

V. Schurmann
2.20. 24./II. 1910.

ABHANDLUNGEN
DER
K. K. ZOOL.-BOTAN. GESELLSCHAFT IN WIEN.
BAND V, HEFT 3.

DIE REKONSTRUKTION DES DIPLODOCUS

VON

O. ABEL

MIT 3 TAFELN UND 5 TEXTFIGUREN

EINGEREICHT AM 3. JANUAR 1910. — AUSGEGEBEN AM 24. MARZ 1910.



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Geologische und Paläontologische Abhandlungen.

Herausgegeben von **W. Dames** und **E. Kayser.**

Neue Folge. Erster Band.

(Der ganzen Reihe fünfter Band.)

1. Holzapfel, E., Die cephalopodenführenden Kalke des unteren Carbon von Erdbach-Breitscheid bei Herborn. Mit 8 Tafeln. 1889. Preis: 16 Mark.
2. Crić, L., Beiträge zur Kenntniss der fossilen Flora einiger Inseln des süd-pazifischen und indischen Oceans. Mit 10 Tafeln. 1889. Preis: 9 Mark.
3. Novák, O., Vergl. Studien an einigen Trilobiten aus dem Hercyn von Bicken, Wildungen, Greifenstein u. Böhmen. Mit 5 Tafeln u. 8 Textfiguren. 1890. Preis: 10 Mark.
4. Schröder, H., Untersuchungen über silurische Cephalopoden. Mit 6 Tafeln und 1 Textfigur. 1891. Preis: 10 Mark.
5. Dames, W., Ueber Zeuglodonten aus Aegypten und die Beziehungen der Archæoceten zu den übrigen Cetaceen. Mit 7 Tafeln u. 1 Textfig. 1894. Preis: 16 Mark.

Neue Folge. Zweiter Band.

(Der ganzen Reihe sechster Band.)

1. Futterer, K., Die oberen Kreidebildungen der Umgebung des Lago di Santa Croce in den Venetianer Alpen. Mit 1 geologischen Karte, 1 Profil-Tafel, 10 Petrefacten-Tafeln und 25 Textfiguren. 1892. Preis: 25 Mark.
2. Burckhardt, R., Ueber Aepyornis. Mit 4 Tafeln u. 2 Textfig. 1893. Preis: 6 Mark.
3. Jimbō, K., Beiträge zur Kenntniss der Fauna der Kreideformation von Hokkaidō Mit 9 Tafeln und 1 Kartenskizze im Text. 1894. Preis: 16 Mark.
4. Dames, W., Die Chelonier der norddeutschen Tertiärformation. Mit 4 Tafeln und 3 Textfiguren. 1894. Preis: 16 Mark.
5. Graf zu Solms-Laubach, H., Ueber Stigmariopsis Grand'Eury. Mit 3 Tafeln und 1 Textfigur. 1894. Preis: 7 Mark.
6. Futterer, K., Ueber einige Versteinerungen aus der Kreideformation der kar-nischen Voralpen. Mit 7 Tafeln und 2 Textfiguren. 1896. Preis: 12 Mark.

Neue Folge. Dritter Band.

(Der ganzen Reihe siebenter Band.)

1. Jaekel, O., Beiträge zur Kenntniss der paläozoischen Crinoiden Deutschlands. Mit 10 Tafeln und 29 Textfiguren. 1895. Preis: 20 Mark.
2. Koken, E., Die Reptilien des norddeutschen Wealden. Nachtrag. Mit 4 Tafeln und 1 Textfigur. 1896. Preis: 9 Mark.
3. Steuer, A., Argentinische Jura-Ablagerungen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Geologie und Paläontologie der argentinischen Anden. Mit 24 Tafeln, 1 Kartenskizze und 7 Textfiguren. 1897. Preis: 40 Mark.

Neue Folge. Vierter Band.

Herausgegeben von

W. Dames und **E. Koken.**

(Der ganzen Reihe achter Band.)

1. Kaunhowen, F., Die Gastropoden der Maestrichter Kreide. Mit 13 Tafeln. 1898. Preis: 25 Mark.
2. Tornquist, A., Der Dogger am Espinazito-Pass, nebst einer Zusammenstellung der jetzigen Kenntnisse von der argentinischen Juraformation. Mit 10 Tafeln, 1 Profilskizze und 1 Textfigur. 1898. Preis: 22 Mark.
3. Scupin, Hans, Die Spiriferen Deutschlands. Mit 10 Tafeln, 14 Abbildungen im Text und einer schematischen Darstellung. 1900. Preis: 28 Mark.
4. Philippi, E., Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes. Mit 21 Tafeln und 19 Abbildungen im Text. 1901. Preis: 40 Mark.

Neue Folge. Fünfter Band.

Herausgegeben von

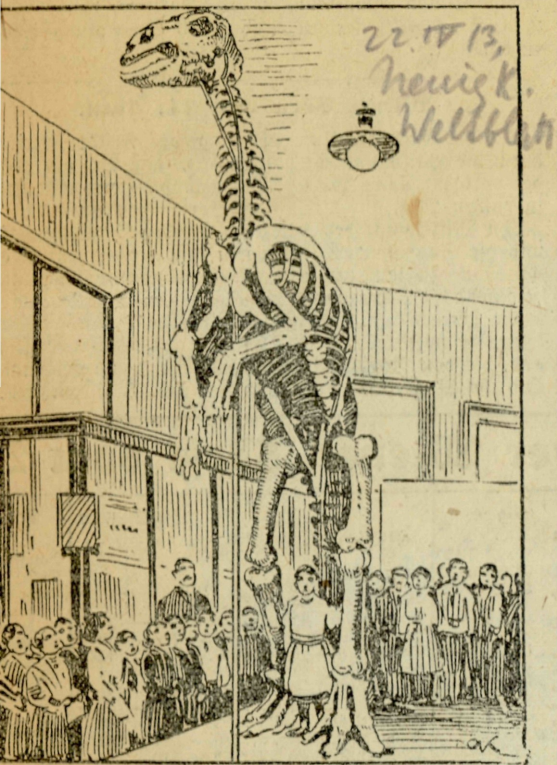
E. Koken.

(Der ganzen Reihe neunter Band.)

1. Frech, F., Geologie der Radstädter Tauern. Mit 1 geologischen Karte und 38 Abbildungen im Text. 1901. Preis: 18 Mark.
2. Baltzer, A., Geologie der Umgebung des Isèresees. Mit 1 geolog. Karte, 1 stratigr. Tabelle, 5 Tafeln und 19 Textabbildungen. 1902. Preis: 18 Mark.
3. Schlosser, M., Beiträge zur Kenntniss der Säugetierreste aus den süddeutschen Böhmerzügen. Mit 5 Tafeln und 3 Abbildungen im Text. 1902. Preis: 28 Mark.
4. Koken, E., Ueber Hybodus. Mit 4 Tafeln und 5 Textabb. 1907. Preis: 6 Mark.

Fortsetzung s. Seite 3 des Umschlages

Ein interessanter Fund. In Nordamerika hat man Ausgrabungen, das Riesenskelett eines vorjüngtlichen Tieres gefunden, das Tausende von Jahren alt ist. Das



Fund eines vorjüngtlichen Tieres in Nordamerika.

Das zusammengefügte Skelett, das wir hier im Bilde zeigen und welches das Tier aufgerichtet darstellt, hat eine Höhe von 22 Metern. Welch furchtbares Tier dieses Geschöpf gewesen sein muß, geht aus seinem Schädel hervor, in dessen Kiefer 2000 Zähne gefunden wurden.

Vorstenviehmarkt.

ot. **Wien**, **Österreich**, **(Donau-Per)**, **Unterw.** **Wien**, **Österreich**
 Vorstenviehmarkt steht nach den bisher erfolgten M
 ladungen und Anmeldungen ein Auftrieb von ungef
 8300 Stück Fetteschweinen und 8500 Stück Jungschwein
 in Aussicht.

Wiener Börse vom 21. April.

Die bevorstehende Unterzeichnung des Friedensvertra
 durch die Balkanstaaten hat bewirkt, daß die am Sch
 der vorigen Woche zur Geltung gelangte Haussetendenz
 in vollem Maß auf die heutige Börse übertragen hat.

Im Mittelpunkt des Interesses standen Staatsbahnakt
 und die Südbahnwerte. Letzteren kam der angeblich an
 sichtsvolle Verlauf der in Paris stattfindenden Beratung
 betreffend die Sanierung der Südbahn zustatten. Staatsb
 aktien wurden für Budapest gekauft. Im Verlauf des V
 fehres zeichneten sich auch Alpine Aktien durch Lebhaftig
 aus, die von Dedungen gewannen. Berg- und Hüttenakt
 sind um 20 K, Salgo-Kohlenaktien um 18 K gestiegen.

er Wiener Börse vom 21

Geld	Ware	Aktien per Stück.		Geld	Ware	
90.50	91.50	Bank-Aktien.				Baugel.
91.25	92.25	Lezte Div.				Gollesch
95.30	96.30					Königsh
		Anglo-östrerr. Bank	19.—	340.—	341.—	Leugener
		Bankverein, Wiener	30.—	519.—	520.—	Perlmoc
87.80	88.80	Bodenfr.-Anst., öst. allg.	57.—	1220	1230	Portland
84.40	85.40	Creditanstalt, östrerr.	33.—	631.—	632.—	Union-B
85.40	86.40	Depositenbank, allg.	32.—	539.—	541.—	Wienerb
84.50	85.50	Estkompte-Gez., n.ö.	40.—	743.—	746.—	
—	—	Hypothekbank, öst.	22.—	367.—	368.—	
257.75	258.75	Länderbank, östrerr.	30.—	521.—	522.—	Göbner
256.70	257.70	Lomb.-u. Est.-Bank Br.	12.—	210.—	212.—	Liesinger
358.—	—	„Mercur“, Wechsel.-u. G.	36.—	592.—	596.—	Pilsener
		Öesterr.-ungar. Bank	104.40	2064	2074	Sarajeb
		Union-Bank	33.—	599.—	600.—	
		Union-Bank, böhm.	14.—	265.—	266.—	
		Verkehrsbank, allg.	21.—	365.—	366.—	Bosn. M
1550	1590	Zibnostenska banka	15.—	268.—	269.—	Dynami
450.—	462.—	Versicherungsanstalten.				Holzverk
644.—	656.—	Allianz L.u.R.=B.=M.=G.	40.—	1270	1310	
326.—	336.—	Unser L.u.R.=B.=M.=G.	240.—	6930	6900	

ABHANDLUNGEN
DER
K. K. ZOOL.-BOTAN. GESELLSCHAFT IN WIEN.
BAND V, HEFT 3.

