

Die Rekonstruktion von *Palaeotherium magnum* Cuvier

Von **O. ABEL**, Wien

(mit 1 Tafel u. Oleat sowie 2 Textfiguren)

Zur Erinnerung an die Ausgabe der neuen Auflage der „Recherches sur les Ossements fossiles“ von G. CUVIER, 1822.

Seit dem ersten Versuch einer Rekonstruktion des Skelettes und des Lebensbildes von *Palaeotherium magnum* durch den Begründer der modernen Paläozoologie, G. CUVIER, sind etwas mehr als 100 Jahre verflossen. Beide Rekonstruktionen sind in alle Lehrbücher und Handbücher der Welt übergegangen.

Vor einer Reihe von Jahren ist in den Gipsen von Mormoiron (Vaucluse), die dem obersten Eozän (oberes Ludien) angehören, ein fast vollständiges Skelett dieser Art aufgefunden worden, das in die Sammlung des geologischen Institutes der Universität Lyon gelangte. Nach dem Abschlusse der Präparation muß dieses Skelett als das vollständigste Palaeotheriumskelett bezeichnet werden, das bis jetzt beschrieben worden ist und es stellt vielleicht eines der wenigen fast lückenlos erhaltenen Skelette eines alttertiären Säugetiers dar, da, abgesehen von einigen Rippen, als wichtigerer Bestandteil des Skelettes nur das linke Femur fehlt.

F. ROMAN¹⁾ hat eine photographische Abbildung dieses Skelettes gegeben, die ich nach einer von der Photographie genommenen Pause hier reproduziere (Fig. 1). Der Beschreibung des Skelettes hat F. ROMAN auch eine Rekonstruktion des Skelettes beigefügt, die ich in genauer phototypischer Wiedergabe (Fig. 2) zur Darstellung bringe. Sie weicht von den bisherigen Anschauungen von dem Skelettbaue des *Palaeotherium magnum* in vielen sehr wesentlichen Punkten ab.

Da jedoch der Erhaltungszustand des Skelettes von Mormoiron ein so vorzüglicher ist, daß wir uns nunmehr ein bis in die Einzelheiten

¹⁾ F. ROMAN, Monographie de la Faune de Mammifères de Mormoiron (Vaucluse), Ludien supérieur. Mémoires de la Soc. Géologique de France. Paléontologie, T. XXV Fasc. I, Mémoire No. 57, Pag. 1—40, Pl. I—VIII, Paris 1922.

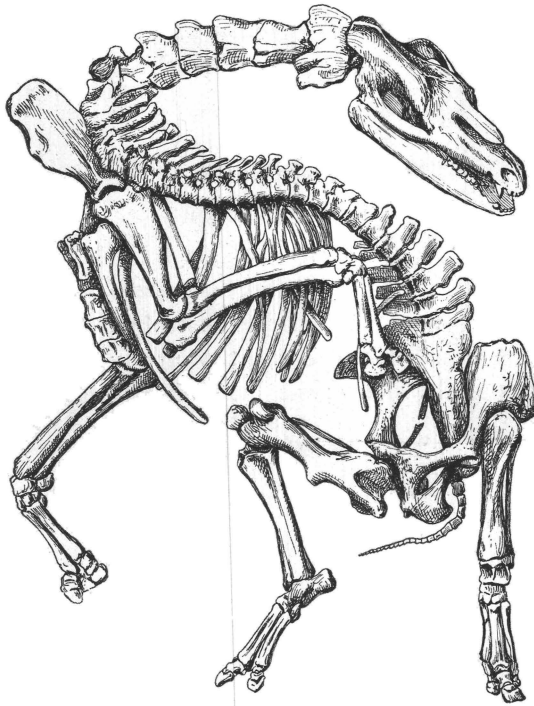


Fig. 1. Skelett von *Palaeotherium magnum* CUVIER, aus dem obersten Eozän (Ludien) von Mormoiron (Vaucluse), Frankreich. — Stark verkleinert. (Nach F. ROMAN, 1922.)

