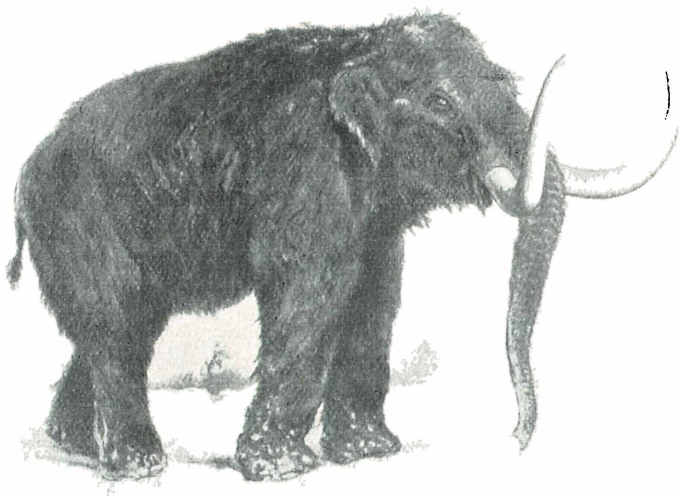


Fig. 214. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mammuts auf Grundlage des Skelettfundes von Steinheim a. d. Murr in Schwaben. Nach einem Gemälde von August Specht. (Nach W. O. Dietrich, 1912.)

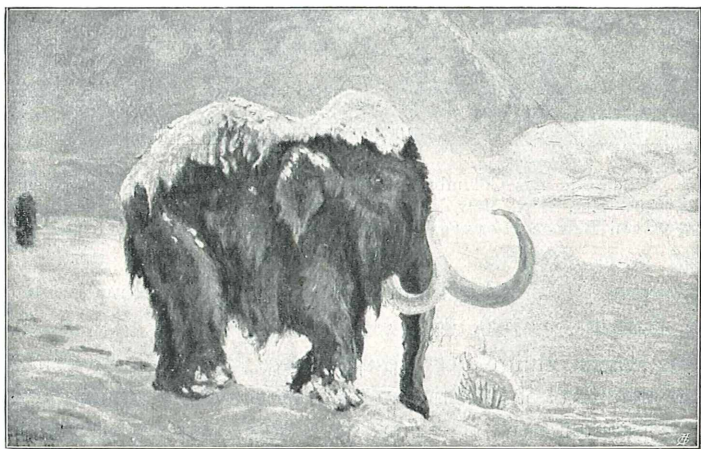


Fig. 215. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mammuts. Nach einem Gemälde von Dr. Fr. König im niederösterreichischen Landesmuseum in Wien. (Nach G. Schlesinger, 1913.)

Hinterbeine ziemlich gleich hoch angenommen worden, namentlich in der letzten Rekonstruktion von F. König.

12. Die Behaarung ist sehr verschieden stark rekonstruiert worden. Sehr stark behaart und mit langer Halsmähne und Bauchmähne erscheint das Mammut in den Rekonstruktionen von Ch. Knight, F. Skell und F. König, während die übrigen Zeichnungen eine kürzere Behaarung zur Darstellung bringen.

13. Die Ohren sind von Ch. Knight relativ groß, von

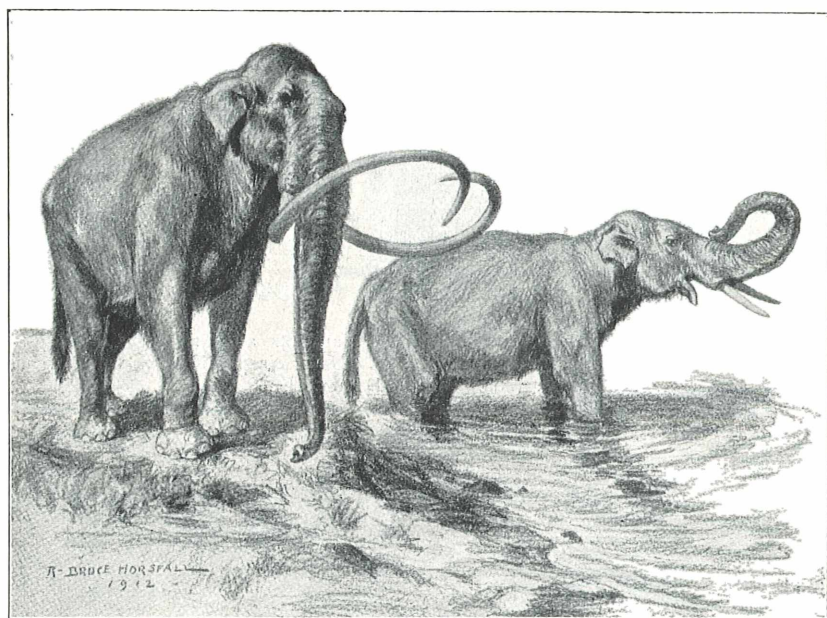


Fig. 216. Lebensbild des Columbusmammut (*Elephas Columbi*) nach einem Skelette im Amer. Mus. Nat. Hist. New York rekonstruiert von H. F. Osborn. Lebensbild von Bruce Horsfall, 1912. (Nach W. B. Scott, 1913.)

E. Pfizenmayer sehr klein angenommen worden, ebenso auch von A. Specht (1912).

Dies wären einige der wesentlichen Punkte, in denen sich die verglichenen Rekonstruktionen des Mammut voneinander unterscheiden. Unter den vielen bisher erschienenen Rekonstruktionen sind hier nur einige der bekanntesten hervorgehoben worden; würden alle Darstellungen verglichen worden sein, so würden die Gegensätze in der Auffassung der verschiedenen Autoren von dem Aussehen des Mammut noch stärker hervortreten.

In einem Vortrage, den ich am 13. Februar 1913 in der Sektion für Paläontologie und Abstammungslehre der k. k. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien hielt, machte ich auf eine Beweisquelle für das Aussehen des Mammuts aufmerksam, die früher nicht in dem ihr gebührenden Ausmaße gewürdigt worden war. Diese Beweisquelle sind die bis auf unsere Zeit erhalten gebliebenen Zeichnungen und plastischen Darstellungen des Mammuts durch den paläolithischen Menschen, von denen einige schon seit sehr langer Zeit bekannt, aber von verschiedenen Forschern früherer Zeit als Fälschungen angesehen worden sind. Die Zeichnungen

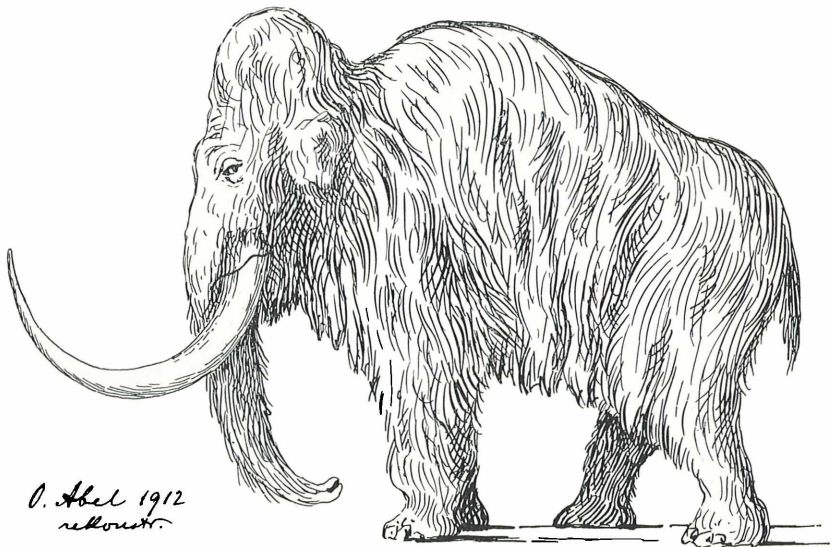


Fig. 217. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mammuts, entworfen unter Berücksichtigung der Mammutdarstellungen des paläolithischen Menschen. (Nach O. Abel.)

haben trotz der oft sehr primitiven Darstellungsart den Wert historischer Dokumente, denn sie sind vom paläolithischen Menschen angefertigt worden, der das Mammut jagte und der, ebenso wie der Buschmann, die von ihm gejagten Tiere jedenfalls genauer kannte als so mancher moderner Jäger, der das Wild mit weittragenden Feuerwaffen erlegt und von seinen Lebensgewohnheiten häufig so gut wie gar nichts kennt. Nur wenige Forscher haben diese Bilder aus der Eiszeit bei den Rekonstruktionen des Mammuts herangezogen. Sie sind von F. König bei seiner Rekonstruktion aus dem Jahre 1911 berücksichtigt worden und haben auch dem Tiermaler August Specht (1912) zur Vorlage bei dem Entwurfe

einer Mammutrekonstruktion gedient; die Entdeckung von Zeichnungen des Mammut aus den Grotten von Bernifal, Combarelles und Font-de-Gaume in Frankreich, von denen erst ein Teil veröffentlicht worden ist, legt uns jedoch nahe, diese nach dem lebenden Tiere entworfenen Zeichnungen des Eiszeitmenschen mit den verschiedenen Rekonstruktionen zu vergleichen und sie sorgfältig zu analysieren. H. Breuil hat das große Verdienst, nicht nur viele dieser Zeichnungen sorgfältiger reproduziert zu haben, soweit sie schon seit längerer Zeit bekannt sind, sondern auch eine Reihe bisher unbekannter Darstellungen veröffentlicht zu haben.

Zu diesen Zeichnungen an den Wänden der Grotten von La Mouthe, Combarelles, Bernifal, Font-de-Gaume und Gargas in

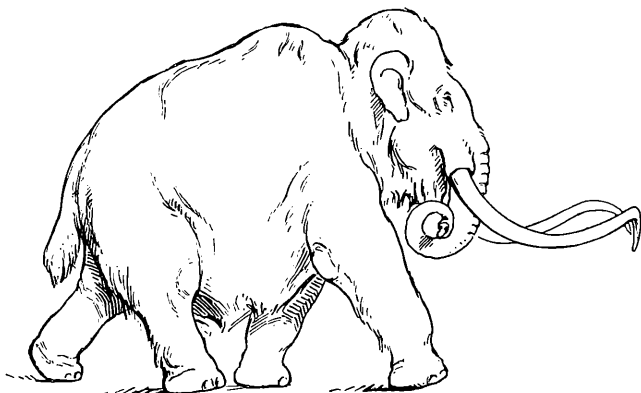


Fig. 218. Rekonstruktion (Modell) von *Elephas primigenius*. Amer. Mus. Nat. Hist., New York. (Nach H. F. Osborn, 1914.)

Frankreich treten als wertvolle Ergänzung hinzu: 1. die ungemein realistische Darstellung eines sich lösenden Mammut von La Madeleine, die auf einem Stoßzahnbruchstück eingeritzt ist und dem Magdalénien angehört; 2. die Darstellung eines Mammut auf einem Renttiergeweih von Bruniquel, gleichfalls von Magdalénienalter; 3. die Darstellung eines Mammutkopfes samt dem Rüssel, gefunden in Laugerie-Basse, ebenfalls von Magdalénienalter; 4. ein Fragment von Raymonden (Dordogne) von Magdalénienalter; 5. ein Relief aus der Grotte von Figuiér (Gard) mit der Darstellung der Stoßzähne und einem Teile des Schädels eines Mammut, von gleichem Alter wie die vorigen; 6. eine Skulptur von Roche-Plate bei Saint-Mihiel (Meuse); endlich 7. eine Elfenbeinschnitzerei mit der Darstellung eines ganzen Mammut aus dem Solutréen von Předmost in Mähren.

Unter diesen Skulpturen kommen nur die auf einem Stoßzahnfragment eingeritzte berühmte Darstellung des Mammut von La Madeleine und die Schnitzerei von Předmost in Betracht, da die übrigen Skulpturen zu roh oder unvollständig sind.

Marcellin Boule¹⁾ besprach am 21. Juni 1911 in einer Sitzung des Institut Français d'Anthropologie die verschiedenen neuen Entdeckungen prähistorischer Mammutdarstellungen und machte auf einige in morphologischer Hinsicht bemerkenswerte Ergebnisse seiner vergleichenden Studien aufmerksam.

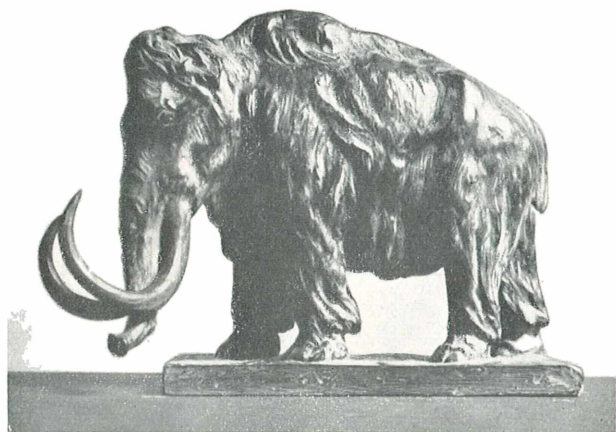


Fig. 219. Rekonstruktion (Modell) von *Elephas primigenius*, mitteleuropäische Rasse. Ausgeführt unter der Leitung von O. Abel durch akadem. Maler Fr. Roubal (Wien), 1923. (Originalaufnahme des Paläobiologischen Instituts der Universität Wien, phot. A. Bachofen-Echt.)

M. Boule hob hervor, daß die Ohren auf diesen Darstellungen stets sehr klein erscheinen, was auch den neuen Funden sibirischer Mammute entspricht. Besonderen Wert legt M. Boule auf die berühmte Darstellung von La Madeleine und macht namentlich auf folgende Punkte aufmerksam: das eigentümlich zusammenge-drückte Schädelprofil („profil busqué de la face“), die Auftreibung des Schädels, die Kleinheit der Ohren, die Länge der Hals- und Brustmähne, die Kürze des Schwanzes und die eigentümliche Ver-breiterung der Schwanzbasis, die durch die Ausbildung einer Anal-

1) M. Boule: Morphologie du Mammouth d'après les récentes découvertes de l'art paléolithique. Institut Franç. d'Anthropologie, Compt. Rend., No. 2, p. 28.

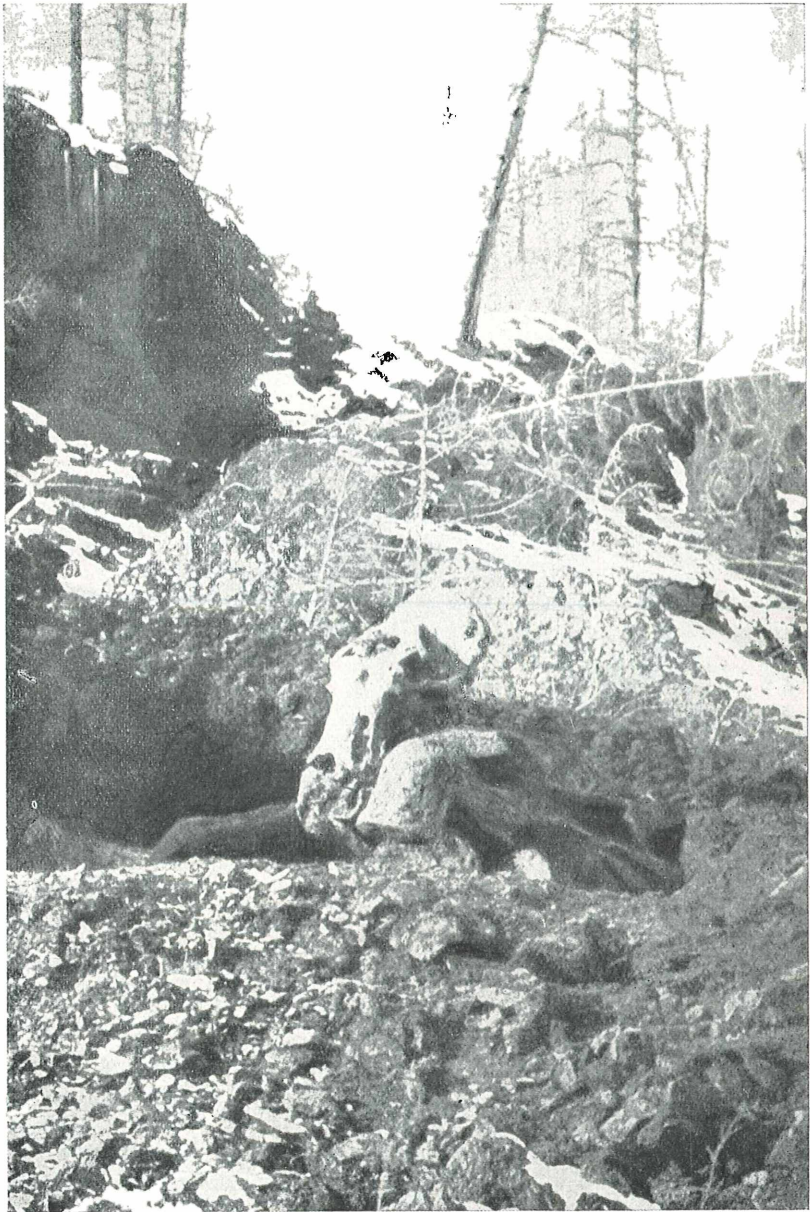


Fig. 220. Kadaver des im Eisboden an der Kolyma-Beresowska in Sibirien eingefrorenen Mammuts, der 1902 von einer Expedition der Kaiserl. Russischen Akademie der Wissenschaften unter der Leitung von Dr. O. Herz ausgegraben wurde.
(Nach einer Photographie von O. Herz.)

klappe bedingt sein soll („opercule à l'anus“)¹⁾. Da die in vielen älteren Lehrbüchern verbreitete Abbildung dieser Skulptur ganz ungenau ist, bringe ich die genaue Wiedergabe der eingeritzten Zeichnung (Fig. 226).