DIE REKONSTRUKTION
DES DIPLODOCUS

VON

O. ABEL

MIT 3 TAFELN UND 5 TEXTFIGUREN

EINGEREICHT AM 3. JANUAR 1910. — AUSGEGEBEN AM 24. MÄRZ 1910.



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910.

ALLE RECHTE VORBEHALTEN.

I. Die allgemeinen Prinzipien der paläontologischen Rekonstruktion.

Im Gegensatze zum Zoologen liegen dem Paläozoologen die zu untersuchenden Tierleichen in der grössten Mehrzahl der Fälle in einem stark zerstörten Zustande vor. Infolge des der Fossilisation vorausgehenden Verwesungsprozesses sind die Weichteile vernichtet und die Hartteile befinden sich selten in ihrem ursprünglichen Zusammenhang; bei den Kadavern fossiler Wirbeltiere sind die einzelnen Skelettelemente meistens verstreut, eine Erscheinung, die nicht nur auf den Verwesungsprozess, sondern in der Regel auf die Tätigkeit aassfressender Tiere, die Einwirkung der Meeresbrandung oder die Strömung der Flüsse zurückzuführen ist. Nur selten findet man die fossilen Tierleichen in einem Zustande, der ohne weiteres den Zusammenhang der Skeletteile und den Habitus der Tiere erkennen lässt, wie dies bei den Reptilien aus den württembergischen Liasschiefern oder den Tierleichen aus den lithographischen Schiefern Bayerns der Fall ist. Aber auch in diesen Schichten, deren feines Korn sogar die Erhaltung von Haut- und Muskelresten ermöglicht hat, sind die Tierleichen nicht in ihrer ursprünglichen Körporgestalt aufbewahrt, sondern durch den Druck der auflastenden Gesteinsmassen zusammengepresst, so dass selbst bei diesen aussergewöhnlich günstigen Erhaltungsbedingungen das ehemalige Bild des lebenden Tieres nicht unmittelbar aus der Betrachtung seines fossilen Kadavers gewonnen werden kann.

Aus diesen Verhältnissen erwächst naturgemäss für den Paläozoologen eine dem Zoologen fremde Aufgabe, nämlich die Rekonstruktion des fossilen Tieres. Die Untersuchung eines solchen darf niemals mit der morphologischen Bestimmung der Reste abgeschlossen werden, sondern es ist immer wenigstens der Versuch zu unternehmen, die fehlenden Teile auf morphologischer Grundlage zu ergänzen, um auf diese Weise ein möglichst genaues Bild der Gesamtorganisation des Tieres zu gewinnen.

Dass der Erfolg eines derartigen Rekonstruktionsversuches in direktem Verhältnisse zu der Menge der von einem fossilen Tiere bekannten Körperelemente steht, bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung. Ebenso ist es klar, dass die Rekonstruktion bei jenen fossilen Tieren am besten gelingen wird, aus deren Hartteilen sich ein befriedigendes Bild der Gesamtorgani-

sation gewinnen lässt, und dies ist namentlich bei den Echinodermen, Crustaceen und Insekten, in erster Reihe aber bei den Wirbeltieren der Fall.

Bei der Rekonstruktion eines fossilen Vertebraten handelt es sich zunächst um die Rekonstruktion des Skelettes. Wo einzelne Skelettelemente, wie Phalangen, Rippen, Schwanzwirbel usw. unbekannt sind, wird die Form, Zahl und Lage derselben in den meisten Fällen unschwer zu ergänzen sein. Mit diesen Ergänzungen sind wir aber noch weit von dem zu erreichenden Ziele entfernt, das Skelett in natürliche Stellung gebracht zu haben, d. h. in eine Form, die der Haltung, den Bewegungen und überhaupt der ganzen Lebensweise des Tieres entspricht.

Diese letzte Aufgabe bei der Rekonstruktion eines fossilen Tieres ist zweifellos der schwierigste Teil einer derartigen Untersuchung. Die Rekonstruktion wird und muss misslingen, wenn nicht eingehende und sorgfältige Studien über die verwandtschaftlichen Beziehungen zu genauer bekannten Formen, den Mechanismus der einzelnen Skeletteile, den möglichen Bewegungswinkel der Extremitätenabschnitte, die Funktion des Gebisses, vor allem aber Vergleiche mit jenen lebenden Tieren vorangegangen sind, deren Körperbau nicht in morphologischer, sondern in ethologischer Hinsicht in erster Linie zu Vergleichen herausfordert.

Die Ermittlung der Lebensweise eines fossilen Tieres ist unerlässliche Vorbedingung für eine in jeder Hinsicht befriedigende Rekonstruktion seines Skelettes und es ergibt sich daraus, dass der Paläozoologe es als eine seiner wichtigsten Aufgaben betrachten muss, die Lebensweise der lebenden Tiere und deren Anpassungen auf das Sorgfältigste zu studieren, um durch einen Analogieschluss zu einem Urteile über die Lebensweise der fossilen Tiere gelangen zu können.

Erst dann, wenn die Rekonstruktion des fossilen Skelettes in seiner natürlichen Stellung beendet ist, darf an die Frage herangetreten werden, wie wir uns das Aeussere, also das Gesamtbild des betreffenden Tieres vorzustellen haben.

Hierbei können wir in vielen Fällen positive Aufschlüsse über die Muskulatur aus der Anordnung und Grösse der Muskelursprünge und Muskelinsertionen an den Knochen erlangen; die Art der Körperbekleidung, ob nackt, gepanzert oder behaart, wird aus den verwandtschaftlichen Beziehungen zu lebenden Formen und aus der per analogiam ermittelten Lebensweise des fossilen Tieres abgeleitet werden können. Wir durften vermuten, dass die Ichthyosaurier nackt waren und eine Rückenflosse besaßen wie die Delphine, bevor noch aus einigen glücklichen Funden der sichere Nachweis dafür erbracht war.

Das Bestreben, die Fortschritte der Paläozoologie auf dem Gebiete der Rekonstruktion fossiler Formen weiteren Kreisen zu vermitteln, hat schon vor langer Zeit die Entstehung mancher abenteuerlicher Tierdarstellungen in gemeinverständlichen Lehrbüchern, Wandtafeln, Modellen und anderen Anschauungsbefehlen zur Folge gehabt. Viele von diesen Rekonstruktionen sind zwar von Künstlern ausgeführt worden, konnten

aber schon zur Zeit ihrer Entstehung einer wissenschaftlichen Kritik nicht standhalten; sie zeigten entweder sehr deutlich die mangelnde Vertrautheit mit dem morphologischen Bau des Tieres, oder sie litten an den mangelnden Vergleichen mit konvergent angepassten Formen, oder sie suchten überhaupt nur durch phantastische Darstellung das Interesse des Beschauers auf die merkwürdige Welt der untergegangenen Lebewesen zu lenken, ohne auf die Grenzen Rücksicht zu nehmen, die unserer Erfahrung durch die Mangelhaftigkeit der überlieferten paläontologischen Tatsachen gezogen sind. Es ist in hohem Grade lehrreich, zu sehen, welchen Wechsel die Rekonstruktionsbilder der Flugsaurier im Laufe des vorigen Jahrhunderts durchlaufen haben. Wenn Johannes Wagler¹⁾ 1830 einen *Pterodactylus* oder „Armgreif“, wie er ihn nannte, als Schwimmtier darstellte, und Thomas Hawkins²⁾ noch im Jahre 1840 mehrere Exemplare desselben Tieres zwar schon mit dem Vogelhabitus, aber doch noch eines aus dem Wasser steigend, und die anderen an der Meeresküste um einen *Ichthyosaurus*-Kadaver sitzend zur Darstellung brachte, so ist dies ein Beweis dafür, dass zu dieser Zeit das Verständnis für die Gesetze der Anpassung an den Flug noch nicht sehr ausgebildet war, und dass erst mit fortschreitender Entwicklung der vergleichend-ethologischen Methode unsere Vorstellungen über die Lebensweise der Flugsaurier eine sichere Grundlage erhielten.

Unzweifelhaft hat die wissenschaftliche Rekonstruktion fossiler Tiere in den letzten Jahrzehnten sehr grosse Fortschritte gemacht. Dieser Fortschritt ist teils durch das rasche Anwachsen des paläontologischen Materials, teils durch die Vertiefung der morphologischen und ethologischen Methoden erreicht worden. Gleichwohl hat das Bestreben, in Museen dem grossen Publikum die rekonstruierten Skelette in möglichster Vollständigkeit vor Augen zu führen, gewisse Unaufrichtigkeiten und Unzukömmlichkeiten gezeitigt, denen entschieden entgegengetreten werden muss, wenn nicht das Ansehen der paläontologischen Rekonstruktionsmethode eine Schwächung erleiden soll.