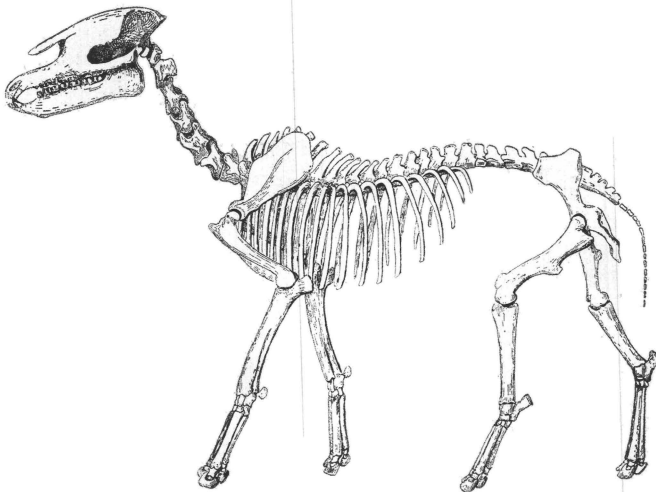


Fig. 2. Rekonstruktion von *Palaeotherium magnum* CUV., entworfen nach dem in Fig. 1 abgebildeten Skelette von F. ROMAN, 1922 (verkleinert).

gehendes Bild vom Skelettbaue und auf Grund desselben auch ein Lebensbild dieses fossilen Equiden entwerfen können, will ich im folgenden den Versuch unternehmen, eine neue Rekonstruktion dieser Art zu entwerfen (Taf. II).

A. Rekonstruktion des Skelettes

1. Jochbogen

Der Jochbogen von *Palaeotherium magnum* fällt durch seine Länge auf. Die auch an alten Schädeln stets sichtbare Naht zwischen Jugale und Squamosum muß auch in der Rekonstruktion des Schädels in der Seitenansicht zum Ausdrucke gebracht werden. Das Hinterende des Proc. zygomaticus senkt sich etwas herab.

2. Kiefergelenk

Da das Gelenkköpfchen des Unterkiefers an der Unterseite und nicht an der Hinterseite des Squamosums zu liegen pflegt, aber gewiß nicht in dem Raume zwischen dem Hinterende des Jochbogens und dem Condylus liegen kann, so ist diese Region in der Weise zu rekonstruieren, daß vom Gelenkköpfchen des Unterkiefers ein kleiner Abschnitt auch in der Seitenansicht in einem Ausschnitte des Jochbogens sichtbar wird. Jedenfalls liegt der Gelenkkopf des Unterkiefers tiefer als die Spitze des Proc. coronoideus, wie aus den erhaltenen Unterkieferresten mit voller Klarheit hervorgeht und auch ohne diese mit Sicherheit anzunehmen wäre.

3. Ohrregion

Hinter dem Proc. postglenoidalis muß in der Seitenansicht des Schädels der Meatus auditorius externus sichtbar sein.

4. Processus paroccipitalis

Zwischen der Gehöröffnung und dem Condylus occipitalis muß der lange und schlanke Processus paroccipitalis liegen und zwar an der Stelle, die durch die Verhältnisse an den vorliegenden Schädeln genau bestimmt ist.

5. Condylus occipitalis

Der Condylus occipitalis kann in der Seitenansicht nicht sichtbar sein, wenn er in normaler Gelenkverbindung mit dem Atlas dargestellt wird.

6. Hinterhaupt

Die Profillinie des Hinterhauptes wie die des Schädeldaches muß ungefähr in der Weise verlaufen sein, wie ich es in der neuen Re-

konstruktion darzustellen versucht habe. Es ist zu beachten, daß alle vorliegenden Schädelreste von *Palaeotherien* mehr oder weniger stark verdrückt sind, wodurch die normale Schädelform dementsprechend beeinflusst erscheint. Für die Annahme eines stark konvexen Profils des Schädeldaches liegt kein zwingender Grund vor.