M. Boule betont, daß andere Skulpturen der Lartetschen Sammlung (vgl. Lartet, *Matériaux*, 1874, p. 34) gleichfalls das hohe Hinterhaupt, die kleinen Ohren und einen behaarten Rüssel zeigen.

M. Boule macht ferner darauf aufmerksam, daß eine der Zeichnungen in der Höhle von Combarelles eine auffallend starke Krümmung des Rückenprofils zeigt und daß das Rüsselende bifid erscheint (Fig. 221).

Die Abbildungen in Font-de-Gaume (Sgraffiti) fallen durch die Dicke des Schädels und die tiefe Einsenkung zwischen Hinterhaupt und Rückenbuckel auf, sowie durch das abfallende Rückenprofil („ligne fuyante du dos“) (Fig. 222 bis 225).

In der Tat stimmen alle Darstellungen, die der eiszeitliche Mensch vom Mammut entwarf, in einer Reihe von Punkten überein und geben einen ganz anderen Gesamteindruck von dem Tiere als die verschiedenen modernen Rekonstruktionen, die sich mehr oder weniger von den alten Überlieferungen nicht frei gemacht haben.

Ich habe es darum versucht, eine neue Rekonstruktion des Mammuts zu entwerfen, die auf einer Kombination der eiszeitlichen Darstellungen mit den morphologischen Untersuchungsergebnissen an den erhaltenen Kadavern und Skeletten beruht (Fig. 217, 219).

Vor allen Dingen muß hervorgehoben werden, daß alle Darstellungen, soweit sie nicht schon ins Schablonenhafte verfallen, wie einige Wandzeichnungen aus der Höhle von Font-de-Gaume und Combarelles, die stark gewölbte Rückenlinie, das hoch aufragende Hinterhaupt und die tiefe Einsenkung im Nacken aufweisen. Dies kehrt so übereinstimmend wieder (auch die Skulpturen von La Madeleine und Předmost zeigen das gleiche), daß wir unbedingt annehmen müssen, daß das Mammut einen mächtigen Rückenhöcker besessen hat. Aus den erhaltenen Skeletten ist dies nicht zu erschließen gewesen, da die Neurapophysen der Thorakalwirbel keine abnorme Länge aufweisen und z. B. hinter Bison und Bos relativ beträchtlich an Länge zurückbleiben. Dieser Rückenbuckel, der

1) M. Boule weist diesbezüglich auf die bekannte Mitteilung von Al. Brandt hin. Ich meine jedoch, daß es keinem Zweifel unterliegen kann, daß der Künstler ein sich lösendes Mammut darstellen wollte, wodurch die Körperhaltung und Stellung ohne weiteres erklärt ist.

den Höckern der Kamele und dem Buckel des Yak vergleichbar ist, kann wohl kaum etwas anderes als ein Fettbuckel gewesen sein; den lebenden Elefanten fehlt er gänzlich. Übrigens scheint es, daß die meisten montierten Mammutskelette, z. B. das von Salensky 1903 beschriebene und abgebildete Mammut im Museum von St. Petersburg (vgl. Salenskys Tafel XXIV), eine unrichtige Stellung der Rückenwirbel aufweisen (Fig. 36).

Die vorliegende Rekonstruktion zeigt den Schädel mit steil nach vorn abfallendem Stirnprofil im Gegensatze zu der Rekonstruktion von A. Specht (bei W. O. Dietrich, l. c., 1912), (Fig. 214). Alle Darstellungen, die der Eiszeitmensch vom Mammut gab, stimmen in dem steil abfallenden Stirnprofil überein, und diese

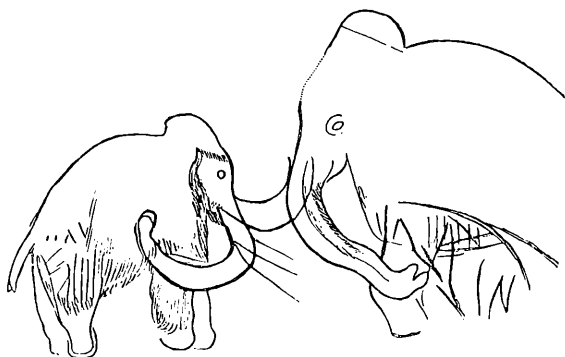


Fig. 221. Primitive Umrißgravüren des Mammut aus der Früh-Magdalénienzeit, an der Höhlenwand der Grotte von Combarelles, Dordogne. Zu beachten ist die besondere Hervorhebung des hohen Schädeldomes und dahinter die Nackeneinsenkung.
(Nach H. Breuil.)

Haltung des Schädels ist ja bei dem enormen Gewichte der Stoßzähne ohne weiteres verständlich. Wir müssen uns heute, nach eingehenderen Studien der paläolithischen Mammutdarstellungen, geradezu wundern, daß bei der Montierung der verschiedenen Mammutskelette nicht schon früher die richtige Schädelstellung ermittelt worden ist.

Über das Haarkleid und dessen Länge haben uns nicht nur die Zeichnungen des Eiszeitmenschen, sondern auch die sibirischen Funde so genügende Aufschlüsse gebracht, daß die Rekonstruktion desselben nicht zweifelhaft sein kann. Nur dürfen wir uns das Fell nicht so gestriegelt vorstellen, wie in der Pfizenmayerschen Rekonstruktion, sondern wir müssen annehmen, daß die langen Fellsträhne stellenweise dicht verfilzt waren.

Der bifid endende Rüssel wurde behaart dargestellt, wie dies die Zeichnungen von Font-de-Gaume und Combarelles zeigen. Der Schwanz ist, worauf schon M. Boule und W. O. Dietrich hingewiesen haben, sehr kurz gewesen. Eine Schwanzquaste, die W. O. Dietrich annimmt (Rekonstruktion von A. Specht, 1912), scheint jedoch nicht vorhanden gewesen zu sein.

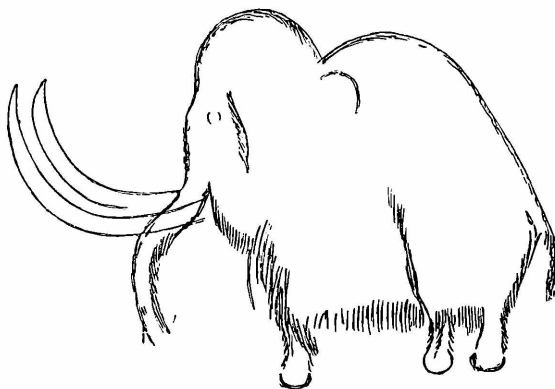


Fig. 222. Mammutzeichnung an der Höhlenwand der Galerie des Fresques in der Grotte von Font-de-Gaume. Die eingeritzte Zeichnung ist von späterer Malerei überdeckt. Aus der Magdalénienzeit. (Nach H. Breuil.)

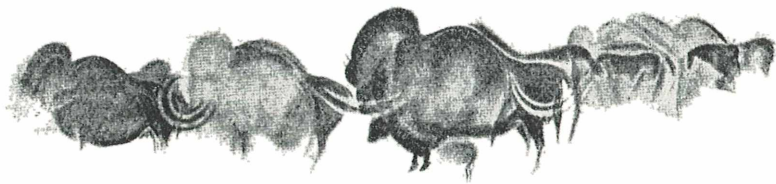


Fig. 223. Freskodarstellung einer Mammutherde aus der Galerie des Fresques in der Grotte von Font-de-Gaume, Dordogne. Unter der Malerei befinden sich eingeritzte Darstellungen der Mammute, sowie anderer Tiere (Bison, Rentier, Wildpferd). Zu beachten ist die auch hier scharf dargestellte Einsenkung der Profilinie in der Nackenregion. Länge des hier abgebildeten Abschnittes des Freskos: 4,5 m. (Nach H. Breuil.)

Ich habe in der vorliegenden Rekonstruktion im Rückenprofil eine schwache Einsenkung in der Kruppe angenommen. Die Ohren sind sehr klein gewesen, wie schon M. Boule und W. O. Dietrich hervorgehoben haben.

Die Hinterbeine haben jedenfalls nicht die geradegestreckte Stellung besessen, wie so viele Rekonstruktionen des Mammut

zeigen, und die übrigens auch in den Darstellungen des Eiszeitmenschen zu sehen ist. Die Hinterbeine sind im Kniegelenk stark gebeugt, jedenfalls viel stärker, als dies in der Regel angenommen wird; daher liegt auch der vordere Körperteil des *Elephas primigenius* Fraasi (im kgl. Naturalienkabinet in Stuttgart), obwohl das Skelett in schreitender Stellung montiert ist, viel zu tief, wozu noch die unrichtige Achsenstellung von Oberarm und Unterarm kommt.

Nach meiner im Jahre 1914 veröffentlichten Rekonstruktion erschien im Jahre 1915 ein Lebensbild des Mammuts von der

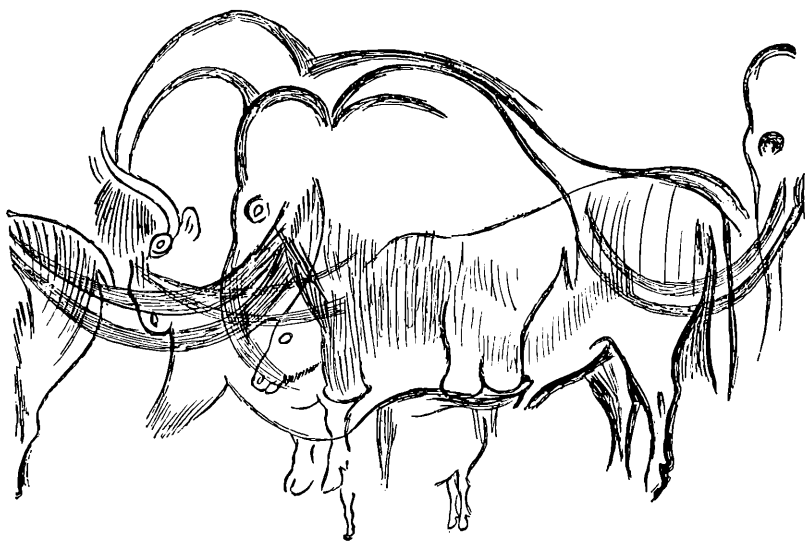


Fig. 224. Ausschnitt aus dem in Fig. 223 abgebildeten Fresco in stärkerer Vergrößerung, wobei sich deutlicher zeigt, daß verschiedene Zeichnungen übereinander gelegt worden sind. Deutlich erkennbar sind außer der Darstellung eines Mammuts die eines Bisons und eines Rentiers. Alle Darstellungen sind von der linken Seite aus gesehen.

(Nach H. Breuil.)

Künstlerhand Ch. R. Knights (Fig. 210 b), das mit meiner Rekonstruktion bis auf unbedeutende Einzelheiten übereinstimmt und sich nur dadurch unterscheidet, daß die Stoßzähne schwächer und dafür stärker eingerollt sind als dies in meiner Rekonstruktion der Fall ist. Die Nackeneinsenkung ist bei dem in der Knightschen Rekonstruktion dargestellten Mammut schärfer und kleiner als in meiner Rekonstruktion. Abgesehen von diesen Unterschieden, stimmen beide Rekonstruktionen in den Hauptpunkten überein und bringen jene Auffassung von dem Aussehen des Mammuts zum Ausdruck, die wir uns auf Grund eingehender Studien des

Skelettes, der Studien an rezenten Elefanten und der Vergleiche mit den Mammutdarstellungen aus paläolithischer Zeit zu bilden vermögen.

Aus der Art des geologischen Vorkommens sowie aus der Tiergesellschaft, die mit dem Mammut zusammen lebte, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß das Mammut ein ausgesprochener Steppenbewohner war, und nicht, wie das z. B. für *Mastodon angustidens* gilt, ein Bewohner des feuchten Walddickichts gewesen

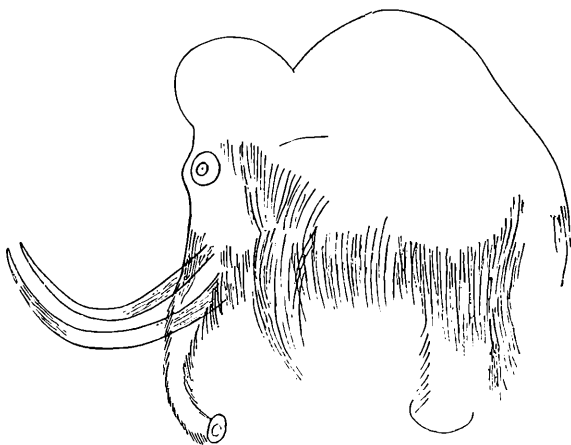


Fig. 225. Darstellung eines Mammut in die Höhlenwand der Gruppe von Font-de-Gaume, Dordogne, eingeritzt. Länge der Zeichnung: 77 cm. Alter: Magdalénienzeit. (Nach H. Breuil.)

ist. Es kann weiter auch keinem Zweifel unterliegen, daß das Mammut in großen Herden lebte. Diese Feststellungen sind zur Rekonstruktion des Landschaftsbildes, in dessen Rahmen wir das Mammut rekonstruieren wollen, von Wichtigkeit. Im Gegensatz zum Mammut war der andere große Elefant, der zur Eiszeit in Europa lebte (*Elephas antiquus*), der Bewohner der Waldungen, wie aus der Begleitfauna hervorgeht, und wir werden uns davor hüten müssen, das Mammut und den Waldelefanten auf ein und dasselbe Rekonstruktionsbild und in dieselbe Landschaft zu stellen.

Rekonstruktion einiger Mastodontiden.

Daß ein verhältnismäßig so häufiges Tier wie „Mastodon“ wiederholt zu rekonstruieren versucht wurde, ist begreiflich. Die ersten Versuche bewegten sich im Rahmen einer bloßen Skelett-rekonstruktion, die zuerst am amerikanischen Mastodon, dem *Mastodon americanus* der Eiszeit Nordamerikas, durchgeführt wurde; diese von Peale durchgeführte Rekonstruktion hat durch die Aufnahme in Cuviers „Recherches sur les ossements fossiles“

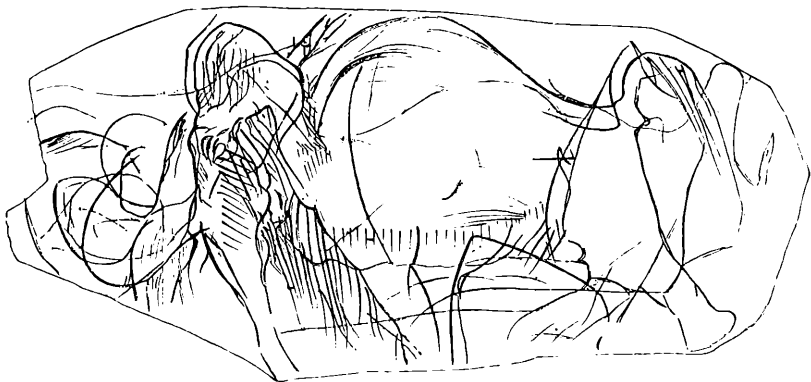


Fig. 226. Auf dem Bruchstücke eines Mammutstoßzahnes eingeritzte Umrißzeichnung eines sich lösenden Mammut, gefunden von E. Lartet in der Station La Madeleine, Dordogne. Länge des Zahnfragmentes: 245 mm. Diese Darstellung ist zweifellos die beste, die uns der paläolithische Mensch vom Mammut hinterlassen hat. Alter: Magdalénienzeit. (Nach E. Lartet.)

weite Verbreitung gefunden. Später hat E. Sismonda (1852) das Skelett eines Mastodon rekonstruiert (Fig. 227), das er als „Mastodon“ angustidens beschrieb, das aber später als das Skelett eines Mastodon arvernensis erkannt wurde. Auch dieses Skelett hat in der von Sismonda veröffentlichten Gestalt den Eingang in viele Lehrbücher gefunden, ebenso wie das später von A. Gaudry beschriebene und abgebildete Skelett eines „Mastodon“ angustidens, das im Pariser Museum aufgestellt wurde (Fig. 228). Obwohl von verschiedenen Seiten, zuerst von Biedermann (1868) die Stellung der oberen und unteren Stoßzähne in den Kiefern festgestellt worden war, hatte A. Gaudry in der 1878 veröffentlichten Rekonstruktion

des Skelettes von „Mastodon“ angustidens aus dem Miozän von Seisans bei Simorre in Frankreich doch keine Rücksicht auf diese Feststellung genommen und die Zähne falsch eingesetzt. Die weite Verbreitung, welche die Gaudry'sche Abbildung fand, hat viel zu den unrichtigen Vorstellungen von dem Aussehen dieses tertiären Proboscidiars beigetragen. Wenn man von der unrichtigen Stellung der Gliedmaßen in der Gaudry'schen Rekonstruktion absieht, ist die falsche Orientierung der Stoßzähne vielleicht der störendste Fehler in dieser Skelett-rekonstruktion.