In erster Linie verstehe ich unter diesen Unaufrichtigkeiten bei der Rekonstruktion eines fossilen Skelettes in einem Museum die Kombination der Reste verschiedener Individuen, oft von sehr verschiedenem Alter, zu einem einzigen Skelette ohne ausdrückliche Angabe dieses Vorganges. In den meisten Museen stehen Skelette des eiszeitlichen Riesenhirsches aus den irischen Torfmooren, die fast immer aus einer grossen Zahl verschiedener Individuen kombiniert sind, ohne dass dies auf einer erklärenden Tafel ausdrücklich angegeben wäre. Einem aufmerksamen Beobachter wird freilich nicht entgehen, dass die Knochen der beiden Körperhälften oft sehr

1) Johannes Wagler, *Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Klassifikation der Säugetiere und Vögel*. München, Stuttgart und Tübingen, 1830, p. 61—73 (*Ornithocephalus longirostris*, „Armgreif“, Taf. 1, Fig. 2).

2) Thomas Hawkins, *The Book of the Great Sea-Dragons*, London 1840. Fol. Titelbild.

bedeutende Grössendifferenzen aufweisen und dass auch die Elemente der einzelnen Extremitäten in ihren Verhältnissen meist nicht genau übereinstimmen.

Noch schlimmer aber wird die Sachlage, wenn einzelne fehlende Knochenteile durch Gips oder eine andere Masse ergänzt und dann mit der Farbe der erhaltenen Knochenpartien überstrichen werden, ohne dass die Grenzen zwischen den erhaltenen Knochenteilen und den ergänzten Partien sichtbar bleiben. Ein solcher Vorgang ist keine Rekonstruktion mehr, sondern muss geradezu als Fälschung bezeichnet werden, wenn nicht auf dem Objekte selbst, ferner in einer beigelegten Erklärung und Zeichnung das genaue Ausmass aller Ergänzungen für jedermann leicht ersichtlich gemacht ist. Ebenso ist auch zu verurteilen, dass in einzelnen Museen und wissenschaftlichen Instituten einzelne Skeletteile kleinerer Individuen in grösseren Dimensionen modelliert und grösseren Individuen angefügt werden, ohne dass die ergänzten Partien z. B. durch andere Färbung sofort von den vorhandenen echten Skelettelementen unterschieden werden können.

Ich habe mich schon vor einigen Jahren gelegentlich einer Kontroverse mit meinem Kollegen von Arthaber über die Rekonstruktion des *Thalattosuchiers Metriorhynchus*¹⁾ in diesem Sinne geäussert; neuerlich hat auch O. P. Hay²⁾ diesen in letzter Zeit häufig geübten Vorgang einer Kritik unterzogen. Eine sehr rühmliche Ausnahme bilden z. B. die in gewissenhaftester Weise unter der Leitung von L. Dollo aufgestellten und rekonstruierten Skelette der fossilen belgischen Vertebraten im Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique in Brüssel, wobei die Kombination der Reste mehrerer Individuen zu einem einzigen überhaupt streng vermieden worden ist.

In jenen Fällen, wo die Zugehörigkeit mehrerer Individuen zu einer Art ausser Frage steht, ist die Kombination dieser Reste bei gleicher Grösse zu einem rekonstruierten Skelett zweifellos statthaft, wenn diese Kombination auf einer beigelegten Erklärungstafel ausdrücklich angegeben ist. Diese Grundsätze haben auch bei einer Rekonstruktion des *Diplodocus* Anwendung zu finden, die seit 1905 durch munifizente Spenden des Herrn A. Carnegie in einzelne grosse Museen Europas (London, Paris, Berlin, Wien, Bologna) gelangt ist und den weitesten Kreisen der Bevölkerung eine ausgezeichnete Vorstellung von dem Skelettbau und den gewaltigen Dimensionen der fossilen Sauropoden vermittelt. Eine genaue Ueberprüfung des in Wien aufgestellten rekonstruierten Abgusses hat mich jedoch bezüg-

1) O. Abel, Der Anpassungstypus von *Metriorhynchus*. Centralbl. f. Mineral., Geol. u. Paläontol., 1907, No. 8, p. 234.

2) O. P. Hay, On the Restorations of Skeletons of Fossil Vertebrates. Science, N. S. Vol. XXX, No. 759, p. 93—95, July 16, 1909. — „It seems incontestable that the public has a right to know on what materials all reconstructions, as well as all conclusions have been based The plain indication of the restored parts of fossil animals is likewise a matter of common honesty.“

lich einzelner Punkte zu Anschauungen geführt, die von jenen des hervorragendsten Bearbeiters dieses Dinosauriers, J. B. Hatcher, abweichen, und ich will es versuchen, im folgenden die Gründe für diese Auffassung eingehend darzulegen.

II. Uebersicht der in den *Atlantosaurus* Beds gefundenen Dinosauriergattungen.

Ordo: Dinosauria.

I. Subordo: Saurischia¹⁾.

Familie: Coeluridae.

Coelurus Marsh.

? *Tichosteus* Cope (grosse platycöle Wirbel).

Familie: Sauropoda.

1. Unterfamilie: Cetiosauridae.

Haplocanthosaurus Hatcher.

Brachiosaurus Riggs.

2. Unterfamilie: Morosauridae.

Morosaurus Marsh.

Camarosaurus Cope.

Pleurocoelus Marsh.

3. Unterfamilie: Diplodocidae.

Diplodocus Marsh.

4. Unterfamilie: Atlantosauridae.

Atlantosaurus Marsh.

Brontosaurus Marsh (= *Apatosaurus* Marsh).

Sauropoda incertae sedis:

Barosaurus Marsh.

Caulodon Cope.

Epanterias Cope.

Symphysosaurus Cope p. p.

Familie: Megalosauridae.

Allosaurus Marsh.

Creosaurus Marsh.

Antrodemus Leidy.

Labrosaurus Marsh.

Familie: Ceratosauridae.

Ceratosaurus Marsh.

1) Nach F. von Huene, Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier. Centralbl. f. Mineral., Geol. u. Paläontol., 1909, No. 1, p. 12. (Die wichtigsten Gattungen sind gesperrt gedruckt.)

Familie: Compsognathidae.

Ornitholestes Osborn.

? *Symphysosaurus* Cope p. p. (ein kleiner Wirbel).

II. Subordo: Ornithischia.

A. Ornithopoda.

Familie: Nanosauridae.

Laosaurus Marsh.

Dryosaurus Marsh.

Familie: Camptosauridae.

Camptosaurus Marsh (ausserdem aus dem englischen Wealden und der oberen Kreide Ungarns bekannt).

B. Orthopoda.

Familie: Omosauridae.

Diracodon Marsh.

? *Priconodon* Marsh.

Familie: Stegosauridae.

Stegosaurus Marsh (auch im Malm von England).

Ornithischia incertae sedis:

Apatodon Marsh.

Brachyrhophus Marsh.

Macclognathus Marsh.

III. Die Fundorte der Reste des *Diplodocus*.

Alle bisher bekannten Reste der von O. C. Marsh¹⁾ 1878 aufgestellten Sauropodengattung *Diplodocus* stammen aus den *Atlantosaurus* Beds der Vereinigten Staaten Nordamerikas. Es sind dies dieselben Schichten, welche Scott Como Beds, Cross Morrison Beds und Jenney Beulah Shales nannte. J. B. Hatcher²⁾ gab 1903 eine übersichtliche Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten über das Alter dieser Ablagerungen und kam nach sorgfältiger Abwägung der einzelnen Gründe für jurassisches oder cretacisches Alter zu dem Ergebnisse, „that the dinosaurian fauna of the *Atlantosaurus* Beds, as we now know it is unmistakably Jurassic in type, but that these beds may in their uppermost members represent

1) O. C. Marsh, Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs, Part I. Amer. Journal of Science and Arts (3), XVI, 1878, p. 413—416.

2) J. B. Hatcher, Osteology of *Haplocanthosaurus*, with Description of a New Species, and Remarks on the probable Habits of the Sauropoda and the Age and Origin of the *Atlantosaurus* Beds. Memoirs Carnegie Museum, Vol. II, Pittsburgh, Nov. 1903, p. 68—72.

a portion at least of the lower Cretaceous“¹⁾. N. H. Darton²⁾ stellt in seinen beiden grossen geologischen Monographien der Central Great Plains und der Bighorn Mountains die ganzen Morrison Beds (= *Atlantosaurus* Beds) zur Kreideformation. In der Monographie über die Central Great Plains macht Darton sehr eingehende Angaben über die Verbreitung und die Aufschlüsse dieser Schichten, welche in nord-südlicher Richtung von Billings in Süd-Montana bis Neu-Mexiko reichen und an zahlreichen Stellen am Rande der Bighorn Mountains in Nordost-Wyoming, der Black Hills in Süd-Dakota, im Hartville-Distrikt in Laramie, sowie in einem langen Streifen an der Ostseite der Rocky Mountains (Laramie Range) in Südost-Wyoming und Ost-Colorado zutage treten.