7. Temporalgrube

Die Temporalgrube von *Palaeotherium magnum* ist verhältnismäßig groß. Ihre Vordergrenze wird durch die von dem Proc. postorbitalis aufsteigende hintere Stirnkante bestimmt, die sich steil nach oben wendet und in die lange mediane Sagittalnaht übergeht, die nicht nur etwa das hintere Drittel, sondern die hintere Hälfte der Schädeldachlänge einnimmt. Die Stirn erscheint dadurch relativ schmal.

8. Orbita

Die Lage der Orbita ist durch die erhaltenen Schädelreste aus jüngerer und neuerer Zeit genau bezeichnet. Nach diesen ist ihre Lage in der neuen Rekonstruktion eingetragen.

9. Atlas

Der Atlas von *Palaeotherium magnum* war, wie überhaupt alle Halswirbel, relativ groß. Die Proportionen des Atlas sind nach dem Funde von Mormoiron in der neuen Rekonstruktion zum Ausdrucke gebracht. Da er bei diesem Exemplare stark dorsoventral verquetscht ist, mußten andere Stücke zur Grundlage der Seitenrekonstruktion dieses Wirbels herangezogen werden.

10. Längenverhältnisse der Halswirbel

Der dritte Halswirbel ist nicht doppelt so lang als der Atlas oder länger, sondern seine Proportionen sind so, wie sie in der neuen Rekonstruktion dargestellt erscheinen.

11. Querfortsätze der Halswirbel

Die Querfortsätze der Halswirbel müssen, da sie in den vorliegenden Exemplaren, auch bei dem so vorzüglich erhaltenen von Mormoiron, unvollständig erhalten sind, rekonstruiert werden. Ihre Form dürfte unter Berücksichtigung aller für eine Rekonstruktion dieser Skeletteile in Betracht zu ziehenden Gründe ungefähr die gewesen sein, wie ich sie in der neuen Rekonstruktion dargestellt habe.

12. Dornfortsätze der Halswirbel

Wenn auch nur vom Epistropheus des Exemplars von Mormoiron der gegabelte Dornfortsatz gut erhalten ist und die übrigen Neurapophysen verdrückt sind, so ergibt sich doch, daß sie über die durch die Verbindungslinie der Zygapophysen bezeichnete Linie hinausgeragt haben. Vom fünften Halswirbel an muß die Höhe der Neurapophysen bis zum letzten Halswirbel zugenommen haben, dessen Dornfortsatz nicht nach vorn, sondern nach hinten geneigt und an seiner Basis relativ breit war.

13. Halslänge im Verhältnisse zum Rumpfe

Die genaue Rekonstruktion der Halslänge im Verhältnisse zum ganzen Skelette ergibt sich mit voller Sicherheit aus den Proportionen des Skelettes von Mormoiron. Die Halslänge ist in der Rekonstruktion von F. ROMAN zu kurz; denn die doppelte Halslänge reicht hier vom Vorderende des ersten Dorsalwirbels bis etwa zum ersten Sakralwirbel. Eine genaue Messung der Wirbellängen unter Berücksichtigung der sekundären Verdrückungen ergibt, daß die doppelte Halslänge, in der gleichen Strecke aufgetragen, ungefähr bis zum vierten Sakralwirbel reicht.

14. Halsprofil

Es liegt kein zwingender Grund für die Annahme vor, daß *Palaeotherium magnum* eine steile Halshaltung besessen hätte. Obwohl die Tapire in manchen Punkten zum Verständnisse des Anpassungstypus der Palaeotherien herangezogen werden können, ohne daß jedoch dieser Vergleich zu dem Eindrücke führen darf, in den Palaeotherien tapirartige Unpaarhufer zu erblicken, so lassen uns doch bei einem solchen Vergleiche die Tapire im Stich, wenn es sich um Vergleiche des Halses handelt. Der Hals ist bei den Palaeotherien auffallend lang und stark gewesen, so daß die Rumpflänge ungefähr der doppelten Halslänge von *Palaeotherium magnum* entspricht; bei den Tapiren ist der Hals so stark verkürzt, daß der Rumpf dreimal so lang erscheint als der Hals.