In späterer Zeit sind mehrfache Versuche unternommen worden, das Skelett des amerikanischen Mastodons zu rekonstruieren, um auf diese Weise eine Grundlage für das Lebensbild des Tieres zu

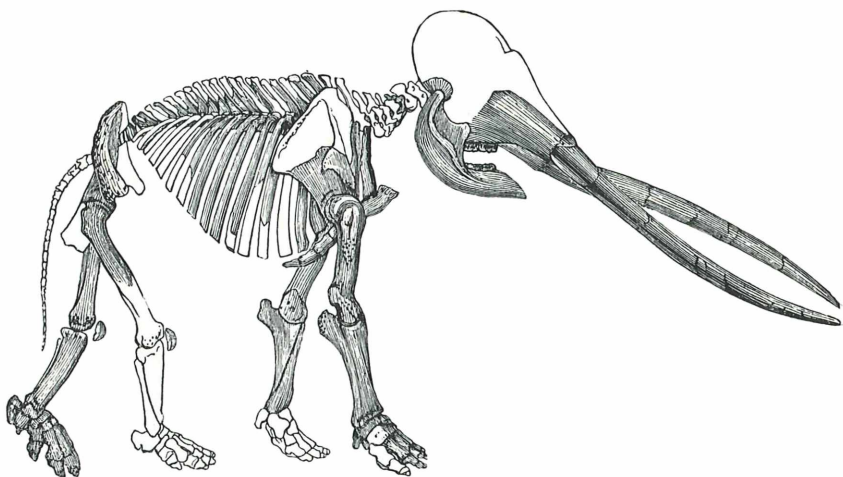


Fig. 227. Skelett von *Bunolophodon arvernensis* Croiz. et Job., Pliozän von Turin (vgl. Fig. 239). (Aus Louis Figuier, 1863.)

schaffen. Zum Teil sind diese Rekonstruktionen durch die Rekonstruktion eines Skelettes von *Bunolophodon arvernensis*, die von Capellini 1908 veröffentlicht wurde, sichtlich beeinflußt worden. Auf die Kritik dieser Rekonstruktionen soll später eingegangen und hier nur erwähnt werden, daß der Rumpf bei den zuletzt genannten Rekonstruktionen der amerikanischen und europäischen Mastodonten zu lange angenommen worden zu sein scheint.

Im Jahre 1917 veröffentlichte G. Schlesinger eine im Jahre 1914 entworfene Rekonstruktion von *Bunoloph. angustidens*. Als Grundlage dieser neuen Skelett-rekonstruktion diente im wesentlichen die von Gaudry mitgeteilte Abbildung des Skelettes derselben Art im Pariser Museum (Fig. 233).

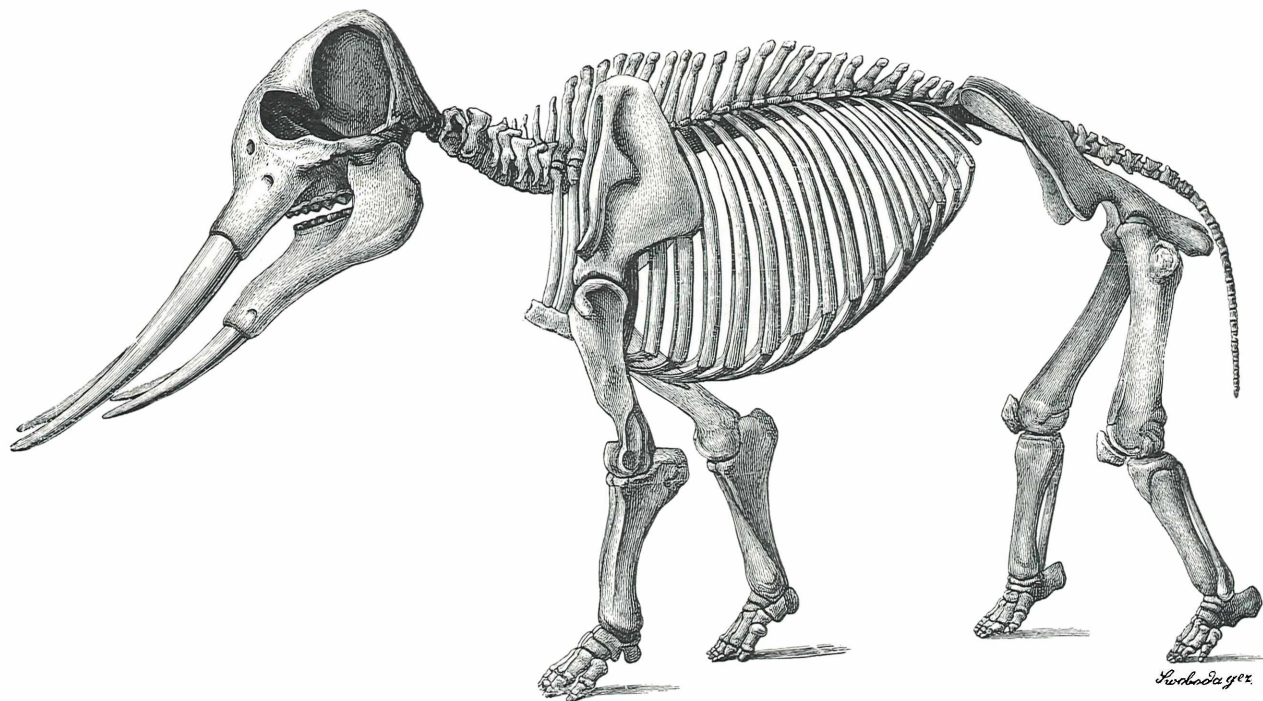


Fig. 228. Rekonstruktion des Skelettes von *Bunolophodon* (früher: „Mastodon“) *angustidens* Cuv. von Albert Gaudry (vgl. dazu Fig. 233). (Aus M. Neumayr.)

Die letzte Rekonstruktion des Skelettes derselben Art habe ich in einem 1918 gehaltenen Vortrag in der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien und später in der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift (1919) veröffentlicht (Fig. 234).

Die Verschiedenheit der Auffassungen in der Rekonstruktion des Skelettes der verschiedenen Mastodonarten kommt naturgemäß auch in der Rekonstruktion von Vollbildern zum Ausdruck, die in großer Zahl vorliegen. Die älteren Rekonstruktionen, die sich vorwiegend auf *Bunoloph. angustidens*, beziehungsweise auf *Bunoloph.*

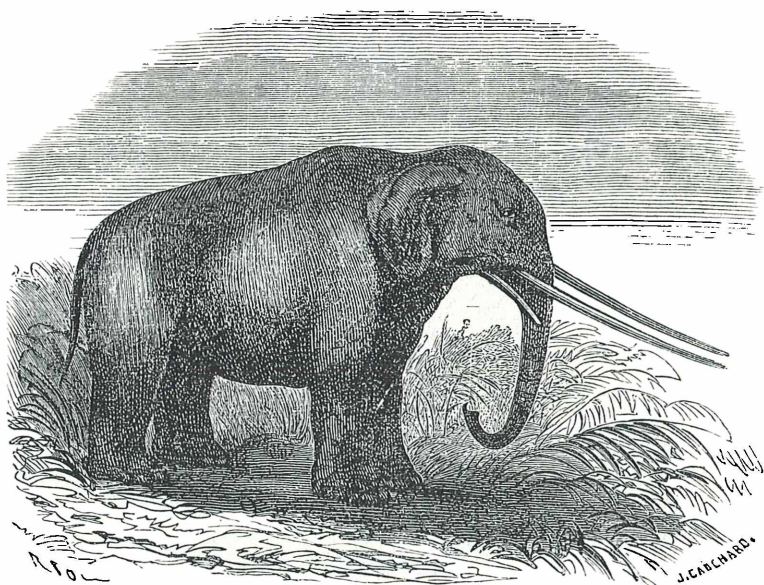


Fig. 229. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Bunolophodon angustidens* Cuv., entworfen von Riou. (Nach L. Figuier, 1863.)

arvernensis bezogen, brachten meist die Vorstellung zum Ausdruck, daß die Tiere ein Aussehen besaßen wie die meist ganz unnatürlich aussehenden Stopfpräparate der rezenten Elefanten, wie sie bis in die neuere Zeit hinein in unseren großen Museen zu sehen waren. Diese Stopfpräparate entfernen sich ebenso vom Lebensbilde eines rezenten Elefanten wie die Lebensbilder der fossilen Elefanten und Mastodonten aus früheren Zeiten von dem Bilde, das diese Tiere in Wirklichkeit geboten haben müssen. Erst die in den letzten Jahren entstandenen Rekonstruktionen, die von Alice Woodward und Bruce Horsefall entworfen wurden, stehen nicht

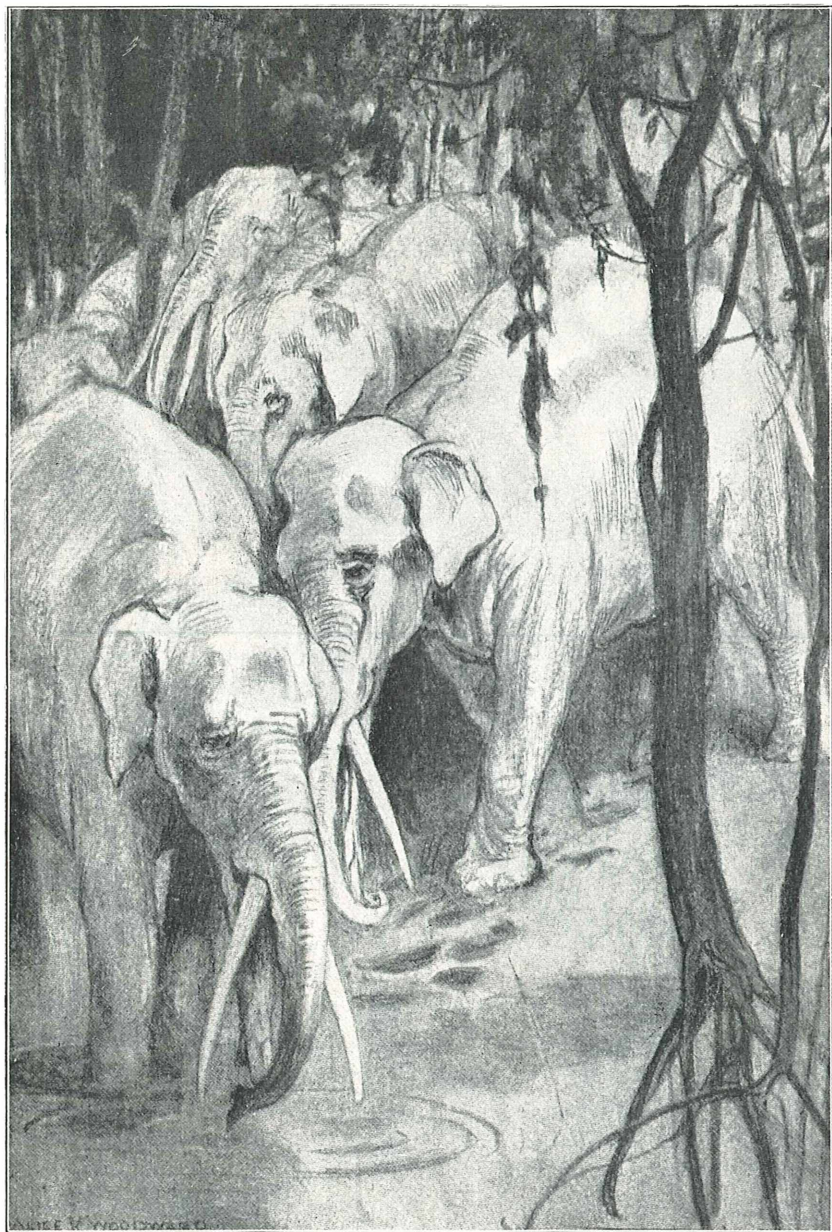


Fig. 230. Lebensbild von *Bunolophodon angustidens*. Zeichnung von Alice B. Woodward. (Nach H. R. Knipe; aus H. N. Hutchinson, 1910.)

nur in künstlerischer Hinsicht weit höher als alle früheren Rekonstruktionen, sondern genügen auch in viel höherem Grade den wissenschaftlichen Vorstellungen, die wir uns heute von dem Aussehen der Mastodonten zu machen haben.

Bunolophodon angustidens.

1. Größenverhältnis des Schädels zum übrigen Skelett. — Bisher haben die Dimensionen des Schädels bei dem von A. Gaudry beschriebenen, im Muséum d'Histoire naturelle in

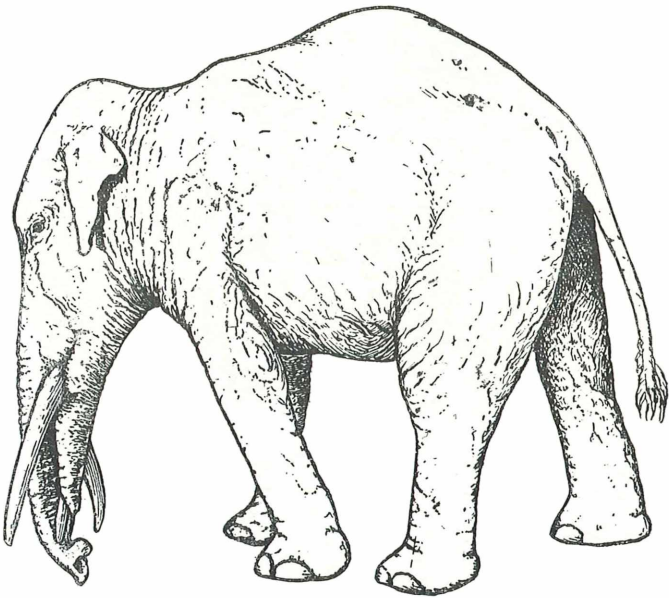


Fig. 231. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Bunolophodon angustidens* Cuv. nach C. W. Andrews. (Stellung der Stoßzähne unrichtig, Hals zu kurz, Kopf zu steil gesenkt, Körper zu hoch gestellt und daher mehr dem lebenden Elefanten ähnlich, als dies tatsächlich der Fall war.)

Paris (Jardin des Plantes) aufgestellten Skeletts aus dem Miozän von Seissans bei Simorre stets als Grundlage für die Größenverhältnisse des Schädels bei den Rekonstruktionen dieser Spezies gedient. G. Schlesinger hat 1917 (l. c., p. 40) wahrscheinlich ge-

macht, daß dieser Schädel der Hauptsache nach das Produkt der Atelierrekonstruktion eines Präparators ist, wie dies ja so häufig der Fall zu sein pflegt. Da die fehlenden Partien in der Regel

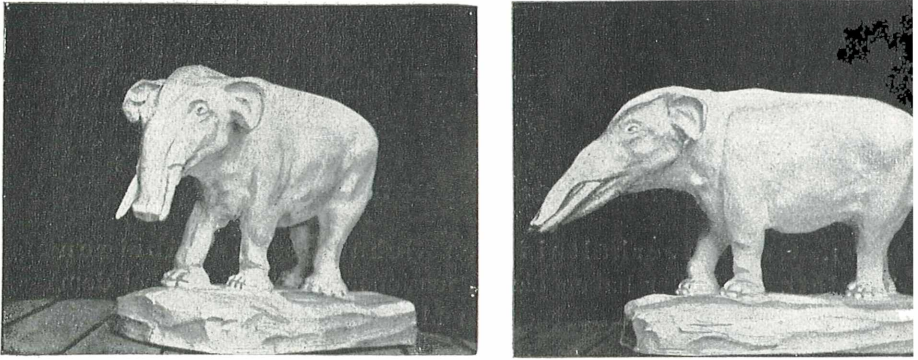


Fig. 232. Rekonstruktion des Lebensbildes (Modell) von *Bunolophodon angustidens*, ausgeführt von Dr. Fritz König (vgl. Fig. 233). (Nach F. König, 1914.)