Seit dem ersten Dinosaurierfund von O. C. Marsh in den *Atlantosaurus* Beds beim Lake Como in Wyoming im Jahre 1868³⁾ (ein unvollständiger *Morosaurus*-Wirbel) ist eine ungeheuere Zahl von verschiedenen Dinosaurierresten in diesem Gebiete entdeckt worden. Die wichtigsten Fundstätten liegen bei Morrison, Colo. (zuerst von Prof. A. Lakes und Capt. H. C. Beckwith, U. S. N., 1877 entdeckt), bei Canyon City, Colo. (zuerst von M. P. Felch 1878 entdeckt), bei Piedmont an der Ostseite der Black Hills in Süd-Dakota (zuerst von O. C. Marsh entdeckt), Billings in Süd-Montana, am Green River, Utah, Grand River in West-Colorado, bei den spanischen Minen in Ost-Wyoming, am Sheep Creek (Albany County) in Süd-Wyoming und am Red Fork, einem Nebenfluss des Powder River am Südostrande der Bighorn Mountains in Wyoming. Zu den berühmtesten Fundorten gehören die von O. C. Marsh und E. D. Cope betriebenen Steinbrüche [„Marsh quarry“⁴⁾ und „Cope quarry“] bei Canyon City; der von M. P. Felch für Prof. O. C. Marsh ausgebeutete „Marsh quarry“ (Westseite des Oil Creek [Four Mile Creek], Eingang zum Garden Park, 9–10 engl. Meilen O bei N von Canyon City, Colo.) ist die Fundstätte der

1) In den *Atlantosaurus* Beds wurde von O. C. Marsh ein freilich sehr dürftiger Vogelrest entdeckt; dieser ist sonach von gleichem geologischen Alter wie *Archaeopteryx*. Marsh nannte diesen Vogel *Laopteryx priscus*. — O. C. Marsh, *Discovery of a fossil Bird in the Jurassic of Wyoming*. Amer. Journ. of Science (3), XXI, p. 341–342.

2) N. H. Darton, *Preliminary Report on the Geology and Underground Water Resources of the Central Great Plains*. U. S. Geol. Survey, Professional Paper No. 32, Washington 1905. — *Geology of the Bighorn Mountains*. Ibid., Professional Paper No. 51, Washington 1906.

3) O. C. Marsh, *The Dinosaurs of North America*. XVI. Annual Report of the U. S. Geol. Survey, Washington 1896, p. 164.

4) „The ‚quarry‘ at Canyon city, where Marsh secured the remains of various specimens of the Dinosauria, is commonly known as a ‚general quarry‘, as from it have been obtained the remains of a large number of individuals representing several genera and species in a disarticulated and scattered condition, so intermingled that, unless a skeleton has become isolated or is still articulated, the several elements composing it can not be reassembled with the absolute assurance that they pertain to a single individual.“ Ch. W. Gilmore, *The Type of the Jurassic Reptile Morosaurus agilis redescribed, with a Note on Camposaurus*. Proceed. U. S. Nat. Mus., XXXII, No. 1519, p. 152–153, Washington 1907.

von W. H. Utterback für das Carnegie-Museum in Pittsburgh vor wenigen Jahren ausgegrabenen Skelette von *Haplocanthosaurus priscus* und *H. Utterbacki*. Eine eingehende Beschreibung dieser Fundstellen bei Canyon City hat J. B. Hatcher 1903 gegeben¹⁾.

Zu besonderer Berühmtheit ist in den letzten Jahren der sogenannte „Quarry D“ am Sheep Creek (Albany County, Wyoming) gelangt, in welchem Dr. J. L. Wortman²⁾ auf seiner Expedition im Jahre 1899 das erste ziemlich vollständige Skelett von *Diplodocus Carnegiei* Hatcher (No. 84) fand; im Jahre 1900 wurden bei Erweiterung desselben Steinbruches durch O. A. Peterson und seine Assistenten die Reste zweier Individuen (No. 94), ein Schädel und zahlreiche Skelettreste von *Stegosaurus*, ein grosser Teil eines *Brontosaurus*-Skelettes sowie Reste von *Morosaurus* blossgelegt. Ein wichtiger Fund, bestehend aus dem hinteren Teile des Schwanzes von *Diplodocus* (No. 307), wurde von W. H. Utterback 1903 am Red Fork, einem Nebenfluss des Powder River, in den Bighorn Mountains gemacht.

Eine sehr wichtige Ergänzung dieser Funde bildet das im Jahre 1898 von Walter Granger am Little Medicine Bow River in Wyoming entdeckte und bis auf ein Drittel vollständige Skelett eines *Brontosaurus*, dessen fehlende Teile nach Funden bei den Como Bluffs, Wyo. und im „Bone Cabin Quarry“, Wyo. ergänzt wurden. Das Skelett wurde unter der Leitung von W. D. Matthew und W. Granger vom Präparator A. Hermann montiert und ist seit dem 10. Februar 1903 im Amer. Mus. of Nat. Hist. in New York aufgestellt³⁾ (Taf. II).

Ein ziemlich vollständiges Skelett eines *Diplodocus longus* wurde 1897 im „Bone Cabin Quarry“ bei „Medicine Bow“ (ungefähr 12 Meilen nördlich von der Union Pacific Railroad) in Central Wyoming entdeckt und 1899 ausgegraben. Herr Morris K. Jesup, Präsident des American Museum of Natural History in New York, machte diesen wertvollen Fund dem Senckenbergischen Museum in Frankfurt a. M. zum Geschenk⁴⁾.

1) J. B. Hatcher, Osteology of *Haplocanthosaurus*, l. c. p. 59—67.

2) J. B. Hatcher, *Diplodocus* (Marsh): Its Osteology, Taxonomy, and probable Habits, with a Restoration of the Skeleton. Memoirs Carnegie Museum, I, No. 1, Pittsburgh, July 1901, p. 1—63, pl. 1—13.

3) W. D. Matthew, The Mounted Skeleton of *Brontosaurus* in the American Museum of Natural History. Amer. Museum Journal, V, No. 2, New York, April 1905, Guide Leaflet No. 18.

4) Festschrift zur Erinnerung an die Eröffnung des neuerbauten Museums der Senckenbergischen Naturforsch. Ges. zu Frankfurt a. M. am 13. Oktober 1907. Frankfurt a. M. 1907, p. 50, Taf. II.

IV. Die Grundlagen für die Rekonstruktion des *Diplodocus Carnegiei*.

In weiteren Kreisen ist in der letzten Zeit vielfach die Meinung verbreitet worden, dass die Abgüsse der Rekonstruktion von *Diplodocus Carnegiei*, die in den Museen von London, Paris, Berlin, Wien und Bologna aufgestellt sind, von einem einzigen Individuum herrühren. Dies ist unrichtig, wie sich aus den Originalabhandlungen von J. B. Hatcher und W. J. Holland nachweisen lässt.

I. Die Grundlage der Rekonstruktion des Skelettes von *Diplodocus Carnegiei* bildet das von Dr. J. L. Wortman 1899 entdeckte Skelett No. 84 aus dem Steinbruche am Sheep Creek (Quarry D). Diese Type umfasst folgende Bestandteile des Skeletts:

- 1) Das rechte Femur.
- 2) Das Becken (ohne das linke Ilium).
- 3) Die rechte Scapula + Coracoid.
- 4) Zwei Sternalplatten.
- 5) 18 Rippen und 1 „Clavicula“.
- 6) 41 Wirbel (14 Cervicales, 11 Dorsales, 4 Sacrales, 12 Caudales).

Die einzelnen Teile des Skelettes befanden sich keineswegs in ungestörter Lage, sondern waren, wie aus der von J. B. Hatcher veröffentlichten Skizze der Fundstelle und der (allerdings erst später angefertigten) Darstellung der Lage aller Knochen hervorgeht, aus ihrem Zusammenhange gerissen und zum Teile verstreut. Im Jahre 1900 erklärte J. B. Hatcher in der „Science“, dass eine oder mehr Unterbrechungen in der Wirbelreihe vorhanden seien und dass ein oder mehr Wirbel fehlen dürften. Diese Auffassung hielt Hatcher jedoch in seiner Monographie über *Diplodocus Carnegiei* nicht mehr aufrecht und erklärte die Serie der Rückenwirbel für ein geschlossenes Ganzes ohne fehlende Zwischenwirbel.

Aus den von Hatcher zitierten Angaben¹⁾ des Herrn A. S. Coggeshall lagen vor dem Sacrum, mit welchem der letzte Rückenwirbel verschmolzen ist, die letzten 7 Rückenwirbel in geschlossener Reihe; dann folgte eine Unterbrechung, „the eighth and ninth presacrals were interlocked, but shifted somewhat from their natural position, and stood on end, the ninth lying on top of the eighth. The tenth and eleventh were also interlocked. The twelfth presacral or last (fifteenth) cervical was considerably removed from the succeeding dorsals and less so from the preceding cervicals.“ Die übrigen erhaltenen Halswirbel (14 bis 2) lagen in rechtem Winkel zur Rückenwirbelreihe abgebogen.

Dabei ist zu bemerken, dass der 11. Halswirbel den benachbarten Wirbeln so unähnlich ist, dass Hatcher an zwei Stellen seiner Monographie über ihn sagt, dass er, vereinzelt gefunden, unbedingt zu einer anderen

1) J. B. Hatcher, *Diplodocus*, l. c., p. 10–11.

Gattung als *Diplodocus* hätte gestellt werden müssen. Nur die Versicherungen des Präparators Coggeshall haben Hatcher bewogen, diesen fraglichen Wirbel der Halswirbelserie einzureihen. An einer anderen Stelle betont Hatcher, dass „unfortunately no diagram of the quarry was made, at the time of exhuming the remains, showing the relative position of each of the several vertebrae and other bones as they lay imbedded in the rock“. Erst im Frühling 1900 wurde von Herrn W. H. Reed eine Skizze der Fundstätte der Knochen an Ort und Stelle angefertigt, die von den Herren A. S. Coggeshall und J. L. Wortman für richtig erklärt wurde.