Die Achsenstellung des Schädels zum Halse ist in der neuen Rekonstruktion mit einem Winkel angenommen worden, der bei den primitiveren Perissodactylen als die Norm zu betrachten ist. Bei den jüngeren Equiden ist die Halshaltung viel steiler und damit steht auch eine andere Winkelgröße zwischen der Schädelachse und der Halsachse bei diesen Typen in Zusammenhang.

15. Rumpfprofil

Bei den rezenten Equiden ist das Rumpfprofil im dorsalen Teile dadurch bestimmt, daß die Achse der Rumpfwirbelsäule (Dorsalwirbel

und Lendenwirbel) eine fast gerade Linie bildet und daß die Dornfortsätze der vorderen Dorsalwirbel in der Region über und hinter der Scapula sehr stark erhöht sind, was den für die Pferde bezeichnenden hohen „Widerrist“ bedingt. Schon bei den pliozänen Equiden (z. B. bei *Hipparion Whitneyi* GIDLEY) erscheint nach den Untersuchungen von H. F. OSBORN der Rumpfabschnitt der Wirbelsäule im Profil als eine nach oben schwach konvexe Bogenlinie und der Krümmungsgrad nimmt, je weiter wir die Equiden zurückverfolgen, bei den phylogenetisch und geologisch älteren Gattungen immer mehr zu¹⁾. Die Profilierung der Wirbelsäule bei den rezenten Equiden ist durch die relativ bedeutende Armlänge im Verhältnis zur Länge der Hinterextremität bedingt. Aus den Längenverhältnissen der vorderen und hinteren Gliedmaßen bei *Palaeotherium magnum* und den Lagebeziehungen der Proximalenden der Gliedmaßen zur Wirbelsäule ergibt sich die Fixierung der Rumpfwirbelsäule in der Schulter und im Becken; das Verbindungsstück muß in der Profilansicht eine nach oben leicht konvexe Bogenlinie gebildet haben. Über die Länge der Dornfortsätze der Brustwirbel sind wir durch das Skelett von Mormoiron gut unterrichtet. Trägt man in der rekonstruierten Profilansicht des Skelettes die Neurapophysenlängen im Bereiche des Rumpfes ein, so ergibt sich, daß die Verbindungslinie der Proximalenden der Dornfortsätze eine gleichmäßig geschwungene, nach oben konvexe Bogenlinie darstellt, die infolge der bedeutenderen Höhe der Neurapophysen im vorderen Thorakalabschnitt nicht so stark wie die durch die Wirbelkörper gelegte Verbindungslinie (Wirbelsäulenachse) nach oben gebogen ist. Keinesfalls kann angenommen werden, daß die Wirbelsäule im vorderen Thorakalabschnitt nach unten „durchgebogen“ wäre, so daß das Profil des Rumpfabschnittes der Wirbelsäule eine sigmoidale Kurve bilden würde (Fig. 2). Ebenso wenig darf, wie mir scheint, für *Palaeotherium* ein Wirbelsäulenprofil wie für die rezenten Equiden angenommen werden. Das geht namentlich daraus hervor, daß bei einem Versuche, das Wirbelsäulenprofil zwischen Schulter und Becken in gerader Linie wie bei den rezenten Equiden anzunehmen, die Dornfortsätze der vorderen Thorakalregion zwar einen hohen, pferdeartigen Widerrist bilden, aber eine so starke, fächerartige Divergenz aufweisen würden, daß eine solche Rekonstruktion nicht möglich erscheint. Wir werden daher annehmen müssen, daß das Thorakalprofil von *Palaeotherium* sich weit eher dem Bilde genähert hat,

¹⁾ H. F. OSBORN, The Horse past and present in the American Museum of Natural History and in the Zoological Park. New York 1913.

das ein primitiver Hyracodontine, z. B. *Hyrachyus agrarius*, geboten haben muß.