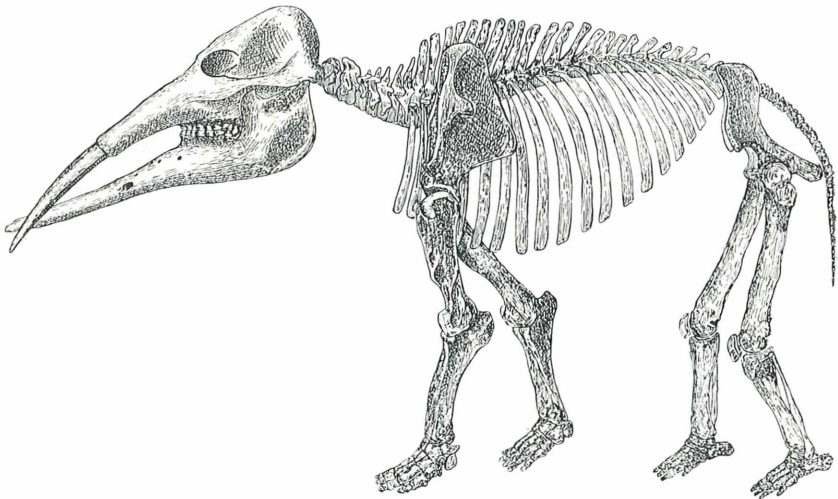


Fig. 233. Rekonstruktion des Skeletts von *Bunolophodon angustidens* Cuv. von G. Schlesinger, 1914 (veröffentlicht 1917). (Kopfstellung unrichtig, Gliedmaßen in unrichtiger Winkelstellung in den Gelenken, Hand und Fuß nicht so steil gestellt als es tatsächlich der Fall war, vgl. dazu Fig. 228). (Nach G. Schlesinger, 1917.)

aus Gips hergestellt werden, der dann mit der Farbe der Knochenfragmente überstrichen zu werden pflegt, so läßt sich erst bei sehr eingehender Prüfung solcher Musealfälschungen der echte Knochen von den ergänzten Partien unterscheiden.

Die Größenverhältnisse zwischen dem Schädel und dem übrigen Körper sind durch die Untersuchungen von G. Schlesinger (1917) in den Grundzügen als sichergestellt zu betrachten. Der Schädel erscheint in der jetzt auch im Museum d'Histoire naturelle in Paris durchgeführten Rekonstruktion, wie eine von H. Klaatsch (1902) veröffentlichte Originalphotographie zeigt¹⁾, wesentlich länger als in der fehlerhaften Rekonstruktion von A. Gaudry (1878).

2. Schädelprofil. — Seitdem der Schädel eines im Miozän von Texas entdeckten Mastodontiden (*Mastodon productus* Cope, von H. F. Osborn 1923 zu der neuen Gattung *Serridentinus* gestellt) durch photographische Abbildungen²⁾ etwas genauer bekannt

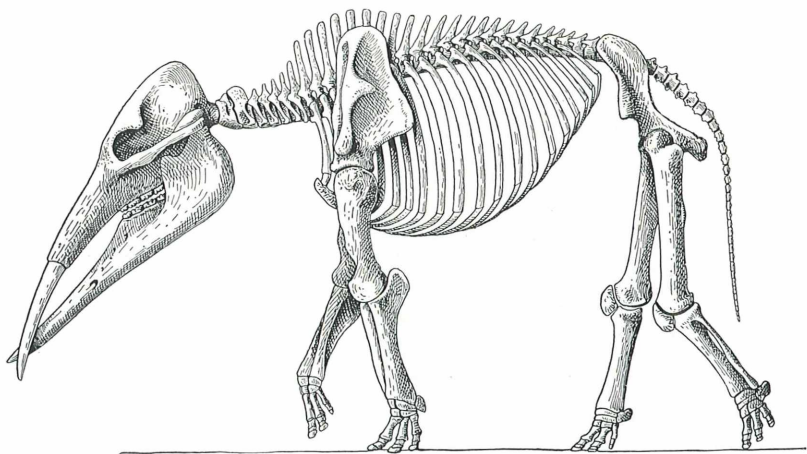


Fig. 234. Rekonstruktion des Skelettes von *Bunolophodon angustidens* Cuv.
(Nach O. Abel, 1919.)

geworden ist, ist es möglich, die schlecht erhaltenen, verdrückten oder gänzlich fehlenden Schädelpartien der europäischen Form entsprechend der amerikanischen (Fig. 237) zu ergänzen. Der Schädel war relativ niedrig, der Schnauzenteil schwach nach unten gebogen und das Hinterhaupt fiel verhältnismäßig steil zu den Condylen ab (Fig. 238).

1) H. Klaatsch: Entstehung und Entwicklung des Menschengeschlechts. Weltall u. Menschheit, Bd. II, 1902, S. 136, Textfig.

2) H. F. Osborn: The age of Mammals, etc. New York 1910, p. 299, Fig. 149.
— W. D. Matthew: Mammoths and Mastodons. 1. c., 1915, p. 17, Fig. 7.

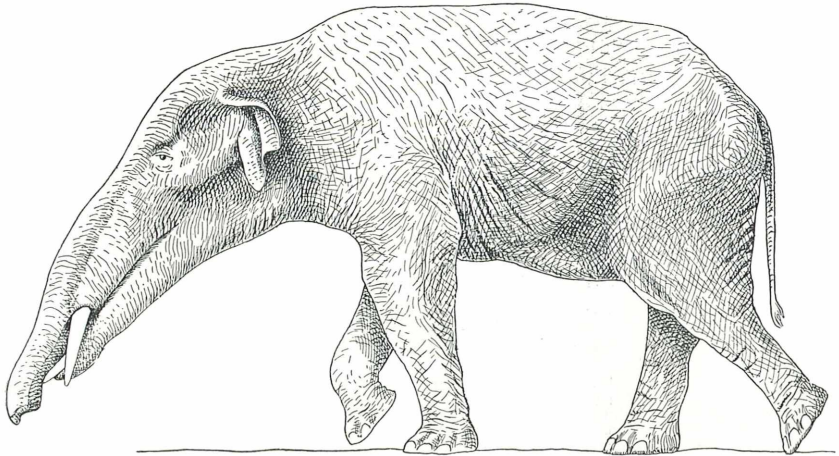


Fig. 235. Rekonstruktion des Lebensbildes auf Grundlage der Skelettreakonstruktion (Fig. 234) des *Bunolophodon angustidens* Cuv. (Nach O. Abel, rek. 1918.)

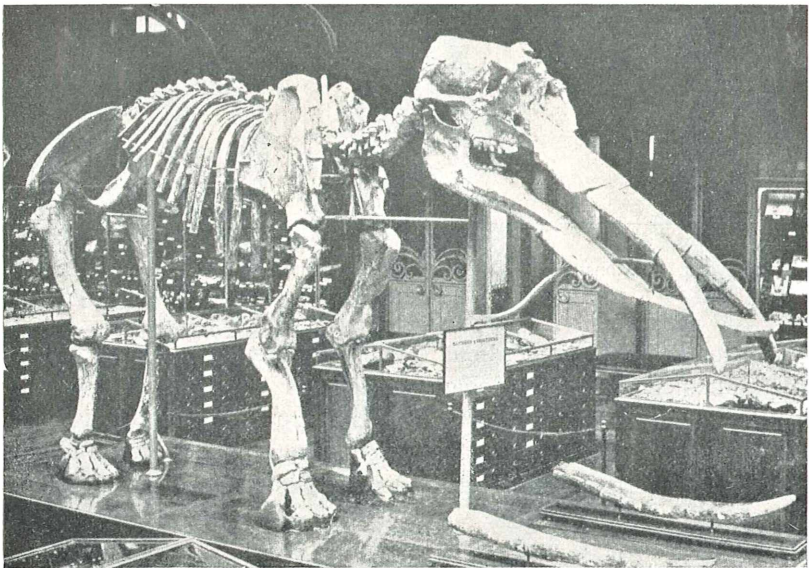


Fig. 236. Skelettreakonstruktion des *Bunolophodon angustidens* Cuv. von A. Gaudry, im Muséum d'Histoire naturelle zu Paris. Vgl. dazu Fig. 228 (die oberen Stoßzähne stehen hier richtig nach unten, nicht nach oben) und Fig. 233. Das Skelett wurde im Miozän von Simorre in Frankreich gefunden. (Nach R. S. Lull.)

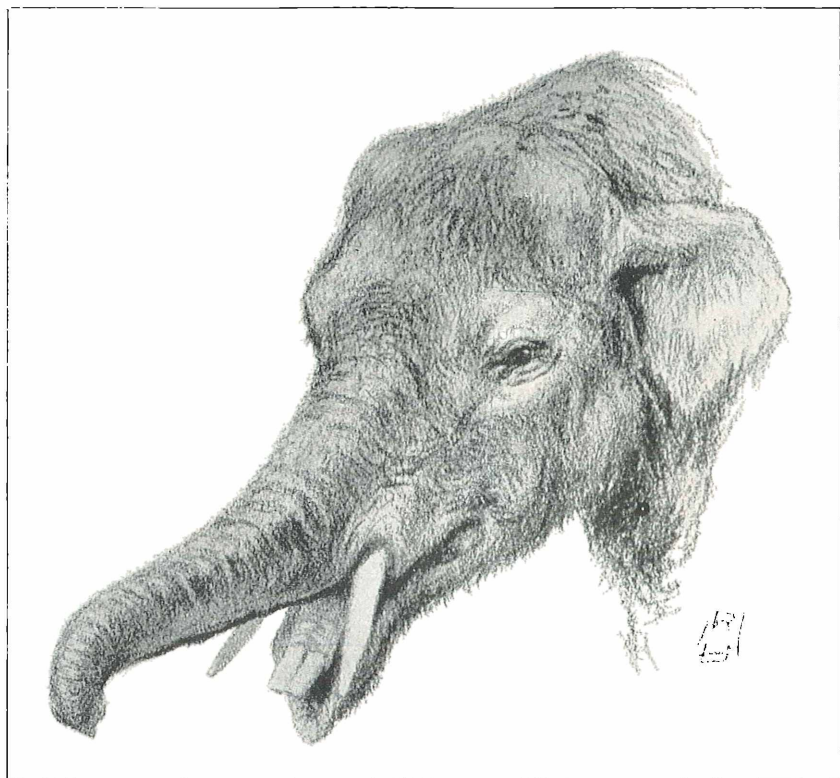


Fig. 237. Kopf von *Serridentinus productus*. Rekonstruktion von Bruce Horsfall.
(Aus W. B. Scott, 1913.)

Fig. 238. Schädel des
dem *Bunolophodon angustidens* Cuvier aus
dem Miozän Europas
sehr nahe verwandten
Serridentinus productus
Cope aus dem Miozän
von Texas. Stark ver-
kleinert. (Nach H. F.
Osborn.)

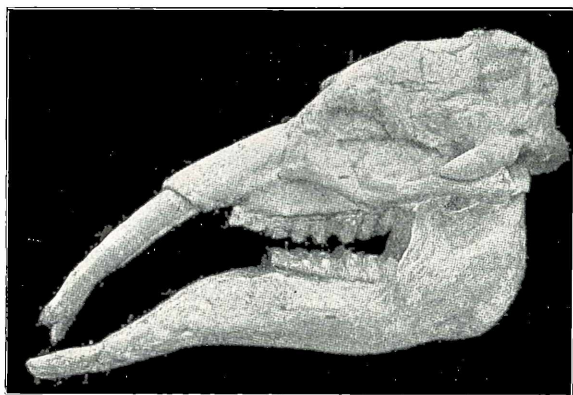


Fig. 238.

3. Schädelhaltung. — A. Gaudry hatte dem Halsabschnitt der Wirbelsäule eine starke Aufwärtsbiegung gegeben und den Schädel stark nach abwärts geneigt dargestellt. Diese Annahme fußte auf einer unrichtigen Orientierung der Condylen. G. Schlesinger hat (1917, l. c. p. 41) den Schädel in die richtige Lage zum Halswirbelabschnitt gebracht; da er aber gleichfalls annahm, daß der letztere nach aufwärts gebogen war, so erhielt dadurch der Schädel eine fast horizontale Achsenstellung. Eine ähnliche Stellung weist der Schädel in der Rekonstruktion von F. König¹⁾ (Fig. 232) auf, während die vorher versuchte Rekonstruktion von Ch. R. Knight²⁾ für *Serridentinus productus* eine steilere Neigung nach unten zur Darstellung bringt. Nach G. Schlesinger würde die

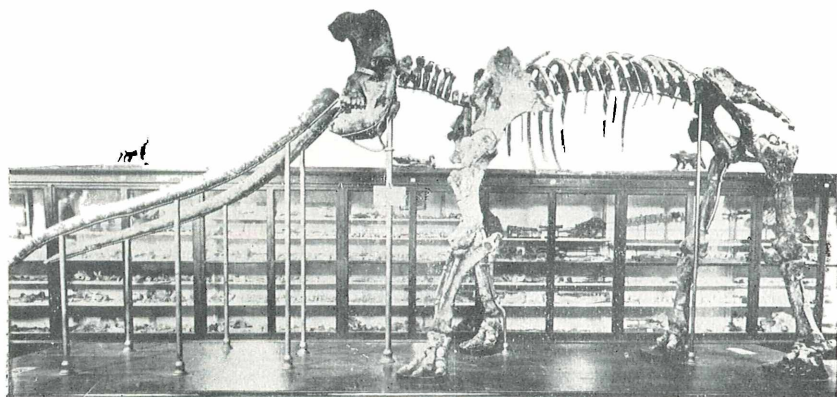


Fig. 239. Skelett des *Bunolophodon arvernensis* Croiz. et Job. aus dem oberen Pliozän von Cà dei Boschi in Valleandona. Im geologischen Museum der Universität Bologna. (Die Stoßzähne stehen unrichtig, ebenso die Gliedmaßen, der Hals ist zu lang usw.)
(Nach G. Capellini, 1908.)

in seiner Rekonstruktion angenommene Schädelstellung mit fast horizontal verlaufender Schädelbasis der Ruhehaltung entsprechen; die „locker vorgestreckte“ Haltung des Schädels ist nach G. Schlesinger durch die starke Entwicklung des Ligamentum nuchae ermöglicht, das als sehr kräftiges Doppelband den Schädel festhielt und für welches zwei sehr tiefe Gruben als Ansatzstellen an der Hinterwand des Schädels bestimmt waren.

Die Krümmung des Halswirbelabschnittes nach oben ist jedoch nicht als wahrscheinlich anzunehmen. Die Aufwärtsbiegung steht

1) F. König: Über die Wirbeltierfunde bei den österreichischen Bergwerken. Österr. Zeitschr. f. Berg- u. Hüttenwesen, Wien 1914, S. 1, Taf. I, Fig. 7 u. 8.

2) H. F. Osborn: The age of Mammals, l. c., Fig. 191, p. 441.

im Zusammenhang mit der Verkürzung der Wirbelkörper bei den lebenden Elefanten sowie mit der zunehmenden Schwere und Länge der Stoßzähne, die einen gewaltigen Zug auf Schädel und Hals ausüben, dem durch die Aufwärtsbiegung des Halses und die Höhenzunahme des von Luftzellen erfüllten Schädeldaches begegnet wird; an dem höheren Hinterhaupt setzen sich dann die außerordentlich starken Nackenbänder des lebenden Elefanten an. Bei *Bunoloph. angustidens* ist aber der Hals länger als bei einem der lebenden Elefanten oder bei den verschiedenen großen fossilen Elefanten (z. B. *E. primigenius*, *E. antiquus*, *E. meridionalis*) und länger als bei *Bunoloph. arvernensis*, wie dies aus der photographischen Abbildung des Skelettes im Bologneser Museum zu entnehmen ist (Fig. 239). Ferner ist das Hinterhaupt von *Bunoloph. angustidens* relativ niedrig. Beide Merkmale sprechen dafür, daß der Hals nicht in dem Grade nach oben gebogen war wie bei den lebenden Ele-

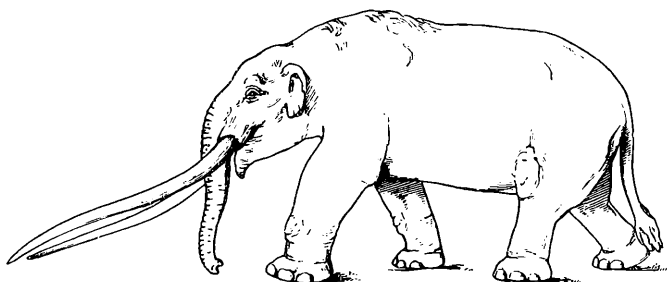


Fig. 240. Lebensbild von *Bunolophodon arvernensis*. (Nach H. F. Osborn, 1910.)

fanten, sondern fast horizontal verlief; der Atlas dürfte tiefer gelegen sein als der erste Brustwirbel (bei Rekonstruktion des stehenden oder schreitenden Skelettes auf der Horizontalebene). Daraus ergibt sich dann unschwer die Rekonstruktion der Kopfhaltung (als Normalstellung), wie ich sie in der neuen Rekonstruktion darzustellen versucht habe (Fig. 234, 235).