Während ein Teil des Skelettes No. 84 wenig zerstört und verschoben war, lag die Scapula parallel zur Halswirbelreihe, das linke Pubis beim 10. Caudalwirbel, die beiden Ischia nebeneinander, vermischt mit den Rippen aus der Mittelregion des Thorax und unweit der beiden Sternalplatten.

II. Die Cotype des *Diplodocus Carnegiei* bildet das an gleicher Stelle 1900 gefundene Skelett, das etwas kleiner war als No. 84. Es wurde von Herrn O. A. Peterson und seinen Assistenten ausgegraben. Diese Cotype besteht aus folgenden Skelettelementen:

- 1) Das linke Femur.
- 2) Die rechte Tibia, Fibula und Fuss.
- 3) Das Becken.
- 4) Beide Scapulae + Coracoidea.
- 5) Eine Sternalplatte.
- 6) Einige Hämapophysen.
- 7) Rippenfragmente.
- 8) 47 Wirbel (9 Cervicales, 8 Dorsales, 20 Caudales und 11 andere Wirbel ohne nähere Bestimmung durch Hatcher [1901]).

Ausserdem fand sich bei diesem Skelett ein zweites Paar Ischia, woraus hervorgeht, dass sich diese Reste auf zwei Individuen verteilen. Ob dieses zweite Paar Ischia in der Grösse wesentlich vom ersten Paar der Skelettreste No. 94 differiert, geht aus der Abhandlung Hachers nicht hervor.

III. Ein viertes Individuum, „one more or less imperfect skeleton“ (W. J. Holland, 1906), gefunden von W. H. Utterback 1903 am Red Fork in der Nähe des Powder River, Ostabhang der Bighorn Mountains, Wyoming. Dieses Exemplar ist nach Holland viel kleiner als No. 94 und somit noch kleiner als No. 84 und trägt die Nummer 307.

Die wichtigsten Bestandteile dieses Fundes bestehen im fast vollständigen Schwanzende. Erhalten sind die Caudalwirbel No. 32, ferner die geschlossene Reihe vom 37. bis 43. Caudalwirbel.

IV. Ein fünftes Individuum, dessen Fundort von Hatcher und Holland nicht angegeben wird, umfasste nach Hatcher „the greater portion of a skeleton“ (ohne genauere Angaben) und erhielt die Nummer 662.

Genauer beschrieben erscheinen:

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

Nach W. J. Holland (1906) lagen zur Zeit der Abfassung seiner Abhandlung ausser den von Hatcher untersuchten Exemplaren No. 84 und No. 94 „two more or less imperfect skeletons“ vor, No. 307 und 662. Da No. 94 zwei Individuen umfasst, so waren zur Zeit der Montierung und Aufstellung der in Gips ausgeführten Rekonstruktion im Britischen 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. Ebenso ist der Humerus von *D. Carnegiei* bis jetzt noch nicht beschrieben. Die fehlenden Rippen und Hämapophysen spielen bei einer Rekonstruktion keine wesentliche Rolle.

Der Schwanz ist also in folgender Weise kombiniert:

Kaudalwirbel	Exemplar
No. 1—12:	No. 84
„ 13—31:	„ 94
	(19 Wirbel, die dem Exemplar von <i>Diplodocus longus</i> im Am. Mus. of Nat. Hist. in New York entsprechen)
„ 32:	No. 307
„ 33—36:	„ 94
„ 37—73:	„ 307

Da No. 84 am grössten, No. 94 kleiner und No. 307 noch kleiner ist, wie Hatcher und Holland ausdrücklich angeben, so können die aneinander gereihten 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 verschieden grossen Tieren entstammen. Dies zeigt folgender Vergleich:

	<i>Diplodocus Carnegiei</i>		<i>Diplodocus longus</i>
	No. 84	No. 94	(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 k. k. naturhistorischen Hofmuseum 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 ebensowohl wie des grossen Publikums unvermeidlich ist.

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

Im U. S. N. Museum in Washington befindet sich ein halber Schädel von *Diplodocus longus* Marsh [Specimen No. 1922, U. S. N. Mus. No. 2673 (nach Holland), No. 2672 (nach Hay)].

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 also in dieser Weise der Vorderteil des Schädels von *Diplodocus longus* mit dem Hinterhaupt von *Diplodocus Carnegiei* kombiniert worden.

Der Atlas von *Diplodocus Carnegiei* ist unbekannt und daher ein Abguss des Atlas von *Diplodocus longus* zur Rekonstruktion verwendet worden.

Die Hand von *Diplodocus Carnegiei* ist unbekannt und wurde von Hatcher nach der Hand von *Morosaurus* rekonstruiert; seither ist eine ziemlich gut erhaltene Hand bei einem Skelette des *Diplodocus longus* im „Bone Cabin Quarry“ (Zentral-Wyoming) gefunden worden, bei der nur eine Krallen und zwei Phalangen fehlen.

Eine wesentliche Ergänzung unserer Kenntnisse vom Skelettbaue des *Diplodocus Carnegiei* bilden die als *Diplodocus longus* von Marsh und später von Osborn beschriebenen Reste.

Der grössere Teil eines Skelettes von *Diplodocus longus* aus dem „Bone Cabin Quarry“ bei Medicine Bow im südlichen Zentral-Wyoming (gefunden 1897, ausgegraben von einer Expedition des American Museum of Natural History 1899) gelangte als Geschenk des Direktors Morris K. Jesup an die Senckenbergische Gesellschaft zu Frankfurt am Main und bildet seit dem 13. Oktober 1907 eine der hervorragendsten Zierden des neuerbauten Museums dieser Gesellschaft. Eine sehr gute Abbildung des rekonstruierten Skelettes befindet sich in der Festschrift zur Erinnerung an die Eröffnungsfeier dieses Museums. Es ist derart aufgestellt, dass die Originalteile des Skelettes an ihrer entsprechenden Stelle an einer Wand montiert sind, während die fehlenden Skeletteile zwischen den vorhandenen an die Wand gemalt sind. Diese Art der Montierung ist durchaus nachahmungswert, da der Laie bei der Betrachtung des Skelettes sofort einen Ueberblick über die tatsächlich vorhandenen und die ergänzten Partien gewinnen kann.

Nach den mir von Dr. Fr. Drevermann in Frankfurt a. M. freundlichst erteilten Aufklärungen gehören die meisten Reste, die in Frankfurt zu einem Skelette vereinigt worden sind, zu einem Individuum, und zwar sind dies folgende Knochen (nach der Mitteilung von H. F. Osborn):

10 Rückenwirbel, die anschliessenden 5 Halswirbel und 8 Schwanzwirbel (nicht die hinteren Teile des Schwanzes), weiter die Rippen (die 2., 4. und 6. Rippe ergänzt) und „some of the limb bones“. Dieses Individuum wurde auf der Seite liegend gefunden, und zwar in ausgestreckter Lage „with the bones mostly articulated together and in position“.

Der Rest der Knochen (24 Schwanzwirbel, Schädelrest u. a.) ist am gleichen Fundorte entdeckt worden und Osborn hält es für möglich, „dass ein Teil davon dem gleichen Individuum angehört“. (Briefliche Mitteilung von Dr. Fr. Drevermann vom 27. November 1909.) Die fehlenden Teile sind nach den *Diplodocus*-Resten des Amer. Mus. of Nat. Hist. und des Museums in Pittsburg ergänzt.

Im ganzen liegen beim Frankfurter Exemplar folgende Originalknochen vor:

5 Halswirbel, 10 Brustwirbel, 8 + 24 Schwanzwirbel, die Mehrzahl der Rippen (mit Ausnahme der 2., 4. und 6.), Schultergürtel und Beckengürtel, Vorder- und Hinterextremitäten (ergänzt sind die rechte Hand, sowie Teile des linken Fusses und wenige Einzelteile). Der Schädel ist der Abguss eines Modells.

Unter den im American Museum of Natural History in New York aufbewahrten Resten des *Diplodocus* befindet sich ein ausgezeichnet erhaltenes Skelett der rechten Hand. Mein hochverehrter Freund Prof. H. F. Osborn hat die grosse Liebenswürdigkeit gehabt, mir auf meine Bitte drei Photographien dieser Hand zu übersenden, welche in Fig. 3—5 der vorliegenden Mitteilung abgebildet sind.

V. Die bisherigen Rekonstruktionen des *Diplodocus*.

Die Skelettreste, welche O. C. Marsh zur Zeit der Abfassung seiner Monographie über „The Dinosaurs of North America“ im Jahre 1896 vorlagen, waren zu dürftig, um aus ihnen ein Bild des Gesamtskelettes von *Diplodocus longus* rekonstruieren zu können. O. C. Marsh beschränkte sich daher auf die Wiedergabe der Rekonstruktion des Schädels, die er schon im Jahre 1884 ausgeführt hatte.