17. Lendenwirbel

In Fig. 2 fällt die ungleiche Länge und Größe der Lendenwirbel auf, zumal die Verhältnisse des Skelettes von Mormoiron in dieser Region ein durchaus klares Bild geben. Allerdings sind die Lendenwirbel nur von der Unterseite sichtbar, aber es ist anzunehmen, daß, wie auch in Fig. 2 von ROMAN richtig zum Ausdrucke gebracht ist, in der Lendenregion eine Antiklinie der Dornfortsätze bestand.

18. Rippenartikulation

Da die Gelenkfacetten für die Rippen an den Thorakalwirbeln des Skelettes von Mormoiron deutlich zu sehen sind, so ist die Rekonstruktion der Artikulationsverhältnisse des Rippenkorbes mit der Wirbelsäule nicht schwierig. Keinesfalls kann jedoch angenommen werden, daß die Rippen die in Fig. 2 dargestellte Artikulation und fächerförmige Spreizung besaßen. Auch sind die Rippen tatsächlich viel länger, als in Fig. 2 zum Ausdrucke gebracht erscheint. In der Rekonstruktion muß ferner beachtet werden, daß die verknöcherten Rippen im Sternalabschnitte nicht unmittelbar mit dem Brustbein in Verbindung treten, sondern durch die knorpelig bleibenden Zwischenstücke von diesem getrennt sind.

19. Sternum

Das Brustbein ist ungefähr in jener Größe und Lagebeziehung zum Thorax in der Rekonstruktion darzustellen, wie es in der neuen Rekonstruktion zum Ausdruck zu bringen versucht wurde.

20. Form der Scapula

Das Schulterblatt von *Palaeotherium magnum* ist fast vollständig bekannt und daher unschwer zu rekonstruieren. Die Scapula hat in ihrer Gesamterscheinung ausgesprochenen Equidenhabitus und erscheint daher relativ schmal (ihre Breite erreicht ungefähr die halbe Länge). In der neuen Rekonstruktion ist sie perspektivisch verschmälert dargestellt.

21. Stellung der Scapula zum Thorax

Die Scapula wird in den meisten Rekonstruktionen der Skelette fossiler Säugetiere nicht in ihrer richtigen Stellung zum Brustkorbe orientiert, was damit zusammenhängt, daß die in der Regel als Grundlage solcher Rekonstruktionen dienenden Musealskelette rezenter Säugetiere in diesem Punkte meistens nicht ganz richtig montiert zu sein

pflegen. Besonders häufig wird die Scapula in einer unrichtigen Höhenlage zum Thorax und zu den Brustwirbeln dargestellt. In der neuen Rekonstruktion ist die Lagebeziehung der Scapula möglichst der des rezenten Pferdes angenähert worden. Danach kommt der höchste Punkt der Scapula (Oberecke des präscapularen Abschnittes) ungefähr in die Linie der Gelenkenden der Querfortsätze der vorderen Brustwirbel zu liegen und darf keinesfalls viel höher angenommen werden.

22. Lage des Schultergelenkes

Durch die geänderte Stellung der Scapula zum Thorax kommt das Schultergelenk weiter nach unten und hinten zu liegen und dadurch wird nun auch die Lage des Armes zum Thorax bestimmt. Selbstverständlich kann der Kopf des Humerus in der im Seitenprofil dargestellten Skelettkonstruktion nur zum Teile sichtbar sein. Seine Größe ist durch den linken Humerus des Skelettes von Mormoiron bestimmt.

23. Form des Humerus

Die Form des Humerus in der Profildarstellung ergibt sich ebenfalls aus dem Befunde am Skelette von Mormoiron, wobei jedoch die perspektivische Verschmälerung der Deltaleiste zu beachten ist.

24. Radius und Ulna

Obwohl die beiden Unterarmknochen bei dem Skelette von Mormoiron im oberen Viertel ihrer Länge miteinander fest verwachsen sind, so ist doch ihre ehemalige Trennungsstelle der ganzen Länge des Unterarmes entlang sichtbar, was auch in der Rekonstruktion des Skelettes zum Ausdruck kommen muß.