4. **Stoßzähne.** — Für die Rekonstruktion der oberen und unteren Stoßzähne und deren gegenseitige Stellung sind neben den Untersuchungen von W. Biedermann die früher genannten Abbildungen des Schädels im Pariser Museum sowie des Schädels von *Serrident. productus* im Amer. Mus. Nat. Hist. in New York sowie die Ausführungen G. Schlesingers maßgebend gewesen. Hierbei wäre nur zu betonen, daß jedenfalls ebenso wie bei den rezenten Elefanten in der Länge der Stoßzähne sexuelle, individuelle

und Altersdifferenzen bestanden haben, und daß Unterschiede in dieser Beziehung in systematischer Hinsicht nicht überschätzt werden dürfen. Auch der Grad der Divergenz der oberen Stoßzähne dürfte in ziemlich weiten Grenzen geschwankt haben. Das gleiche hat übrigens auch für die Länge des Unterkiefers zu gelten, der bei den in *Bunoloph. longirostris* übergehenden Formen jedenfalls viel kürzer war, als dies in der neuen Rekonstruktion angenommen wurde.

5. Jochbogen und Supraorbitalfortsatz. — Die unwesentlichen Veränderungen der neuen gegenüber den älteren Rekonstruktionen beruhen auf den Vergleichen der Abbildungen von *Bunolophodon angustidens* (Pariser Schädel) und *Serridentinus*¹⁾ *productus*.

6. Länge der Wirbelsäule. — Die verschiedenen Rekonstruktionen fossiler Proboscider weichen in der den rekonstruierten Skeletten gegebenen Längenmaßen der Wirbelsäule ziemlich weit voneinander ab. Besonders kraß ist z. B. der Gegensatz der Rumpflänge zwischen dem von W. Salensky²⁾ rekonstruierten Skelett des Mammuts von der Kolyma-Beresowka und dem von E. Fraas³⁾ montierten Mammutskelett aus dem Mitteldiluvium von Steinheim an der Murr (vgl. Fig. 36 u. 37). Ebenso wie in der Frage, welche Länge für den Rumpfabschnitt des Mammuts angenommen werden muß, die Meinungen der verschiedenen Autoren weit auseinandergehen, wie ein Vergleich der in verschiedenen Museen Europas aufgestellten Mammutskelette zeigt, herrscht auch in der gleichen Frage bezüglich der verschiedenen Mastodon-Arten keine Übereinstimmung. Meist wird die Thoraxlänge viel zu groß angenommen, wie dies z. B. die Rekonstruktion des „Warren-Mastodon“, jetzt im New Yorker Museum, zeigt⁴⁾, eine Annahme, deren offenbare Unrichtigkeit erst in dem Momente deutlich wird, wenn man eine Vollrekonstruktion der betreffenden Art durchzuführen versucht. Daß der Rumpf des von H. F. Osborn⁵⁾ rekonstruierten *Bunoloph. arvernensis* (Fig. 241) viel zu lang angenommen ist, geht schon aus der Rekonstruktion selbst hervor, da sie einen ganz unnatürlichen Eindruck hervorruft, der noch durch die Kopfhaltung und Hals-

1) H. F. Osborn: New Subfamily, generic and specific stages in the Evolution of the Proboscidea. Am. Mus. Novit., No. 99, 23. Dec. 1923.

2) W. Salensky: l. c., 1903, Taf. XXIV

3) W. O. Dietrich: l. c., 1912, Taf. I (sowie eine Ansichtskarte des Skeletts).

4) W. D. Matthew: l. c., 1915, Titelbild.

5) H. F. Osborn: The age of Mammals, l. c., Fig. 153, p. 315.

form verstärkt wird; die Grundlage dieser Rekonstruktion ist wahrscheinlich das von G. Capellini 1908 veröffentlichte Bild¹⁾ des Skelettes aus dem Pliozän von Cà dei Boschi in Valleandona (Fig. 239), bei dem der Hals ebenso wie der Rumpf sichtlich zu langgestreckt sind. Andererseits ist wieder die Rumpflänge in der Rekonstruktion von C. W. Andrews²⁾ viel zu kurz (Fig. 231). Die letztgenannte Rekonstruktion hat überhaupt den Fehler, daß der ganze Körper viel zu sehr nach dem Vorbilde eines rezenten Elefanten rekonstruiert ist. Es kann jedoch nach den bisherigen Beobachtungen über die Länge der Wirbelkörper, worüber wir besonders F. Bach genauere Mitteilungen verdanken, kaum einem Zweifel unterliegen, daß der Rumpf von *Bunoloph. angustidens* zwar länger war als der des

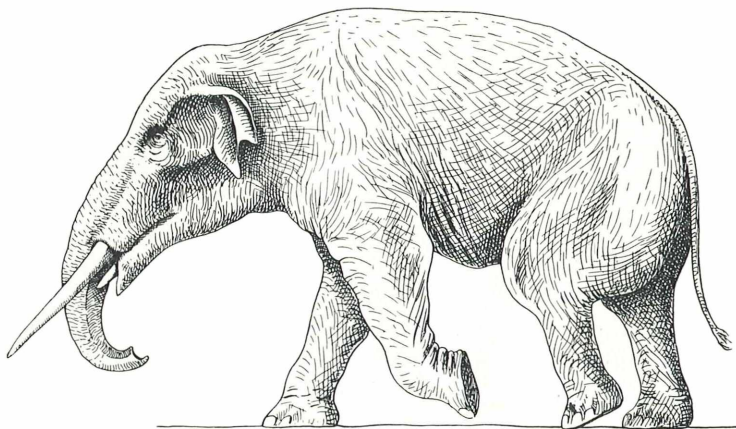


Fig. 241. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Bunolophodon longirostris* Kaup aus dem unteren Pliozän Europas. (Nach O. Abel, rek. 1918.)

afrikanischen Elefanten, daß er aber auch zweifellos die in der Osbornschen Rekonstruktion von *Bunoloph. arvernensis* angenommene Rumpflänge ebensowenig erreichte wie diese Art selbst. Die Skelettrekonstruktion des Pariser Exemplars, welche A. Gaudry veröffentlichte, ist hinsichtlich der Rumpflänge im großen und ganzen als richtig zu bezeichnen, wenn man die von F. Bach beschriebenen Wirbel zum Vergleiche heranzieht, und sie hat auch der von G. Schlesinger entworfenen Rekonstruktion zur Grundlage gedient. Die Rumpfwirbel von *Bunoloph. angustidens*

1) G. Capellini: l. c., 1908, Tav. II.

2) C. W. Andrews: A guide to the Elephants (recent and fossil) etc. Guide of the Brit. Mus. Nat. Hist. London, 1908, Fig. 14, p. 25.

haben längere Wirbelkörper als die lebenden Elefanten, sind aber ebenso wie die Halswirbel bei *Bunoloph. arvernensis* bereits verkürzt. Im ganzen und großen dürfte sich jedoch die Thoraxlänge der Mastodonten von jener des indischen Elefanten nicht sehr weit entfernt haben. Wesentlich verschieden scheint freilich das Profil des Rumpfabschnittes bei *Bunoloph. angustidens* und bei *Elephas* zu sein, was mit der geringeren Humeruslänge zusammenhängt.

7. Profil der Wirbelsäule. — Von der Profilierung des Halswirbelabschnittes ist schon früher die Rede gewesen. Die Rumpfwirbel, welche schon vom ersten an sehr hohe Dornfortsätze besessen haben, die noch an Höhe bis etwa zum vierten (?) Brustwirbel zunehmen, aber dann gleichmäßig bis zum Sacrum an Höhe abnehmen, steigen in sanft geschwungenem Bogen an. Entscheidend für diese sanfte Biegung in Verbindung mit dem Ansteigen gegen die Sakralregion ist die Länge der Arme im Vergleiche zu den Hinterbeinen. Der Arm von *Bunoloph. angustidens* ist, wie namentlich G. Schlesinger (1917) hervorgehoben hat, bedeutend kürzer als das Hinterbein, und dies ist durch die Kürze des Humerus im Vergleich zum Femur bedingt, die aber im Laufe der Entwicklung über *B. longirostris* zu *B. arvernensis* ständig zunimmt, so daß bei dieser oberpliozänen Mastodonart die Längendifferenz der beiden Beinpaare bereits viel geringer ist als bei *B. angustidens*. Mit der Längenzunahme des Arms tritt aber auch eine Hinaufschubung der Wirbelsäule ein, so daß das Profil der Wirbelsäule bei *B. arvernensis* schon weit elefantenähnlicher ist als bei *B. angustidens*, da sich in den Lagebeziehungen der Scapula zur Wirbelsäule nichts geändert zu haben scheint. Obwohl G. Schlesinger hervorhebt (1917, l. c., p. 139), daß das Skelett von *B. arvernensis* „bis auf unbedeutendste Einzelheiten dem des *B. angustidens* gleicht“, wenn von dem wesentlich modifizierten Schädel und Unterkiefer abgesehen wird, so scheint mir doch zwischen diesen beiden Arten außer der Verkürzung der Wirbel namentlich in der Verlängerung des Humerus bei *B. arvernensis* ein wesentlicher, freilich nur gradueller Unterschied begründet, der in der allgemeinen Körperform gewiß ebenso zum Ausdruck kommen mußte, wie etwa die osteologischen Gegensätze zwischen dem afrikanischen und dem indischen Elefanten auch im Habitus des Rumpfes zur Geltung gelangen.

8) Stellung des Beckens. — Bezüglich dieser Frage verweise ich auf die Abhandlung von G. Schlesinger (l. c., 1917, S. 43), der den Nachweis erbrachte, daß das Becken in der Re-

konstruktion von A. Gaudry unrichtig orientiert ist. Ich habe die von G. Schlesinger berichtigte Beckenstellung mit unwesentlichen Abänderungen in die neue Skelettreakonstruktion übernommen. Die Stellung des Beckens in der Rekonstruktion des Skelettes von *B. arvernensis* von E. Sismonda ist etwas zu steil¹⁾).

9) Schwanzlänge. — Die Schwanzlänge von *B. angustidens* dürfte in der Gaudry'schen Rekonstruktion etwas zu kurz angenommen sein. G. Schlesinger hat sich in diesem Punkte an die älteren Rekonstruktionen angeschlossen. Ich möchte es für wahrscheinlich halten, daß der Schwanz ungefähr dieselbe Länge wie beim indischen Elefanten gehabt hat und er müßte daher länger als in der Gaudry'schen Rekonstruktion angenommen werden, etwa so wie in der Sismondaschen Rekonstruktion des *B. arvernensis*.

10. Humeruslänge. — Von den Längenverhältnissen zwischen dem Humerus und dem Femur von *B. angustidens* war schon früher die Rede. Die Maße sind der Gaudry'schen Rekonstruktion entnommen. Durch die Steilstellung der Gliedmaßen verschwindet der Gegensatz in der Länge der Arme und Hinterbeine, doch kommt in der neuen Skelettreakonstruktion trotzdem der Gegensatz im Vergleich mit dem Skelett der beiden lebenden Elefantenarten deutlich zum Ausdruck.

11. Stellung der Gliedmaßenabschnitte zueinander. — Es kann bei der weitgehenden Übereinstimmung des Gesamtbaues von *B. angustidens* mit dem der lebenden Proboscidiere kaum einem Zweifel unterliegen, daß schon bei *B. angustidens* dieselbe „Säulenstellung“ der Gliedmaßen vorlag wie bei den beiden recenten Elefantenarten. Vor allem spricht für die Richtigkeit dieser Schlußfolgerung die Verstärkung der Ulna sowie die allgemeinen Verhältnisse der Handwurzel und des Handskelettes von *B. angustidens*. Die von G. Schlesinger hervorgehobene stärkere Spreizung der Finger ist keineswegs ein genügender Grund für die Annahme einer fast plantigraden Hand, zumal ja auch Schlesinger das Vorhandensein eines elastischen Sohlenpolsters wie bei den lebenden Elefanten annimmt. Die Stellung des Humerus zum Unterarm und die leichte Luxierung des Ell-

1) E. Sismonda: Osteografia di un Mastodonte angustidente. Memorie delle R. Accad. di Scienze di Torino (2), Vol. XII, Torino 1852, Tav. VI. (Das Skelett gehört nicht zu *B. angustidens*, sondern zu *B. arvernensis*.)

bogengelenks im Momente der vollständigen Streckung des Armes ist für *Bunoloph. angustidens*, wie schon oben dargelegt wurde, ebenso wie für alle Mastodonten anzunehmen. Das gleiche gilt auch für die Lagebeziehungen zwischen dem Oberschenkel und Unterschenkel.

Die Stellung der Gliedmaßen, wie sie G. Schlesinger in der Skelettreakonstruktion von *B. angustidens* annimmt, ist aus mechanischen Gründen durchaus unmöglich. Dies wird sofort klar, wenn man es versucht, die Muskulatur über der Schlesingerschen Rekonstruktion zu ergänzen. Ich sehe davon ab, hier nochmals in eine Diskussion der Einzelheiten einzugehen, da ich mich über diese Punkte schon früher an verschiedenen Stellen dieses Buches geäußert habe.

12. Rüssellänge. — Daß *Bunoloph. angustidens* einen Rüssel besaß, der nicht wie bei den lebenden Elefanten zwischen den oberen Stoßzähnen herabhing, sondern dem enorm verlängerten Unterkiefer auflag, wird jetzt wohl allgemein angenommen. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß er den Unterkiefer wenigstens um ein kurzes Stück überragte, wie ich dies in der neuen Vollrekonstruktion dargestellt habe.

13. Oberlippe und Unterlippe. — Die Oberlippe dürfte den hinteren Teil der oberen Stoßzähne verdeckt haben, so daß nur etwa die Hälfte des aus der Alveole heraustretenden Abschnittes der oberen Stoßzähne bloßlag. Die Knochenteile des weit vorspringenden Unterkiefers müssen von Muskeln und Haut umhüllt gewesen sein, woraus auch auf eine sehr lange Unterlippe zu schließen ist. Ob diese hängend getragen wurde, wie ich dies für *B. longirostris* und *B. arvernensis* nach Analogie der Unterlippe des indischen Elefanten annehmen möchte, entzieht sich einstweilen der genaueren Beurteilung. Jedenfalls muß die Mundspalte sehr lang gewesen sein.

14. Ohren. — Die Ohrklappen sind im vorliegenden Rekonstruktionsversuch nach dem Vorbilde der Größenverhältnisse und der Formen des indischen Elefanten gezeichnet, da diese einen primitiveren Charakter als die gewaltigen Ohrklappen des afrikanischen Elefanten aufweisen und daher dem im Vergleich zu den lebenden Proboscidiern im allgemeinen primitiven Verhalten der Mastodonten besser zu entsprechen scheinen.

15. Gangart. — Ich habe in der Vollrekonstruktion von *B. angustidens* das Tier schreitend dargestellt. Als Vorbild für den

dargestellten Moment des Schrittes dienten ebenso wie für die Rekonstruktionen von *B. longirostris* und *B. arvernensis* die verschiedenen Etappen des Schrittes beim indischen Elefanten, wie sie von *Muybridge* abgebildet worden sind. Der Schädel erscheint etwas nach unten geneigt, was, wie oben dargelegt wurde, als die normale Schädelhaltung anzusehen ist; das gleiche sehen wir auch beim Tapir, der stets mit tief herabgebeugtem Kopf und sich beständig hin und her wendendem, schnüffelndem Rüssel auf die Nahrungssuche ausgeht. Auch auf der Flucht hält der Tapir den Kopf tief zur Erde gebeugt; das gleiche werden wir auch für *B. angustidens* annehmen dürfen. Im Gesamtcharakter der Gangart ist *B. angustidens*, abgesehen von der elefantenartigen Stellung der Gliedmaßen, wohl am ehesten den lebenden Tapiren zu vergleichen.

Bunolophodon longirostris und Bunolophodon arvernensis.

Während *Bunoloph. angustidens*, die Stammart von *Bunoloph. longirostris*, für die mittelmiozänen und obermiozänen Schichten Europas bezeichnend ist, gehört die aus ihr unmittelbar hervorgegangene und durch Übergänge verbundene jüngere Art, die als *Bunoloph. longirostris* unterschieden wird, ausschließlich dem unteren Pliozän Europas an. Aus ihr ging die für das Mittelpliozän Europas bezeichnende Art *Bunoloph. arvernensis* hervor.