Im Jahre 1899 veröffentlichte H. F. Osborn eine Rekonstruktion der Sacralregion, des Beckens und vorderen Schwanzabschnittes. Erst durch die Funde in den Jahren 1899 und 1900 am Sheep Creek gelangten so viele Skeletteile des *Diplodocus* zu unserer Kenntnis, dass J. B. Hatcher im Jahre 1901 den ersten Versuch einer Rekonstruktion des Gesamtskelettes wagen konnte. Diese Rekonstruktion modifizierte Hatcher im Jahre 1903 hinsichtlich der Vorderextremität. Weitere Funde am Red Fork in den Bighorn Mountains erweiterten unsere Kenntnisse bezüglich des Schwanzendes, so dass W. J. Holland diese Partie der Hatcher'schen Rekonstruktion berichtigen und ergänzen konnte. Eine weitere Aenderung führte W. J. Holland in der Schädelregion durch, indem er den Schädel gegen

die Halswirbelachse abgebogen darstellte, während Hatcher die Schädelachse in der Rekonstruktion des *Diplodocus Carnegiei* mit der Achse der Halswirbelreihe zusammenfallen liess (Fig. 1).

In allen diesen Rekonstruktionen erscheint *Diplodocus* als ein tetrapoder Dinosaurier dargestellt, der seinen langen Schwanz am Boden nachschleifte und dessen Körper auf hochgestellten und proboscidierartig gelenkenden Beinen ruhte. Der Hals erscheint in diesen Rekonstruktionen gegen den Thorax nicht abgeknickt, sondern in ähnlicher Weise vorgestreckt, wie dies schon O. C. Marsh für *Brontosaurus* und die sauropoden Dinosaurier überhaupt annahm. Der Hinterfuss war, wie Hatcher überzeugend nachwies, digitigrad; da die Hand damals noch unbekannt war, liess sich naturgemäss auf die Fingerstellung nur ein Analogieschluss ziehen, und zwar war Hatcher zuerst der Ansicht, dass die Hand stark digitigrad war; später änderte er seine Meinung dahin ab, dass er die Hand als fast plantigrad auffasste.

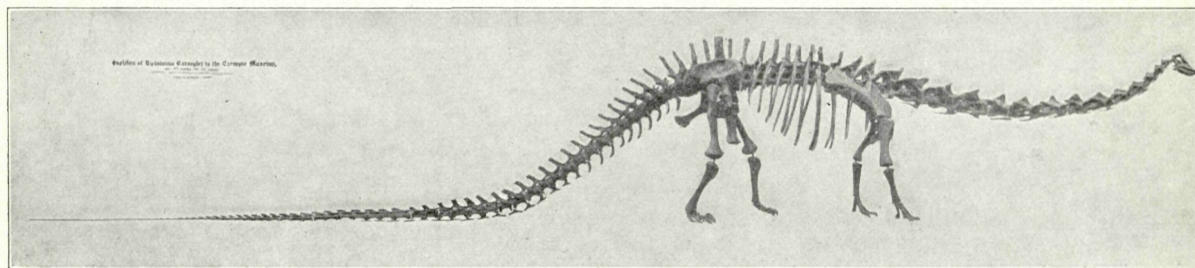


Fig. 1. Rekonstruktion des Skelettes von *Diplodocus Carnegiei* Hatcher nach J. B. Hatcher (1901 und 1903), modifiziert von W. J. Holland (Schwanzende, Hand und Schädelstellung, 1906).

Eine andere Auffassung über die Beinstellung und Körperhaltung des *Diplodocus* brachte Ch. W. Knight in einer 1907 veröffentlichten Rekonstruktion zum Ausdruck, in welcher *Diplodocus* auf den Hinterbeinen stehend dargestellt ist wie ein bipeder ornithopoder Dinosaurier und im Begriffe steht, Blätter von der Spitze eines Cycadeenstammes zu verzehren.

Im Oktober 1908 veröffentlichte O. P. Hay eine Mitteilung „On the Habits and the Pose of the Sauropodous Dinosaurs, especially of *Diplodocus*“ und suchte in derselben den Nachweis zu erbringen, dass *Diplodocus* keine proboscidierartige Beinstellung besass, sondern, wie früher H. F. Osborn im Jahre 1905 vermutet hatte, eine Körperhaltung und Beinstellung wie ein Alligator besessen haben müsse.

Die Argumente, welche O. P. Hay für seine Auffassung ins Treffen führte, sind folgende.

Nach O. P. Hay spricht die Struktur des Sauropodenfusses dafür, dass die Zehen statt nach vorne etwas auswärts gerichtet waren und dass die früheren Rekonstruktionen in diesem Punkte unrichtig seien. Dafür spricht nach Hay namentlich die starke Entwicklung der inneren Zehen

im Gegensatz zu den äusseren. Mit Rücksicht auf die Stellung des Radius unmittelbar vor der Ulna, wie sie Hatcher nachgewiesen hatte, ist es nach Hay wahrscheinlich, dass die Hand viel mehr nach aussen gedreht war, als dies Hatcher in seiner Rekonstruktion vom Jahre 1903 angenommen hatte.

Hay macht namentlich das zweifellos sehr grosse Körpergewicht als Grund dafür geltend, dass die Sauropoden nicht wie die Proboscider mit hochgestellten Beinen gehen konnten und berechnet den Druck auf eine Fussfährte von *Brontosaurus* bei einem gering veranschlagten Gesamtgewicht von 20 Tonnen auf 1100 Pfund für einen Square foot (ungefähr = 929 cm²). Wenn übrigens Hay meint, dass „each footprint was thought to be a square yard in extent“, so ist diese Schätzung zweifellos viel zu hoch gegriffen.

Am 16. Dezember 1908 hielt ich in der Sektion für Paläozoologie der k. k. zool.-bot. Gesellschaft in Wien einen Vortrag über „Neuere Anschauungen über den Bau und die Lebensweise der Dinosaurier“ und trat den Anschauungen Hays über die Körperhaltung und Beinstellung der sauropoden Dinosaurier entgegen. Ich habe bei dieser Gelegenheit folgendes ausgeführt¹⁾:

„Da die Gelenkenden der grossen Extremitätenknochen der Sauropoden mit Knorpelscheiben überzogen waren, lässt sich auf diesem Wege die Auffassung Hays nicht widerlegen, wohl aber durch die Verhältnisse der Gelenkflächen der Metapodien sowie durch die Gesamtform von Hand und Fuss.

„Wenn wir die oberen Gelenkflächen der Metacarpalia von *Brontosaurus* betrachten, so sehen wir, dass dieselben derart angeordnet sind, dass die durch ihre Mittelpunkte gelegte Verbindungslinie einen nach vorne stark konvexen Bogen bildet; mit anderen Worten, die Metacarpalia liegen nicht in einer Ebene wie bei einem plantigraden Tier, sondern sind derart verschoben, daß die mittleren (II und III) stark nach vorne gedrückt sind, während die seitlichen (das grosse Metacarpale I einerseits und die kleineren IV und V anderseits) nach hinten verschoben sind.

„Mit vollem Rechte hebt J. B. Hatcher hervor, dass die Form der Gelenkflächen der Metapodien in Hand und Fuss beweist, dass *Brontosaurus* nicht plantigrad, sondern digitigrad war. Vor allem wird dieser Nachweis durch die Reduktion der Phalangen gestützt, welche an den äusseren Fingern stärker ist als an den inneren. Hatcher hat ferner klargelegt, dass Hand und Fuss von *Brontosaurus* entaxonisch und nicht mesaxonisch waren. Für die Digitigradie von *Brontosaurus* spricht aber vor allem die Krümmung der Vorderseite der Mittelhand.

„Dass auch *Diplodocus* und *Morosaurus* nicht plantigrad, sondern digitigrad waren, hat Hatcher gleichfalls überzeugend nachgewiesen. Die Gliedmassenform dieser Sauropoden muss in hohem Grade elefantenähnlich

1) Verhandl. d. k. k. zool.-botan. Gesellsch. in Wien, Bd. LIX, Heft 5, p. (117)–(123).

gewesen sein und wir müssen für diese wie für die meisten grossen digitigraden Dinosaurier das Vorhandensein eines Fusssohlenballens annehmen, wie bei digitigraden Elefanten, eine Annahme, die durch die von L. Dollo veröffentlichten Fährtenbilder von *Iguanodon* eine Bestätigung findet.

„Gegen die Annahme Hays von der krokodilartigen Gliedmassenstellung der Sauropoden sprechen also namentlich folgende Gründe:

- 1) Die Form der Metapodien im allgemeinen.
- 2) Die Stellung der Metapodien in Bogenform unter dem Carpus.
- 3) Die Reduktion der Aussenfinger und Aussenzehen bei *Brontosaurus*.
- 4) Die Reduktion der Phalangen in Finger I und V bis auf die Grundphalange bei *Morosaurus*.

5) Die auf die Vorderseite der Metatarsalien verschobenen distalen Gelenkflächen von *Morosaurus* (nach Gilmore, l. c., 1907).

„Es geht daraus hervor, dass die auf den morphologischen Merkmalen von Carpus und Tarsus der Sauropoden beruhenden Anschauungen von der aufrechten Stellung der Gliedmassen und der freien Haltung des Körpers über dem Boden richtig sind und dass es nicht möglich ist, für diese Dinosaurier eine krokodilartige Körperhaltung und Fortbewegung anzunehmen“.

Ich freue mich, zu diesen Ausführungen die Zustimmung des ausgezeichneten amerikanischen Paläozoologen, Dr. W. D. Matthew, Associate Curator of Vertebrate Palaeontology, Am. Mus. of Nat. History, erhalten zu haben, wie aus folgendem Schreiben hervorgeht:

New York, July 8, 1909.