25. Hand

Die Handwurzelknochen und die Mittelhandknochen sind von *Palaeotherium magnum* so weit bekannt, daß eine Rekonstruktion dieser Partien keinen Schwierigkeiten begegnet. Das fünfte, rudimentäre Metacarpale muß wohl in der Rekonstruktion zur Darstellung gebracht werden, ebenso wie die Fabellae an der Hinterseite des Distalendes der Metacarpalia. Die Stellung der Hand kann selbstverständlich nicht die sein, wie sie in den bisherigen Rekonstruktionen meist zur Darstellung gebracht wurde, wobei die Hand der hinteren Körperseite in derselben Drehung wie die der Vorderseite erscheint; wenn die Skelettrekonstruktion in reiner Seitenansicht durchgeführt wird, so müssen die Finger so gezeichnet werden, daß der dritte Fingerstrahl in die Mitte zu stehen

kommt und außerdem (bei der Profilansicht von links) von der linken Hand nur der äußere, von der rechten Hand jedoch nur der innere Fingerstrahl, also nur zwei Finger, keineswegs aber alle drei dargestellt werden.

26. Sacrum

Das Hinterende des Sacrums liegt ungefähr in der senkrechten Ebene, die durch das Hinterende des Beckens gelegt wird.

27. Ansatz der Schwanzwirbel an das Sacrum

Der Übergang des Sacrums in den Schwanzwirbelabschnitt ist nicht so scharf, wie es ROMAN in seiner Rekonstruktion von *Palaeotherium magnum* darstellt, sondern der letzte Sakralwirbel bildet in Form und Größe durchaus ein Übergangsglied zwischen beiden Abschnitten der Wirbelsäule.

28. Stellung des Beckens

Das Becken ist bei dem Skelette von Mormoiron gut erhalten und seine zeichnerische Rekonstruktion unschwer durchzuführen. Seine Stellung ergibt sich aus einem Vergleiche mit den übrigen Equiden; keinesfalls kann das Foramen obturatorium nach hinten sehen, sondern muß so stehen, wie es normal zu stehen pflegt. Das Schambein sieht auch bei *Palaeotherium*, wie gewöhnlich, nach innen und unten, nicht nach außen und hinten (Fig. 2).

29. Stellung des Femurs

Die Stellung des Femurs ist bei Berücksichtigung aller Gelenkverbindungen auch bei *Palaeotherium* normal gewesen, wie ich in der neuen Rekonstruktion zum Ausdrucke zu bringen versucht habe; sie entspricht am ehesten der Normalstellung des Femurs beim Pferde. Will man *Palaeotherium magnum* in Schrittstellung zeichnen, so ist zu beachten, daß die Schrittlänge des vorderen und des hinteren Gliedmaßenpaares gleich groß sein muß, aber nicht von sehr ungleicher Länge (Fig. 2).

30. Patella

In der Rekonstruktion von *Palaeotherium magnum* darf natürlich auch die Patella nicht fehlen, die ja sogar bei dem Skelette von Mormoiron gut erhalten ist.

31. Fibula

Ebenso muß auch die Fibula in der Skelettrekonstruktion dargestellt werden. Das sehr ungleiche Längenverhältnis beider Hinter-

beine, das ROMAN in seiner Rekonstruktion zum Ausdruck bringt (Fig. 2), ist wohl nur auf eine zeichnerische Ungeschicklichkeit zurückzuführen.

32. Hinterfuß

Für die Orientierung des Hinterfußes gilt im wesentlichen dasselbe wie für die Hand. Die Rekonstruktion des Tarsus, Metatarsus und der Phalangen ergibt sich sowohl aus den erhaltenen Resten wie aus Analogieschlüssen. Auch hier sind die Fabellae einzuzeichnen.

B. Rekonstruktion des Lebensbildes

Die erste Rekonstruktion des Lebensbildes von *Palaeotherium* hat CUVIER entworfen. Er hat das Gesamtbild des Tieres, wie es sich ihm auf Grund der Skelettstudien aufdrängte, dem eines Tapirs angenähert dargestellt und so ist es bis heute in unserer Vorstellung geblieben.