Die äußeren Unterscheidungsmerkmale dieser drei eng miteinander verbundenen und eine Ahnenreihe bildenden Arten kommen zunächst darin zum Ausdruck, daß der Unterkiefer und die Stoßzähne dieser drei Arten durchaus verschieden gestaltet sind und sich außerdem durch ihre verschiedene Größe voneinander, wenigstens bei den typischen Repräsentanten der drei aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien der Reihe, unterscheiden. Bei *Bunoloph. angustidens* ist der Unterkiefer noch sehr lang und die oberen Stoßzähne greifen über die unteren in der Weise hinaus, daß sie nach unten gewendet sind. Schon bei der nächstfolgenden Entwicklungsstufe (*Bunoloph. longirostris*) ist das Bild des Schädels und Unterkiefers samt den in ihnen eingepflanzten Stoßzähnen ein ganz verschiedenes. Der Schädel ist kürzer und dadurch scheinbar höher geworden, der Unterkiefer verkürzt, indem die Symphyse der Re-

duktion verfiel; die oberen Stoßzähne von *Bunoloph. longirostris* sind entweder noch leicht nach abwärts gekrümmt, oder gerade gestreckt oder leicht nach innen geschwungen. Auf diese Weise bahnt sich der Spezialisierungstypus an, den wir bei der jüngsten Art dieser Ahnenreihe antreffen, bei der der Symphysenteil des Unterkiefers noch weiter reduziert erscheint und die oberen Stoßzähne eine enorme Länge erreicht haben, wobei sie lyraförmig gekrümmt sind und ihre Spitzen gegeneinander richten.

Die Rekonstruktion von *Bunoloph. longirostris* hat somit hauptsächlich eine verschiedene Form des Schädels und Unterkiefers sowie die von *Bunoloph. angustidens* abweichende Größe und Richtung der Stoßzähne zur Darstellung zu bringen (Fig. 241). In

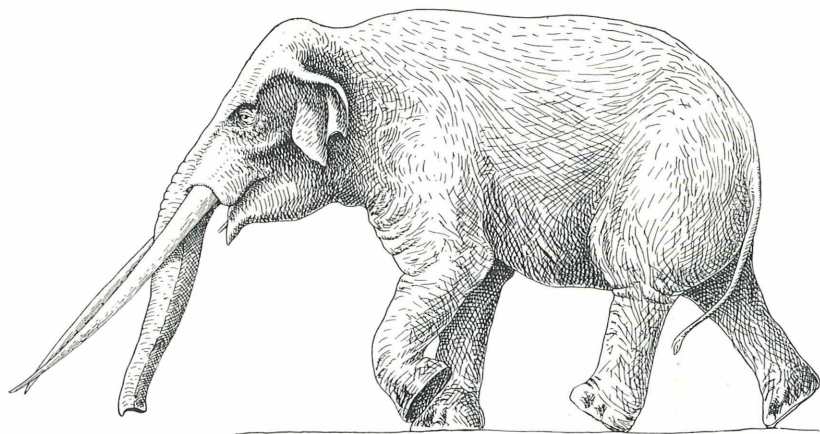


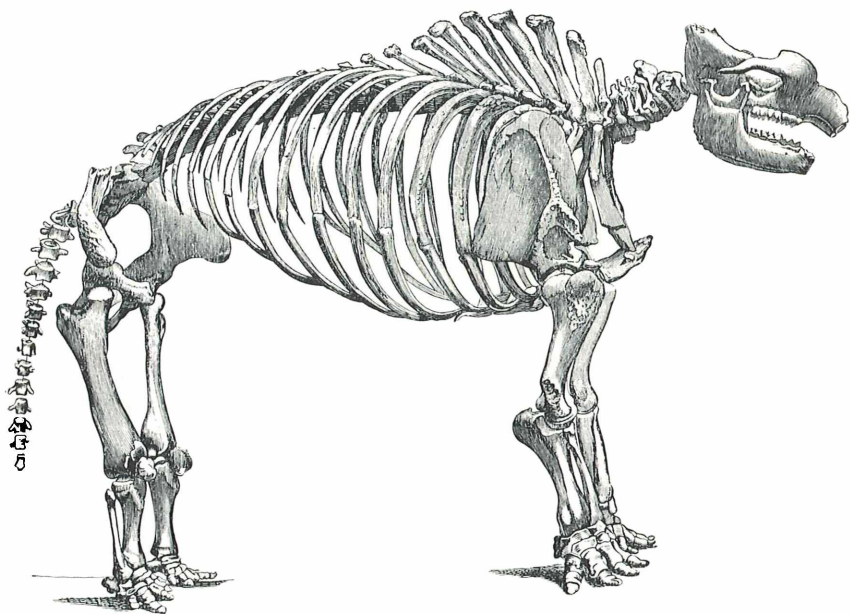
Fig. 242. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Bunolophodon arvernensis* Croiz. et Job. aus dem mittleren und oberen Pliozän Europas. (Nach O. Abel, rek. 1918.)

den Gesamtverhältnissen wird sich dagegen die Rekonstruktion eng an das Habitusbild anschließen dürfen, das uns *Bunoloph. angustidens* darstellt. Wir haben ja bei der Erörterung der Körperform dieser Art gesehen, daß sie sich kaum wesentlich von dem Aussehen eines rezenten Elefanten unterschied, und das gleiche hat in noch höherem Maße von *Bunoloph. longirostris* zu gelten.

Bunoloph. arvernensis aus dem mittleren und oberen Pliozän muß auch im Habitus des Schädels und Unterkiefers sowie in der Länge und Form der oberen Stoßzähne fast ganz das Bild eines der rezenten Elefanten geboten haben (Fig. 242). Die noch im Unterkiefer vorhandenen rudimentären Stoßzähne sind wahrscheinlich ganz durch die Lippen verdeckt gewesen und haben höchstens

bei den sich noch enger an *Bunoloph. longirostris* anschließenden Exemplaren als kleine Spitzen aus den Lippen vorgeragt.

Ob die drei Mastodonarten (*Bunoloph. angustidens*, *B. longirostris*, *B. arvernensis*) ein Fellkleid besessen haben oder nackt gewesen sind, entzieht sich einstweilen der sicheren Beurteilung. Beides ist möglich. Wichtig zur Beurteilung des Aussehens der drei Arten ist die Länge des Rüssels, über dessen Entwicklung bei *Bunoloph. angustidens* schon früher die Rede war; bei der aus ihr hervorgegangenen nächstjüngeren Art, *Bunoloph. longirostris*, ist



Grand MASTODONTE. Pl.

Fig. 243. Skelett des *Mastodon americanus* Kerr, auf Grundlage der verschiedenen älteren Zeichnungen und nach Studien an Originalen, rekonstruiert von G. Cuvier (1821).

der Rüssel wahrscheinlich nicht viel länger gewesen als bei der Stammart, und es ist auch bei den Elefanten der Rüssel nur unbedeutend in die Länge gewachsen, wenn wir seine relative Länge mit der für *Bunoloph. angustidens* anzunehmenden vergleichen; der Rüssel ist bei allen Elefanten schon in jenem Stadium, in dem der Unterkiefer eine lange Symphyse besaß, bereits sehr lang gewesen und ist erst durch die Reduktion des Symphysenteiles des Unterkiefers zu seiner Bedeutung als Greiforgan gelangt, die dem Elefanten ein so überaus bezeichnendes Aussehen verleiht.

Daß die Thoraxlänge von *Bunoloph. arvernensis* nicht so groß war, wie dies Capellini in der Skelettreakonstruktion angenommen hat und wie dies auch in der offenbar nach dieser Rekonstruktion entworfenen Vollrekonstruktion dieser Art durch Ch. R. Knight zum Ausdruck gebracht erscheint, ist schon früher erörtert worden.

Mastodon americanus.

Neben dem Mammut gehört der nordamerikanische Mastodon zu den am längsten und am besten bekannten fossilen Proboscidiern. Es ist daher von besonderem Interesse, die historische Entwicklung unserer Vorstellungen von dem Skelettbau und dem Lebensbilde dieses großen Rüsseltieres zu verfolgen.

Die ersten Mitteilungen über *Mastodon americanus* stammen aus dem Jahre 1705. Schon Cuvier konnte sich in seinen „Recherches sur les ossements fossiles“ (2. édition, Paris 1821, p. 206) auf eine größere Zahl verschiedener Angaben über den Skelettbau dieses Tieres berufen; mit Ausnahme des Schädeloberteiles war schon zu dieser Zeit nahezu das ganze Skelett bekannt, und da über die nahe Verwandtschaft mit den lebenden Elefanten schon damals kein Zweifel bestand, so kam man schon zu dieser Zeit zu einer wenigstens in großen Zügen annähernd richtigen Vorstellung von dem Lebensbilde der ausgestorbenen Art. Freilich hat es sehr lange gedauert, bis die verschiedenen Fehler der Skelettreakonstruktion, die in der ersten Zeit gemacht worden waren, als man noch nicht so weit osteologisch geschult war wie heute, aus den Rekonstruktionsbildern verschwanden und bis auch in den Musealrekonstruktionen die Irrtümer in der Lagebeziehung der Skelettkomponenten und der Gliedmaßenstellung beseitigt waren.

Seit der ersten Rekonstruktion des Skelettes durch G. Cuvier (Fig. 243) ist unsere Vorstellung von *Mastodon americanus* namentlich durch den Fund des „Warren-Mastodon“ im Jahre 1845 wesentlich beeinflußt worden, da dieser vollständiger war als der berühmte Pealesche Mastodonfund im Jahre 1799 in Orange County (New York), dem 1802 ein zweiter Skelettfund gefolgt war. Im Jahre 1842 wurden die von Koch als „Missourium“ beschriebenen Skelettreste bei Kimmswick in Missouri entdeckt, die durch R. Owen

im Britischen Museum in London zu einem Skelette vereinigt wurden (Fig. 244). Dann folgte 1844–1845 die Entdeckung des „Cambridge-Mastodon“ bei Hackettstown in Warren County, New Jersey, 1844 der Fund eines sehr gut erhaltenen Schädels, des „Shawangunk Skull“ bei Scotchtown in Orange County, New York, und endlich 1845 eines der besten bisher bekannt gewordenen Skelette, das unter dem Namen „Warren-Mastodon“ bekannt ist.

Die Ausgrabung des „Peale-Mastodon“-Skelettes, das 1799 auf der Farm von John Masten bei Newburg, New York, entdeckt worden war, und die 1801 in Angriff genommen wurde, ist in

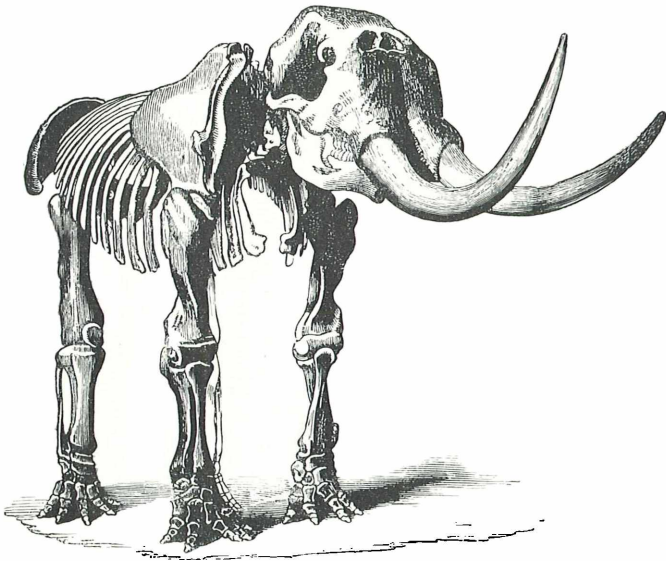


Fig. 244. Skelett von *Mastodon americanus*, Benton County, Missouri, Nordamerika. Original im British Museum of Natural History, London.

einem Gemälde von Rembrandt Peale festgehalten worden (Fig. 245).

Das Skelett des „Warren-Mastodon“, das jahrzehntelang (1846 bis 1906) im Warrenmuseum zu Boston zur Schau gestellt war (Fig. 246), war mit unrichtig restaurierten Stoßzähnen aus Papiermaché bewehrt, die bei der Neuaufrichtung im American Museum of Natural History, wohin das Skelett später gelangte, durch richtig rekonstruierte Stoßzähne ersetzt wurden. Bald nach der Ausgrabung des Warren-Mastodon war im *American Journal of Agriculture and Science* (Vol. II, Nr. 2) eine Rekonstruktion des Skelettes veröffent-

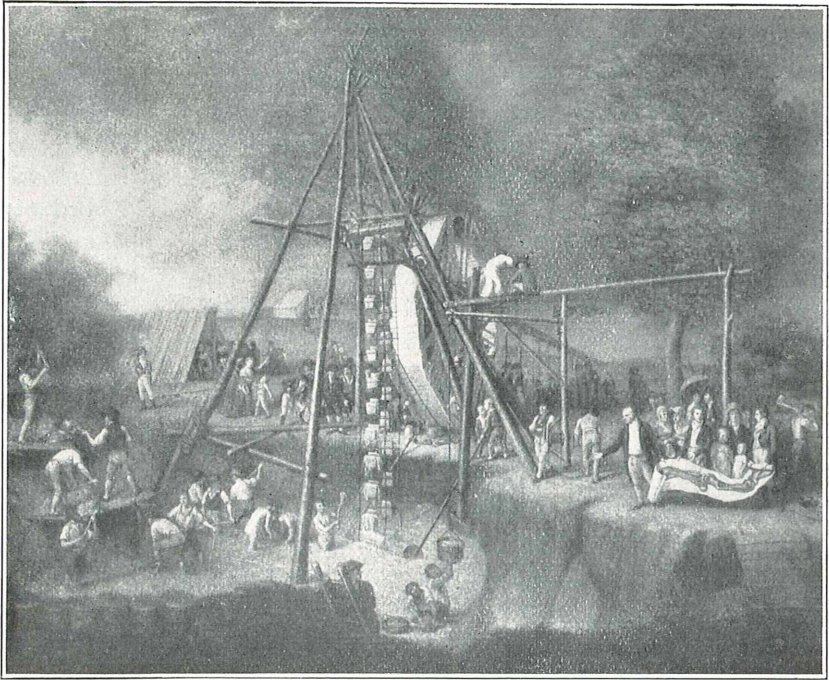


Fig. 245. Ausgrabung eines seither unter dem Namen „Peale-Mastodon“ bekannten Skelettes von *Mastodon americanus* bei Newburg, New York, im Jahre 1801. Das Skelett wurde 1799 entdeckt. Nach einem Gemälde von Rembrandt Peale, jetzt im American Museum of Natural History in New York. (Nach H. F. Osborn.)

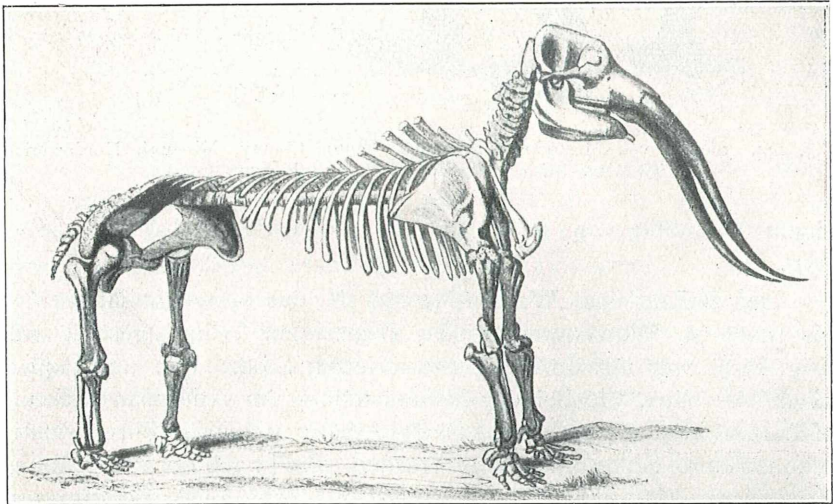


Fig. 246. Das Skelett des „Warren-Mastodon“ (vgl. Fig. 246 und 253) in der ersten Rekonstruktion kurz nach seiner Ausgrabung. (Nach E. Emmons und A. J. Prime, aus H. F. Osborn, 1923.)

licht worden, die in den Dimensionen der Skelettkomponenten wie in der Wiedergabe der Körperhaltung als eine durchaus dilettantenhafte Arbeit bezeichnet werden muß (Fig. 247).