Prof. Dr. O. Abel

Dear Sir,

„..... I have taken especial interest in your discussion of the pose and habits of the Sauropoda, a subject to which I gave some study five years ago in connection with the mounting of our *Brontosaurus* skeleton. Mr. Granger and I made at that time a rather careful comparison of the muscular anatomy of various living reptilia with that of the Sauropoda, as far as it could be worked out from the indications on the bones. The evidence we got together has not been published, although our conclusions are in part summarized in our guide-leaflet on the *Brontosaurus*, of which I forward to you a copy. Dr. Hay is apparently unacquainted with this paper, and has attributed to Mr. Gidley and myself a partial indorsement of his views in regard to the pose, which we are very far from making. In fact, the data in regard to the musculature of the limbs led us to conclude that

1. The hind limb is rectigrade, elephantine, with no eversion of knee-joint.

2. The fore limb is also rectigrade, elephantine, but with everted elbow-joint.

3. The feet are digitigrade, analogous to those of the elephant except for the large claws (three on pes, one on manus) which we regard

as adapted to prevent slipping and anchor the foot on the muddy bottoms.

We regarded the animal as distinctly a bottom-wader, exclusively aquatic, and unable to emerge wholly from the water. The elongation of the neck and legs enabled it to wade to considerable depths; the imperfection and heavy cartilage covering of the limb-joints is explained by the weight being largely buoyed up by water, and is paralleled in other large aquatic animals.

In these questions of habitat and analogy I regard comparisons with animals of very different size as unprofitable, since the great difference in size involves fundamental and extensive differences in structure and proportions. I know of no living type which affords any close analogy with the Sauropoda; such forms as the larger Cetacea, the *Hippopotamus*, and the Sirenia, are analogous in certain respects.

The combination of straight knee-joint and everted elbow-joint is explainable in my opinion by the hypothesis of descent from a more or less bipedal ancestry. I assume the Sauropoda to be an aquatic specialization from the Theropod stem before the latter had lost its lateral digits; the Trachodontidae I regard as a similar adaptation, less completely aquatic, from dry-land Dinosaurs after they had lost the lateral digits and specialized the pelvis for bipedal locomotion. Dr. Lull, in his monograph on the Ceratopsia, has referred to my ideas on the subject of Dinosaur evolution — on which I have worked a good deal, but published very little thus far.

You will perhaps pardon my inflicting so long a letter upon in view of my interest in finding myself so entirely in accord with your critical observations upon Dr. Hays theories.

Very sincerely yours

W. D. Matthew."

Die Aufstellung des rekonstruierten Skelettes des *Diplodocus Carnegiei* im Berliner Museum für Naturkunde hat G. Tornier veranlasst, den Mechanismus des Skelettes zu untersuchen. Auf Grund seiner Studien gelangte er zu dem Ergebnisse, dass *Diplodocus* eine wesentlich andere Körperhaltung besessen haben müsse, als in der von Hatcher entworfenen und von Holland in einigen Punkten modifizierten Rekonstruktion zum Ausdrucke gebracht ist, und zwar vertrat er dieselbe Ansicht wie schon vor ihm O. P. Hay, dass *Diplodocus* eine Beinstellung wie die Krokodile besessen haben müsse, sowie dass der Hals S-förmig gebogen war und hoch erhoben getragen wurde (Fig. 2).

G. Tornier hat, da er Hay nicht zitiert, dessen Publikation zweifellos nicht gekannt. Er scheint auch keine Kenntnis von der Rekonstruktion besessen zu haben, die A. Kull auf einem Landschaftsbilde „Dinosaurier in einer Landschaft der jüngeren Kreidezeit“ entworfen hatte und die seinerzeit in mehreren deutschen illustrierten Zeitschriften abgedruckt wurde. Der Kullische Entwurf zeigt eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der

Tornierschen Rekonstruktion; auf diesem Bilde¹⁾ stellte Kull links im Vordergrund ein Exemplar des von E. Fraas in Deutsch-Ostafrika in der oberen Kreide entdeckten *Gigantosaurus* E. Fraas dar, das eben aus dem Wasser steigt, die Hinterfüsse wie ein Krokodil gestellt hat, mit dem Bauche auf dem Boden aufliegt und mit hoch erhobenem, S-förmig gebogenem Halse an einem Laubbaum äst. Im Mittelgrunde des Kullischen Bildes sieht man ein zweites Exemplar von *Gigantosaurus* am Lande schreitend, und zwar mit ähnlicher Beinstellung wie sie seinerzeit O. C. Marsh in der Rekonstruktion von *Brontosaurus* gezeichnet hatte. Im Hintergrunde ist ein von zwei räuberischen Dinosauriern überfallener *Gigantosaurus* dargestellt. Im Detail enthält dieses Rekonstruktionsbild sehr viele Irrtümer in morphologischer Hinsicht (Stellung und Form der Vorderbeine, Muskulatur der Hinterbeine, Form und Stellung von Hand und Fuss, Angriffsstellung des Raubdinosauriers usw.). Viel besser ist die Körperhaltung von *Brontosaurus* in dem Gemälde dargestellt, das der durch seine vortrefflichen rekonstruktiven Zeichnungen bekannte Prof. Charles R. Knight 1898 nach den Angaben von Prof. H. F. Osborn entwarf.

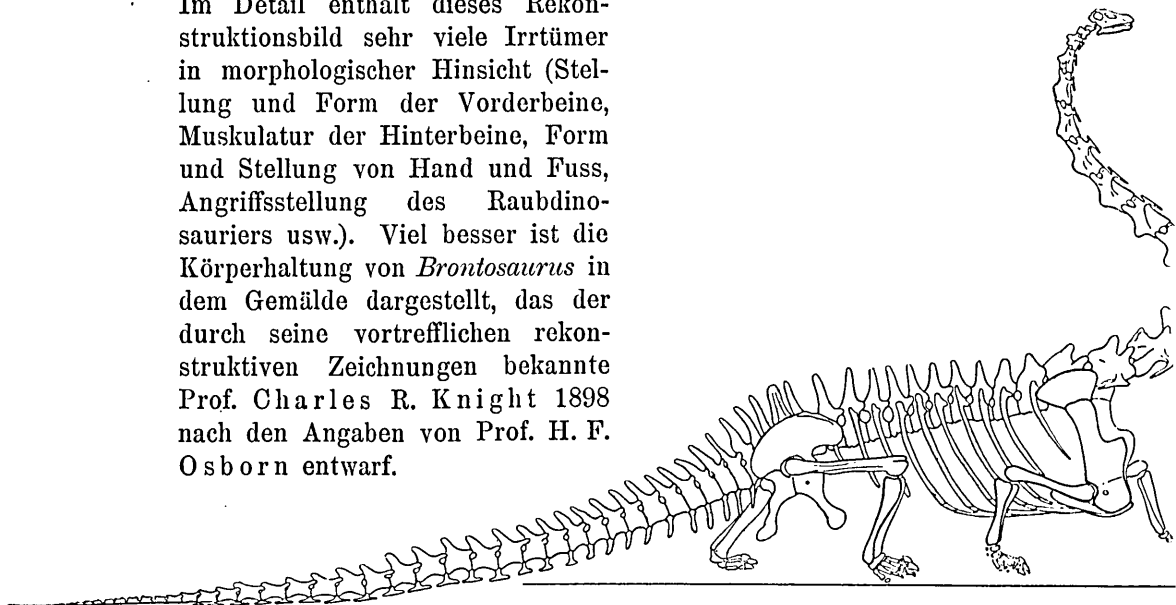


Fig. 2. Rekonstruktion des *Diplodocus Carnegiei* Hatcher von Gustav Tornier, 1909.

Die Ergebnisse der Untersuchungen Torniers über die Rekonstruktion und Körperhaltung von *Diplodocus* lassen sich in folgenden Punkten zusammenfassen:

1. *Diplodocus* war ein Reptil vom Bau der typischen vierfüssigen Eidechsen.

Gründe Torniers:

a) Alle Autoren betrachten *Diplodocus* als Dinosaurier, folglich als Reptil.

1) Obwohl dieses Bild sowohl in Einzelheiten wie auch in der Gesamtauffassung der dargestellten Dinosaurier in wissenschaftlicher Hinsicht nicht einwandfrei ist, so ist es doch noch als Anschauungsmittel wertvoller als das künstlerisch prächtige Bild von W. Kuhnert im II. Bande von „Weltall und Menschheit“ bei pag. 113, wo ein Angriff eines *Dryptosaurus* auf einen *Brontosaurus* zur Darstellung gebracht ist. *Brontosaurus* lebte im oberen Teile der Juraformation, *Dryptosaurus* (Synonym des präokkupierten Gattungsnamens *Laelaps*) in der oberen Kreideformation. Solche Anachronismen sollten gerade in populären Büchern sorgfältig vermieden werden.

- b) Der Kopf hat Reptiliencharakter.
- c) Der Hals mehr als sieben Wirbel.
- d) Der Schultergürtel ist eidechsenartig.
- e) Die Gelenkgrube für den Humerus ist gebaut wie bei Eidechsen und Krokodilen.
- f) Der Humerus ist *Varanus*-ähnlich.
- g) Ulna und Radius sind nicht gekreuzt.
- h) Die Ulna besitzt kein Olecranon.
- i) Das Becken ist ein typisches Reptilienbecken.
- k) Das Darmbein hat einen nur kleinen Hals, so dass die Hüftgelenkpfanne in der Höhe der Kreuzbeinwirbelkörper liegt.
- l) Das Femur ist reptilienartig.
- m) Die Fibula ist sehr kräftig.
- n) Die Krallen zeigen Reptiliencharakter.
- o) Der Schwanz ist reptilienartig.