Würden wir es versuchen, der Skelettrekonstruktion, wie sie von ROMAN 1922 entworfen worden ist, ein Lebensbild von *Palaeotherium magnum* auf Grund dieser Rekonstruktion an die Seite zu stellen, so würde sich die Unmöglichkeit dieser Rekonstruktion auf das Deutlichste erweisen. Ich habe es unterlassen, ein Lebensbild auf Grundlage dieser in Fig. 2 reproduzierten Rekonstruktion hier zu reproduzieren, weil es zu karikaturenhaft gewirkt hätte.

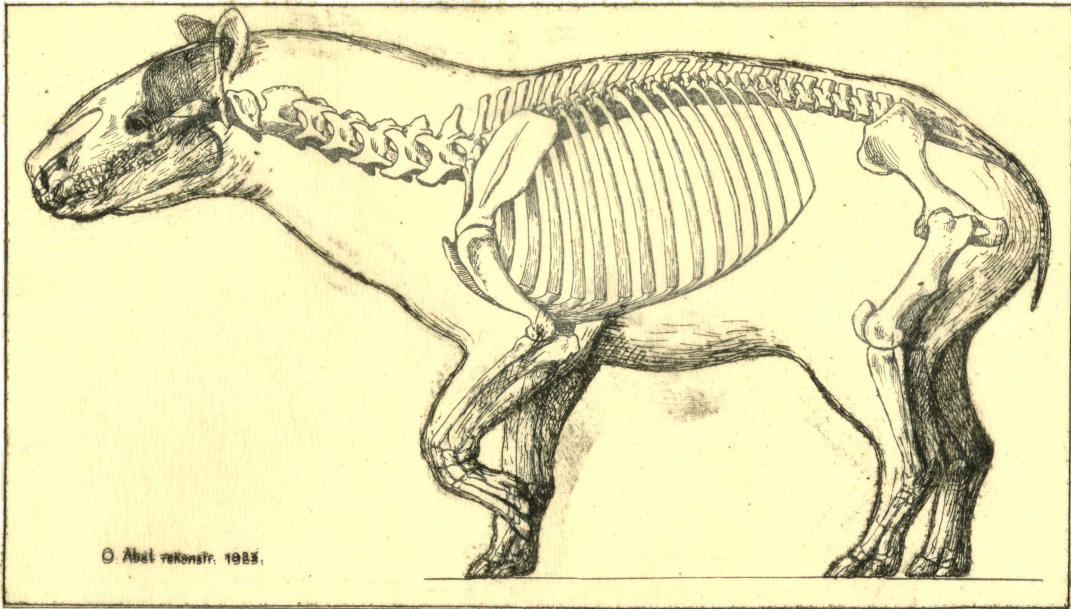
Versuchen wir es jedoch, auf der Grundlage der von mir entworfenen Skelettrekonstruktion ein Lebensbild des Tieres zu rekonstruieren, wie ich es in dem über die Skelettrekonstruktion gelegten Oleat hier veröffentliche, so sehen wir, daß es sich in den Grundzügen, wenn auch verschiedene Abweichungen bestehen, doch der von CUVIER entworfenen Rekonstruktion anschließt. Ein wesentlicher Unterschied betrifft eigentlich nur die abweichende Darstellung der Schnauzenpartie. Hier ist ROMAN zweifellos im Rechte, wenn er die Ansicht verteidigt, daß die Form des Schädels in der Nasalregion keinen Schluß darauf gestattet, daß *Palaeotherium* einen Rüssel wie die Tapire besessen haben muß; „Il semble donc que le *Palaeotherium*, à l'état de vie, devait présenter un museau un peu prolongé en avant, peut-être assez mobile, ainsi que cela s'observe chez les Rhinocéros et les Chevaux.“ (l. c., pag. 12—13.)