Der Warrenschen Rekonstruktion aus dem Jahre 1852 folgte die von James Hall auf Grundlage eines bei Cohoes, New York, gefundenen Skelettes, das später in das Albany Museum of Natural

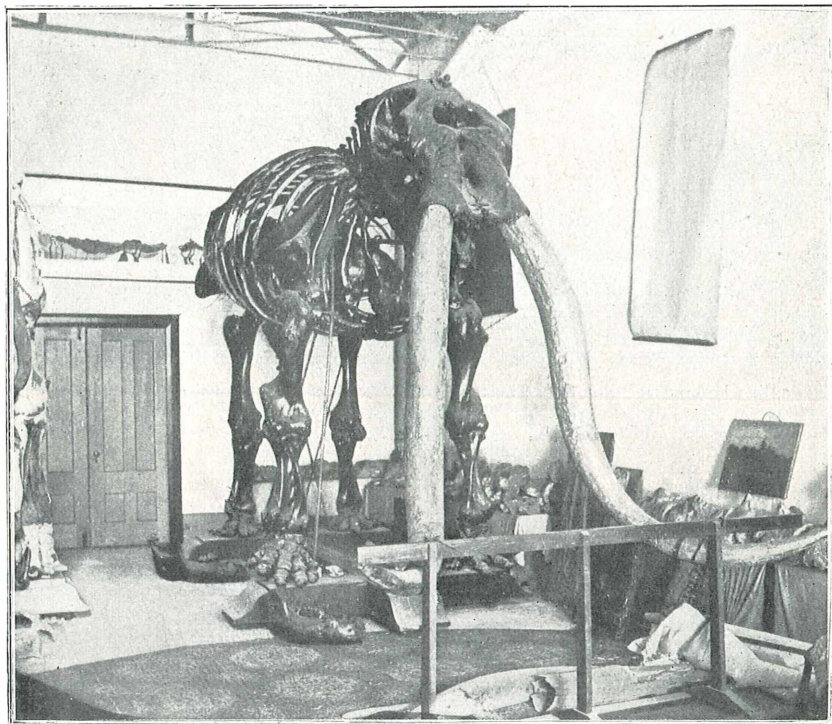


Fig. 247. Skelett von *Mastodon americanus*, gefunden 1845, bekannt als „Warren Mastodon“, in der Montierung, in der es 1849—1906 im Warren Museum zu Boston zur Schau gestellt war. Das Skelett in der neuen Montierung vgl. Fig. 253. (Nach H. F. Osborn, 1923.)

History gelangte (1871). Ein weiterer Skelettfund von Otisville, New York, wahrscheinlich der vollständigste aller bisher gemachten, kam in das Yale Museum zu New Haven, und wurde von Othniel Charles Marsh (1892) beschrieben und abgebildet (Fig. 248.)

Ein 1901 bei Church in Michigan entdecktes Skelett gelangte in das Nationalmuseum zu Washington und wurde 1906 von Ch. W. Gilmore abgebildet (Fig. 249).

Trotz dieser ausreichenden Grundlagen für die Rekonstruktion des Skeletts und des Lebensbildes von *Mastodon americanus* weichen nicht nur die älteren, sondern auch die neueren Rekonstruktionen dieses ausgestorbenen Proboscidiens ziemlich stark von-

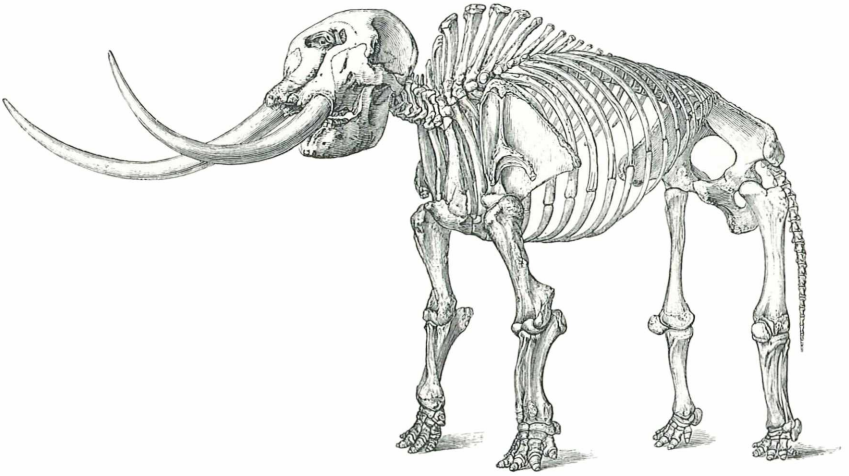


Fig. 248. Rekonstruktion des Skeletts von *Mastodon americanus* auf Grundlage eines Skeletts im Peabody Museum der Yale University, New Haven, Conn., durch O. C. Marsh. (Nach O. C. Marsh, 1892.)

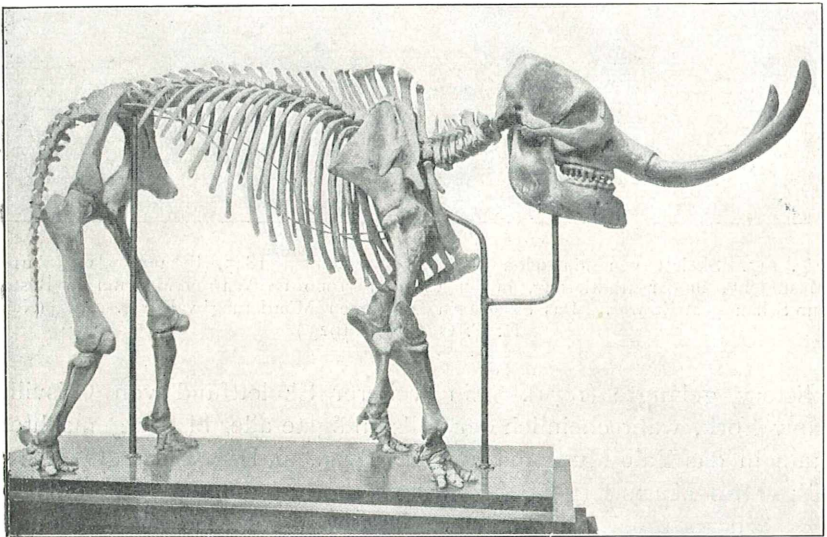


Fig. 249. Rekonstruktion eines Skeletts von *Mastodon americanus* Kerr im National Museum zu Washington. (Nach Ch. W. Gilmore.)

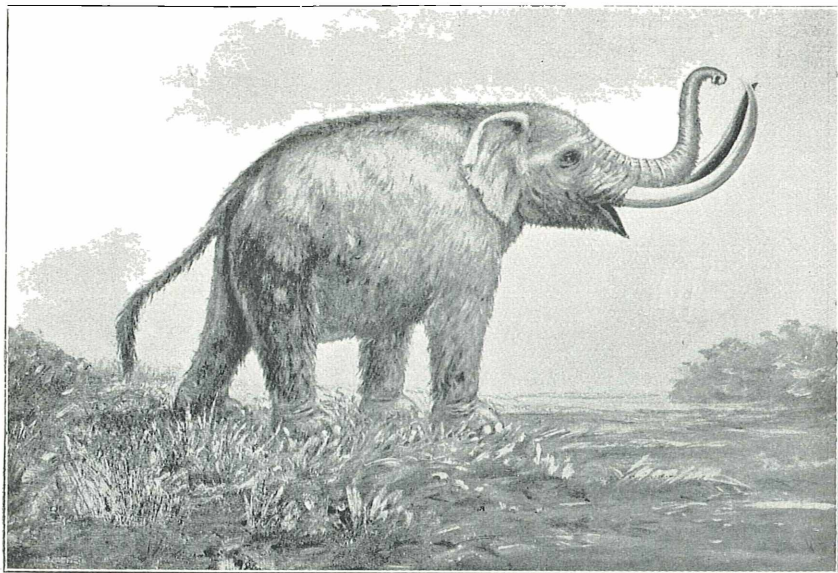


Fig. 250. Lebensbild des Mastodon americanus, rekonstruiert von H. B. Judy auf Grundlage des Skeletts von Newburgh (New York) im Brooklyn Institute. (Nach F. A. Lucas, 1906.)

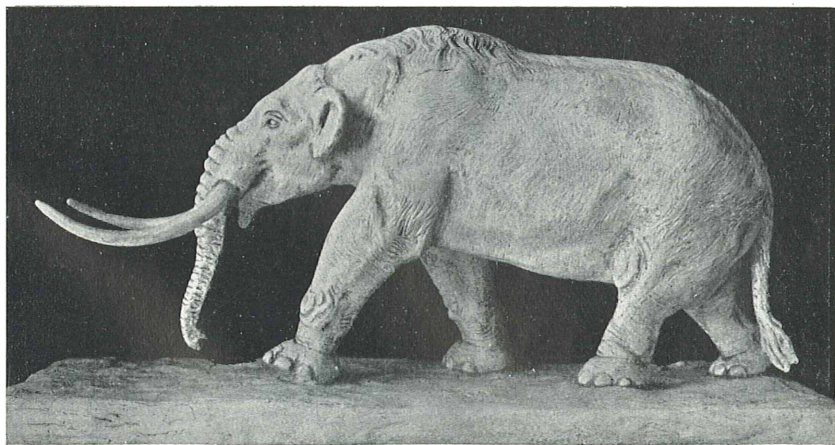


Fig. 251. Rekonstruktion des Lebensbildes des „Warren-Mastodon“ (vgl. Fig. 246, 247, 253), ausgeführt von Ch. R. Knight unter der Leitung von H. F. Osborn (1912—1914). (Nach H. F. Osborn.)

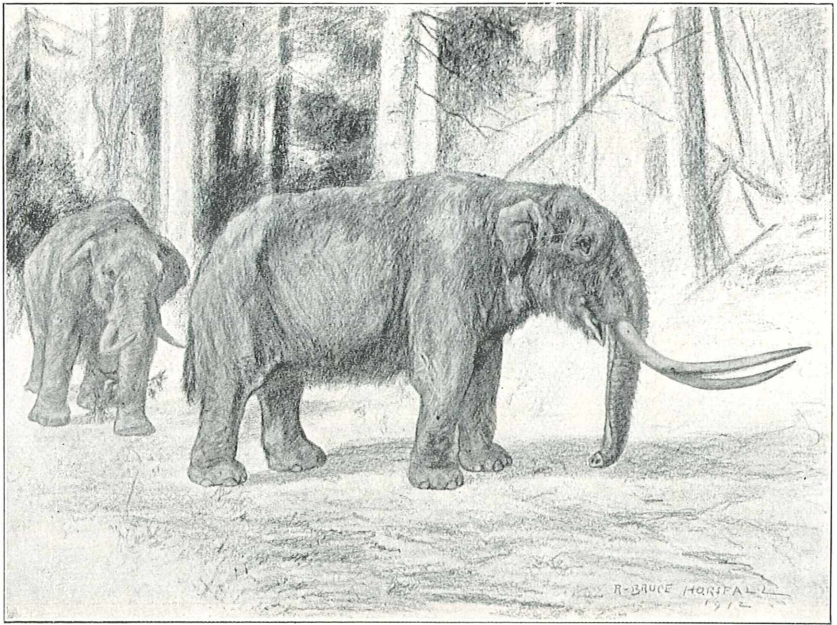


Fig. 252. Lebensbild von *Mastodon americanus*, entworfen von Bruce Horsfall, 1912.
(Nach W. B. Scott, 1913.)

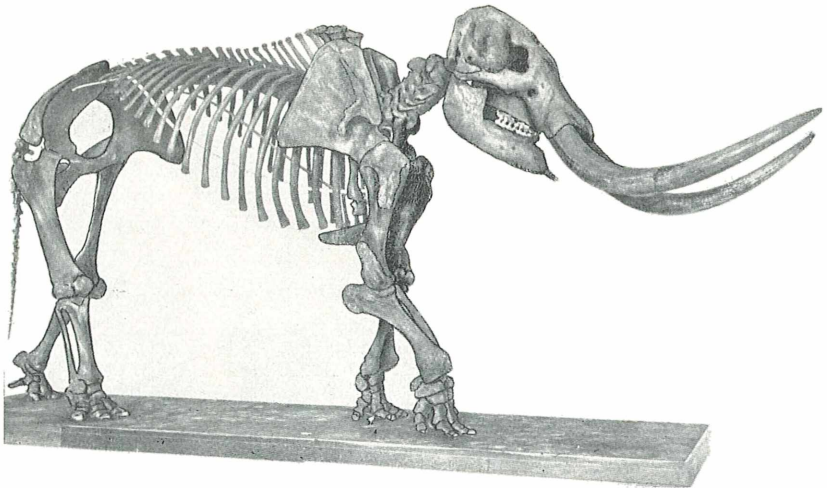


Fig. 253. Skelett des *Mastodon americanus* (des unter dem Namen „Warren-Mastodon“ bekannten Exemplars, gefunden 1845 in Orange County, New York), aufgestellt im American Museum of Natural History in New York. Neu montiert 1908. Das Skelett ist fast vollständig erhalten, so daß nur ganz unbedeutende Ergänzungen notwendig waren. Länge von den Stoßzahnwurzeln bis zum Schwanzende: 4,55 m.
(Nach H. F. Osborn.)

einander ab, und wir begegnen hier derselben Erscheinung, wie sie uns bei den Vergleichen der verschiedenen Rekonstruktionen des Mammuts entgegentraten. Einige Rekonstruktionen zeigen das Tier mit langgestrecktem, andere mit kurzem Rumpfe, einige bringen eine Schädelhaltung mit nach unten steil gesenkter Schädelachse, andere dagegen mit geringer Senkung der Schädelachse zum Ausdruck. Vergleichen wir z. B. die Rekonstruktion von H. B. Judy die F. A. Lucas 1906 veröffentlichte (Fig. 250) mit der von Ch. R.

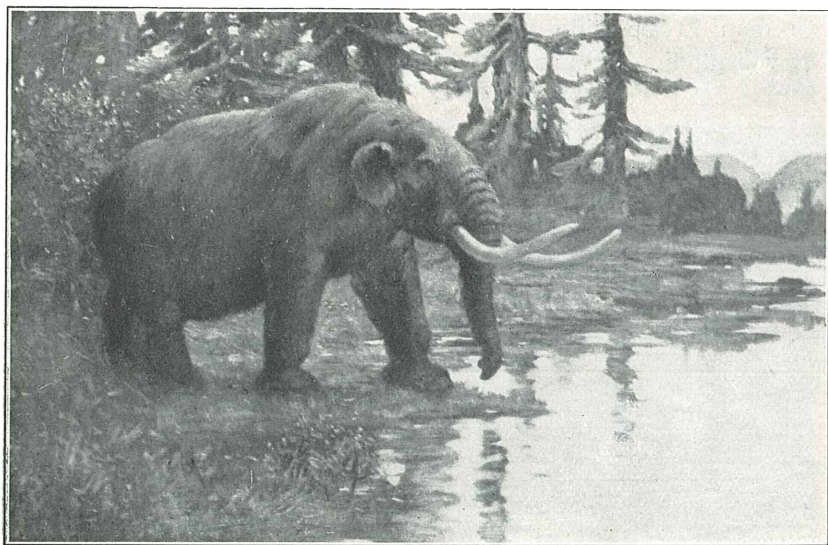


Fig. 254. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mastodon americanus auf Grundlage des „Warren Mastodon“ vgl. Fig. 253, letzte Rekonstruktion des Skeletts). Nach einem unter der Leitung von H. F. Osborn von Ch. R. Knight 1908 entworfenen Gemälde für das American Museum of Nat. Hist. in New York.
(Nach H. F. Osborn, 1923.)

Knight in der Veröffentlichung Osborns aus dem Jahre 1910 (Fig. 251), die Rekonstruktion von Bruce Horsfall in der „History of Land Mammals“ von W. B. Scott, 1913 (Fig. 252), mit den späteren Rekonstruktionen von fossilen Proboscidiern von Charles R. Knight, die übrigens zu den besten gehören, die ausgeführt worden sind (Fig. 254, 255), so treten die Gegensätze in der Auffassung gewisser Einzelheiten sehr deutlich in Erscheinung. Als der am besten gelungene Versuch der Wiederherstellung des Lebensbildes von Mastodon americanus ist aber wohl die von

Ch. R. Knight 1920 auf Grundlage des neu montierten Warren-Mastodon-Skelettes (Fig. 255) ausgeführte und 1923 von H. F. Osborn „Mastodon of the Hudson Highlands“ (Natural History, New York, Vol. XXIII, 1923, Nr. 1, p. 22) veröffentlichte Rekonstruktion zu betrachten.

Daraus ist ersichtlich, in welchen Grenzen sich die Vorstellungen von dem Lebensbilde fossiler Formen bewegen, deren Skelette fast vollständig bekannt sind, und die Arten angehören, die in der

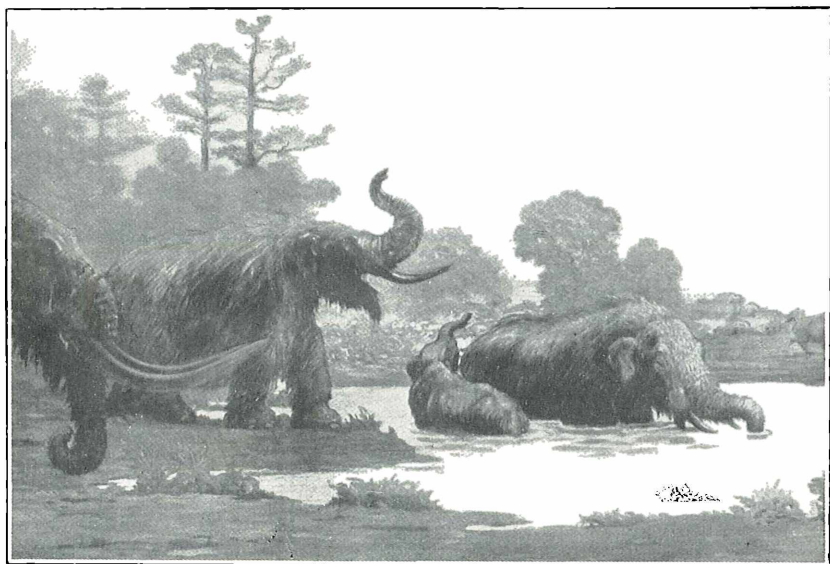


Fig. 255. Rekonstruktion des Lebensbildes des Mastodon americanus, darstellend eine Herde (zwei Bullen, eine Kuh, ein Kalb) am Ufer des Missouri River in Kansas. (Nach einem unter der Leitung von H. F. Osborn von Ch. R. Knight entworfenen Gemälde. (Nach H. F. Osborn.)

Gegenwart durch sehr ähnliche Verwandte vertreten sind. Wir werden hieraus einen Maßstab dafür gewinnen, wie weit sich manche Rekonstruktionen jener Vorzeittiere von dem einstigen Lebensbilde der betreffenden Formen entfernen mögen, die in der Gegenwart nicht durch nahe verwandte oder analoge Typen vertreten sind. Unausgesetzte Versuche und Vergleiche, sorgfältig durchgeführte

Analysen der Anpassungen und energische Inangriffnahme der Frage nach der Funktion der Organe der vorzeitlichen Tiere in steter Wechselbeziehung mit solchen Untersuchungen an rezenten Arten werden uns zweifellos später über viele heute noch dunkle Probleme der Rekonstruktion fossiler Tiere Klarheit verschaffen. Vielleicht genügen jedoch schon die wenigen hier eingehender erörterten Beispiele, einen Einblick in die Methodik der Fossilrekonstruktion zu gewinnen und auch weiteren Kreisen als der kleinen Gruppe der Spezialisten auf diesem Gebiete den Unterschied zwischen der dilettantenhaften und zum Teil gewissenlosen Rekonstruktion fossiler Tiere, und einer auf wissenschaftlicher Grundlage beruhenden Erforschung des Lebensbildes vorzeitlicher Formen zum Bewußtsein zu bringen.

Othenio Abel

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Mit 507 Abbildungen im Text und 1 farb. Tafelbild. VIII, 643 S. gr. 8° 1922 Gmk geb. 13.50

Inhalt: 1. In der Lösssteppe von Krems in Niederösterreich. — 2. In der Buschsteppe von Pikermi in Attika zur unteren Pliozänzeit. — 3. Landschaft und Tierleben des Wiener Beckens in der mittleren Miozänzeit. — 4. Am Bridgersee zwischen den Vulkanen von Wyoming in der mittleren Eozänzeit. — 5. Das Niobrarameer der oberen Kreideformation Nordamerikas. — 6. In den Sumpfwäldern Belgiens zur unteren Kreidezeit. — 7. Das Tierleben am Atlantosaurusstromen in Nordamerika und am Tendagurudelta in Ostafrika während der unteren Kreidezeit und oberen Jurazeit. — 8. Am Strande von Solnhofen in Bayern in der Oberjurazeit. — 9. In der Holzmadener Bucht des süd-deutschen Liasmeeres. — 10. In den Wüstengebieten der südamerikanischen Karroo zur Permzeit. — Sachregister. — Autorenregister.

Neues Wiener Abendblatt. 2. März 1923: Es ist eines der anregendsten Bücher, die auf dem Gebiete der Geologie und Paläontologie je geschrieben worden sind. . . Die einzelnen Kapitel bilden zusammenfassende Darstellungen unserer Kenntnis der wichtigsten Vorkommen von Zeugen der Vorzeit, die für den Fachmann und den gebildeten Liebhaber ernster wissenschaftlicher Ausführungen in gleicher Weise anregend und belehrend sein werden. F. X. Schaffer.

Die Naturwissenschaften. 1922, Nr. 27: so schreibt er eine Anzahl Lebensbilder, d. h. er baut aus den oft spärlichen Resten die Landschaften wieder auf, in denen die Tiere der Vorzeit lebten. Daß er von der Gegenwart ausgeht und über die Eiszeit zu älteren und schwieriger zu deutenden Problemen fortschreitet, ist klug und didaktisch richtig. Besonders erfreulich ist ferner, daß er aus Steppe und Wüste, aus dem Urwald, vom blendend weißen Strand des Meeres und aus den vergifteten Tiefen der schlammigen Meeresbuchten seine Bilder wählt. Seine Beispiele sind klassische Fundstellen; von diesen wird die Forschung ausgehen müssen, um zu weniger deutlichen Plätzen fortzuschreiten. Abels neues Buch wird als das erste, das diese Fragen zusammenfassend behandelt, dabei stets ein ausgezeichnete Führer sein.

Fr. Drevermann, Frankfurt a. M.

Lehrbuch der Paläozoologie. Zweite, erweiterte Auflage. Mit 700 Abbild. im Text. XIV, 523 S. gr. 8° 1924 Gmk 14.—, geb. 16.—

Die Naturwissenschaften. 1921, Nr. 4: Kein Buch läßt die Neubelebung der gesamten Paläontologie durch die Paläobiologie besser hervortreten als dies Lehrbuch — kein Forscher war aber auch besser geeignet als gerade Abel, eine neue Paläontologie zu schreiben. Er mußte sie sogar verfassen; er als der geistige Vater der Paläobiologie mußte den Nutzen seiner Richtung, der angezweifelt worden war, für die Gesamtwissenschaft beweisen. . . Gesamturteil: das lebensvollste, frischeste und anregendste Lehrbuch der Paläozoologie, das es in irgendeiner Sprache der Erde gibt. Ein Deutscher schrieb es — wir wollen und können stolz darauf sein!

Aus der Natur. 1921, Heft 1: Was dieses ausgezeichnete Werk besonders kennzeichnet und ihm eine eigenartige Stellung in der paläontologischen Literatur sichert, ist die von Abel auch sonst mit Geschick und Erfolg durchgeführte Verknüpfung der morphologisch-systematischen und der biologisch-ökologischen Betrachtungsweise. Dazu kommt als weiterer Vorzug die klare, vielfach durch originale Abbildungen des Verfassers erläuterte Darstellung, die hier und da durch Benutzung der Tabellenform das Wichtigste in greifbarer Deutlichkeit hervortreten läßt. Im übrigen hat das viel mißbrauchte Wort von der „endlich ausgefüllten Lücke in der Literatur“ für dieses Buch wirklich seine Berechtigung. Abel hat die an Klippen überreiche Aufgabe mit seltener Energie angegriffen und uns ein Lehrbuch beschert, das für den Geologen und Zoologen in gleicher Weise unentbehrlich ist. Sn.

Othenio Abel

Die Eroberungszüge der Wirbeltiere in die Meere der Vorzeit.

Mit Titelbild und 52 Abbild. VII, 121 S. gr. 8° 1924

Gmk 4.50

Inhalt: Einleitung. — Die Ichthyopterygier. — Die Thalattosaurier. — Die Pleurosaurier. — Die Sauropterygier. — Die Placodontier. — Die Meeresskrokodile. — Die Meeresschildkröten. — Die Mosasaurier. — Die Meeresschlangen. — Die marinen Flugsaurier. — Die Meeressäuger. — Desmostylus. — Die Wale. — Die Robben. — Die Sccotter. — Die Sirenen. — Schlußbetrachtung.

Zu den auffallendsten Vorgängen in der Geschichte der Tierwelt der vorzeitlichen Meere gehören die wiederholten Eroberungszüge der Wirbeltiere in das Meer. Versuche, das Meer als Lebensraum vom Lande aus zu erobern, sind von den Wirbeltieren zu wiederholten Malen nur mit wechselndem Erfolge unternommen worden und sie spielen sich zum Teile noch vor unseren Augen ab.

In dieser Schrift unternimmt nun der Verfasser, die Eroberungszüge der Wirbeltiere in die Meere der Vorzeit einmal von dem Gesichtspunkte aus zu untersuchen, warum sie von so wechselndem Erfolge begleitet gewesen und warum nach kürzerer oder längerer Zeit die Eroberungsscharen wieder aus den Meeren verschwunden sind.

Ein solcher Versuch ist aus dem Grunde nicht aussichtslos, weil wir heute die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Funktion und Form etwas klarer zu erkennen vermögen als dies in früherer Zeit der Fall war und weil wir dadurch ein Mittel in die Hand bekommen haben, die den Organismen von der Umwelt gestellten organisatorischen Ansprüche besser zu verstehen. Von der Erwägung ausgehend, daß durchaus nicht jede Reaktion der Organismen auf die Umweltsreize in einer für sie günstigen Weise erfolgt, sondern daß diese Reaktionen zuweilen in einer für die Organismen ungünstigen und ihren Fortbestand gefährdenden Bahn verlaufen, stellt sich uns die Summe der Wechselbeziehungen zwischen Funktion und Form bei den Meerestieren in einer Weise dar, daß wir hier auf viele Fragen eine bestimmtere Antwort erhalten können, als dies für Landtiere möglich ist.

Die vorzeitlichen Säugetiere.

Mit 250 Abbildungen und 2 Tabellen im

Text. VII, 309 S. gr. 8° 1914

Gmk 8.50, geb. 10.50

Inhalt: Einleitung. — Die erhaltenen Ueberreste der fossilen Säugetiere. — Der Erhaltungszustand der vorzeitlichen Säugetierreste. — Die wichtigsten Fundorte größerer vorzeitlicher Säugetierfaunen. — Die ältesten Säugetierreste. — Die Einreihung der vorzeitlichen Säugetiere in das System der lebenden Säugetiere. — Uebersicht der vorzeitlichen Säugetiere. — Aufstieg, Blüte und Niedergang der Säugetierstämme. — Sachregister.

Zeitschrift für Morphologie. Bd. XVII, Heft 3: Das vorliegende Buch bringt eine vorzügliche Uebersicht über die vorzeitlichen Säugetiere, erläutert durch zahlreiche vortreffliche Abbildungen. Für die Forscher, welche sich mit der Abstammung des Menschen beschäftigen, ist es eine unentbehrliche Unterlage, welche in ansprechender klarer Form es ermöglicht, die Stellung der Primaten zu den Säugetieren und ihre Abstammungsverhältnisse in richtiger Weise zu beurteilen. Ich glaube behaupten zu dürfen, daß Abels vorzügliches Buch in besonders hervorragender Weise uns über alle wichtigen Tatsachen aus der Anatomie der fossilen Säugetiere orientiert. Es verdient also als ein besonders empfehlenswertes Werk bezeichnet zu werden. G. Schwalbe.

Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. Mit einem

Titelbild u. 100 Abbild. im Text. VII, 281 S. gr. 8° 1916 Gmk 8.—, geb. 10.—

Inhalt: Einleitung. — Die Lebewesen der lebenden Dibranchiaten. 1. Allgemeine Vorbemerkungen. 2. Die Bewegungsart der lebenden Dibranchiaten. 3. Die Futtertiere und Feinde der lebenden Dibranchiaten. 4. Der Aufenthaltsort der lebenden Dibranchiaten. 5. Die Körperformen der lebenden Dibranchiaten. 6. Das Einzelleben und das Leben in Schwärmen. — Die Lebensweise der fossilen Dibranchiaten. 1. Die bisherigen Hypothesen über die Lebensweise der Belemniten. 2. Die Morphologie der Kostralbildungen bei den verschiedenen Dibranchiatenstämmen. 3. Wird das Gewicht des Belemnitenrostrums durch den Gasbehälter der Phragmokons ausgeglichen? 4. Die Ermittlung der Lebensweise der fossilen Dibranchiaten. 5. Die Rekonstruktion des Belemnitentieres. — Die phylogenetische Bedeutung der Armzahl der Dibranchiaten. 1. Die bisherigen Ansichten über die phylogenetische Stellung der Belemniten. 2. Bisherige Angaben über die Armzahl der fossilen Dibranchiaten. 3. Die Armzahl der Belemniten. 4. Die ontogenetische Entwicklung der Arme bei den lebenden Dibranchiaten. — Autoren- und Sachregister.

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Von Dr. **Ludwig Plate**,
Professor der Zoologie und Direktor des phyletischen Museums an der Univ. Jena.
Vier Teile.

Erster Teil: Einleitung, Cytologie, Histologie, Promorphologie, Haut, Skelette, Lokomotionsorgane, Nervensystem. Mit 557 teilweise farbigen Abbildungen im Text. VI, 629 S. gr. 8° 1922 Gmk 9.—, geb. 11.—

Zweiter Teil: Die Sinnesorgane der Tiere. (Einleitung, Tastorgane, Seitenorgane. Statische Organe. Gehörorgane der Wirbellosen. Stato-akustischer Apparat der Wirbeltiere. Temperaturorgane. Geruchs- und Geschmacksorgane. Lichtwirkungen. Augen der Evertebraten. Uebersicht über die Augen der Wirbellosen. Das Farbensehen der Tiere. Die Augen der Wirbeltiere.) Mit 726 teilweise farbigen Abbildungen im Text. IX, 806 S. gr. 8° 1924 Gmk 22.—, geb. 24.50

Im dritten Teil sollen weitere Kapitel der vergleichenden Anatomie dargestellt werden, während der vierte zeigen soll, in welcher Weise die Systematik, die Experimental-Zoologie einschließlich der Vererbungsforschung, die Embryologie, die Tiergeographie und die Paläontologie, die Fragen der Abstammungslehre fördern und klären. Eine Erörterung der allgemeinen Probleme der Deszendenztheorie wird das ganze Werk beschließen.

Paläontologie und Deszendenzlehre. Vortrag, gehalten in der allgem. Sitzung der naturw. Hauptgruppe der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg am 26. Sept. 1901 von **Ernst Koken**, Prof. d. Geologie u. Paläontologie in Tübingen. Mit 6 Abbild. im Text. 33 S. gr. 8° 1902 Gmk 1.—

Die untergegangene Lebewelt hat man vielfach gar zu hoffnungsfreudig zur Begründung der Behauptung herangezogen, daß jeder Organismus seine Ahnenreihe in der Vergangenheit nachweisen lasse. Inwieweit dies wirklich der Fall, darüber unterrichtet uns diese Darlegung eines anerkannten Paläontologen.

Klima und Entwicklung. Versuch einer Bioklimatik des Menschen und der Säugetiere. Von Dr. **K. Olbricht**. Mit 11 Abbildungen auf 4 Tafeln. III, 74 S. gr. 8° 1923 Gmk 3.—

Inhalt: Einleitung. 1. Erdgeschichte und Lebewelt. 2. Der Einfluß des Klimas auf die Lebewesen. 3. Die Ausbreitung der Säugetiere. 4. Die Ausbreitung des Menschengeschlechts und die Entwicklung der menschlichen Kultur. 5. Das bioklimatische Gesetz.

Die fossilen Tintenfische. Eine paläozoologische Monographie. Von Dr. **Adolf Naef**, Privatdoz. an der Universität Zürich. Mit einem Titelbild und 101 Abbild. im Text. VII, 322 S. gr. 8° 1922 Gmk 6.50, geb. 8.50

Diese zusammenfassende Betrachtung der fossilen Tintenfische darf für sich als ein Ganzes gelten und bedeutet den Versuch, eine Vielheit von bekannten und neueren Tatsachen in ihrem natürlichen Zusammenhang darzustellen. Das Werk verfolgt eine allgemeine gestellte Aufgabe, nämlich die, das Problem der organischen Mannigfaltigkeit in seinem vollen Umfang aufzurollen und insbesondere die Voraussetzungen, die Methodik und den Anwendungsbereich der historischen Betrachtungsweise zu untersuchen. Verf. betrachtet zuerst die heutigen Vertreter der Tintenfische in jeder möglichen Hinsicht, systematisch, vergl.-anatomisch, embryologisch, physiologisch, sowie auch auf Lebensweise und Lebensbedingungen hin, um nachher die ausgestorbene Verwandtschaft derselben einer anschließenden synoptischen Bearbeitung zu unterwerfen. Aus beiderlei Forschung werden allgemeine Schlußfolgerungen gezogen und so ein wissenschaftlicher Ausbau der Abstammungslehre auf neuen, gesicherten Grundlagen versucht.