In der Tat werden wir annehmen müssen, daß *Palaeotherium* eine sehr bewegliche Lippe besessen hat. Dafür spricht nicht nur die tiefe Inzisierung der Nasenregion unterhalb der Nasalia, sondern auch die eigentümliche Grube auf dem Prämaxillare vor dem oberen Eckzahn. Diese

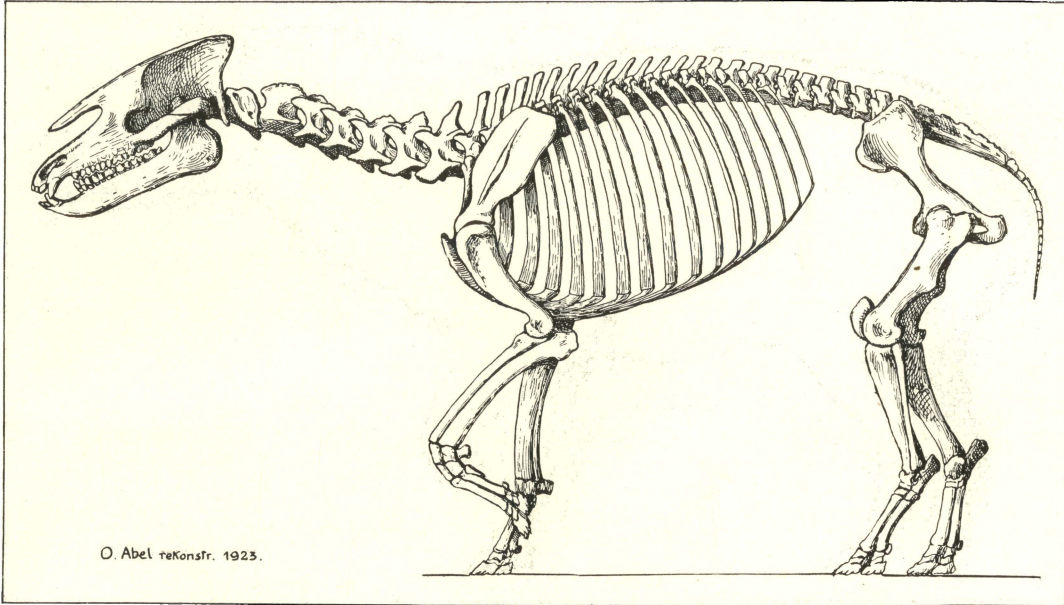
Grube, die ROMAN zwar beschreibt und als charakteristisches Merkmal von *Palaeotherium magnum* im Gegensatz zu allen anderen Arten der Gattung hervorhebt, aber nicht morphologisch bestimmt, ist offenbar die Fossa buccinatoria, die zur Aufnahme des Musculus buccinator dient und die auch bei anderen Equiden in höherem oder geringerem Grade ausgebildet ist¹⁾. Aus der besonders starken und tiefen Grube bei *Palaeotherium magnum*, die hier nicht wie bei den meisten übrigen Equiden auf die Region des Supramaxillare unmittelbar hinter und über dem Eckzahn beschränkt ist, sondern auf dem Prämaxillare liegt, dürfen wir mit Sicherheit auf eine ungewöhnlich starke Entwicklung des M. buccinator schließen, der das Zurückziehen der Oberlippe und Unterlippe besorgt. Wir werden also zu der Annahme geführt, daß die Lippenform von *Palaeotherium magnum* im wesentlichen pferdeähnlich, aber nicht tapirartig gewesen sein muß.

In seiner Gesamterscheinung dürfte *Palaeotherium magnum* eine Vereinigung von Merkmalen der Pferde, Tapire und der primitiveren Nashörner geboten haben.

¹⁾ W. K. GREGORY, Studies in Comparative Myology and Osteology, No. V. — On the Anatomy of the Preorbital Fossae of Equidae and other Ungulates. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist., Vol. XLII, Art. III, pag. 265—284, New-York, 1920.



Rekonstruktion von *Palaeotherium magnum* CUVIER, von O. ABEL (1923)



Rekonstruktion von *Palaeotherium magnum* CUVIER, von O. ABEL (1923)