Aus diesen Argumenten folgert Tornier, dass *Diplodocus* hätte wie eine Eidechse oder ein Reptil montiert werden müssen. Wir kommen im nächsten Abschnitte auf die Frage zurück, ob diese Schlussfolgerung eine Berechtigung besitzt.

2. Da *Diplodocus* ein vierfüssiges Reptil war, so muss die Stellung der Extremitäten ebenso gewesen sein wie beim *Varanus* oder beim Krokodil.

Gründe Torniers:

a) Die Scapula ist unrichtig montiert und muss viel steiler stehen, da dies

- 1) immer bei Reptilien der Fall ist,
- 2) bei *Diplodocus* ein wohlentwickeltes „Praecoraco-Coracoid“ vorhanden ist,
- 3) nur bei senkrechter Stellung des Schultergürtels der Humerus so eingelenkt werden kann, dass er in einer Horizontalebene von vorne nach hinten zu rollen vermag.

b) Das Ellbogengelenk ist unrichtig montiert, da Oberarm und Unterarm einen spitzen Winkel einschliessen müssen.

c) Das Kniegelenk ist unrichtig montiert, da die bisher als Kniegelenkcondylen betrachteten Höcker des Femurs die Kniesehnencondylen sind, während die bisher als Kniesehnencondylen betrachteten Höcker die Kniegelenkcondylen repräsentieren.

d) Der Oberschenkel ist im Hüftgelenk unrichtig montiert, da sein Hüftgelenkkopf keinen Kugelabschnitt wie bei den Säugetieren bildet, sondern langgestreckt ist und die Längsachse des Gelenkkopfes parallel zu den Querschnittachsen des Femur liegt. Bei richtiger Einstellung muss nach Tornier das Femur horizontal und rein nach aussen gewendet stehen, wodurch die Hintergliedmassen wie beim Krokodil oder bei den Eidechsen zum Forttragen des Körpers ungeeignet, dagegen zum Fortschieben desselben geeigneter erscheinen.

3. Der Schwanz muss seiner ganzen Länge nach gerade-gestreckt gewesen sein, da er wie er ein typischer Eidechsen-schwanz gebaut ist.

Gründe Torniers:

a) In der gegenwärtigen Rekonstruktion klaffen die Schwanzwirbelkörper in ihren Gelenken an der Zugseite der von Hatcher und anderen angenommenen Schwanzkrümmung. Das ist nicht möglich, weil die Eidechsen-schwanzgelenke niemals in dieser Weise klaffen.

b) Da bei der jetzigen Aufstellung der Schwanz nur mit seiner hinteren Hälfte dem Boden aufliegt, so hätten nach dieser Auffassung die Hinterbeine dauernd den vorderen Schwanzabschnitt als Last getragen, und zwar „überflüssigerweise, denn der Schwanz ist bei dieser Anordnung nur Anhängsel an seinen Inhaber ohne jeden wirklichen Gebrauchswert, oder höchstens ein reines Schmuckstück für denselben“. Der lange Eidechsen-schwanz hat dagegen die Aufgabe, die sehr bewegliche Rumpfwirbelsäule zu versteifen und geradezustrecken, um dem Tiere eine schnelle geradlinige Fortbewegung zu sichern. Wird bei einer Eidechse der Schwanz entfernt, so verliert das Tier sofort sehr bedeutend an Bewegungsenergie, weil das Laufen und Gehen dann nur unter heftigen Schlingelungen zustande kommt.

c) Der Schwanz bildete ein „Verankerungsmittel von grösster Bedeutung“, wie aus dem Verhalten der Hämaphysen hervorgeht. Die Vorsprünge an ihnen sind die verknöcherten Sehnenansätze der Muskeln der Schwanzunterseite, die also sehr stark gewesen sein müssen.

d) Der Schwanz ist als Widerlager für den gewohnheitsmässig hoch getragenen Hals anzusehen.

4. Der Hals muss eine Stellung, Krümmung und Bie-gungsfähigkeit wie bei den Straussvögeln besessen haben.

Gründe Torniers:

a) Die starke Opisthocölie der Halswirbel.

b) Die Gelenkfortsatzgelenke der Halswirbel gleiten mit Kugelab-schnitten aufeinander.

c) Die Längsachse des Schädels bildete mit der Achse des vorderen Halswirbelabschnittes dauernd einen etwa rechten Winkel, wie dies Holland (1905) annahm.

d) Die starke Gabelung der Neurapophysen in der Hals- und Rücken-region, die auf eine ungewöhnliche starke Rückenmuskulatur hinweist.

e) Die starke Entwicklung des Sacrums als Widerlager für den hoch erhobenen Hals.

f) Die Verwachsung der Sacralwirbel nach Art der Vögel, deren Hals ebenfalls durchweg hoch und S-förmig gebogen getragen wird.

g) Das Vorhandensein langer „Knochenzapfen“ auf der Unterseite der Halswirbel¹⁾.

1) Tornier hält diese „Knochenzapfen“ für die „verknöcherten Endsehnen der Muskeln der Halsunterseite“. Es sind natürlich die Halsrippen.

Die Ausführungen Torniers über die Abänderung der Rekonstruktion des *Diplodocus* hatten zur Folge, dass sowohl in Tagesblättern wie in populärwissenschaftlichen Zeitschriften für und gegen diese Erörterungen Gründe geltend gemacht wurden. In der „Frankfurter Zeitung“ schrieb Dr. Fritz Drevermann am 23. August 1909:

„Man kann über die Stellung des *Diplodocus* verschiedener Ansicht sein, die Beinstellung, wie Tornier sie annimmt, also nach Krokodilsart, ist vorher schon von Hay als richtiger erklärt worden; neu ist nur die S-förmige Krümmung des Halses. Wenn jedoch amerikanische Forscher wie Osborn (unter dessen Leitung der Frankfurter *Diplodocus* montiert wurde), Hatcher, Holland und in neuester Zeit der Wiener Abel mit guten Gründen für die Richtigkeit der jetzigen Stellung eintreten, so wird der Wettbewerb der Neuaufstellung wohl noch gute Weile haben! Audiatur et altera pars — wer als Laie den Tornierschen Aufsatz liest, ist natürlich genau so überzeugt von seiner alleinigen Richtigkeit wie derjenige, der z. B. Abel in seinen klaren Ausführungen folgt. Und dass die Amerikaner, die doch Dinosaurier — ich möchte fast sagen — dutzendweise montieren, so gar keine Kenntnis vom Reptilienskelett haben sollten, ist höchst unwahrscheinlich.“

Ich werde im folgenden den Nachweis zu führen versuchen, in welchen Punkten die verschiedenen bisherigen Rekonstruktionen aus morphologischen und ethologischen Gründen abzuändern sind.

VI. Kritik der bisherigen Rekonstruktionen des *Diplodocus*.

1. Die Stellung der Scapula.

In den von Hatcher 1901 und 1903 und von Holland 1906 veröffentlichten Rekonstruktionen ist die Scapula derart gestellt, daß ihre Längsachse mit dem innerhalb von ihr liegenden Teil der Wirbelsäule einen spitzen Winkel (35°) einschliesst. Diese Stellung ist ungefähr dieselbe, welche Marsh der Scapula von *Brontosaurus* gegeben hat, deren Längsachse mit der Wirbelsäule einen Winkel von 30° einschließt.

Noch schräger steht die Scapula an dem in Frankfurt aufgestellten Skelett des *Diplodocus*, da sie hier mit der Wirbelsäule einen Winkel von 25° bildet.

Nach der Meinung Torniers stand dagegen die Scapula von *Diplodocus* senkrecht zur Wirbelsäule.

Das erste Argument Torniers besteht in der Behauptung, dass dies bei allen Reptilien der Fall ist.

Da Tornier auf die morphologischen Verhältnisse der fossilen Reptilien, besonders der zahlreichen bis jetzt bekannten Dinosaurier, nicht die mindeste Rücksicht nimmt, so ist es ihm natürlich entgangen, dass die Scapula einer sehr grossen Zahl fossiler Reptilien, speziell der Dinosaurier,

nicht senkrecht, sondern schräg zur Wirbelsäule steht. So bildet, um nur ein Beispiel zu nennen, die Scapula des am vollständigsten bekannten Dinosauriers *Iguanodon Bernissartense* mit der Wirbelsäule einen Winkel von 60° ¹⁾.

Gleichwohl ist der Winkel, unter dem die Scapula in den Rekonstruktionen des *Diplodocus* von Hatcher und Holland gegen die Wirbelsäule geneigt ist, zweifellos zu spitz; in noch höherem Masse gilt dies für die Frankfurter Rekonstruktion. Aus einem sorgfältigen Vergleiche der Dinosaurier und der lebenden Reptilien geht hervor, dass dieser Winkel zwar nicht so gross als bei *Iguanodon* gewesen sein kann, aber doch grösser war als 30° oder 35° ; er muss 48° — 50° betragen haben.

Das zweite Argument, welches Tornier in dem Vorhandensein eines mit der Scapula vereinten Coracoids (nach ihm „Praecoraco-Coracoid“) für die senkrechte Stellung der Scapula ins Treffen führt, ist nicht stichhältig. Denn wenn auch das Coracoid bei den kriechenden Reptilien der Ventralseite angehört, so ist durch das Vorhandensein dieses Knochens ja nicht bewiesen, dass *Diplodocus* gekrochen ist. Aus dem Verhalten und der Lage der Coracoide bei *Iguanodon* würde Tornier wahrscheinlich noch weit eher als bei *Diplodocus* zur Annahme gedrängt werden, dass *Iguanodon* auf seinen Vorderbeinen gekrochen ist. Dass eine solche Annahme ganz hinfällig wäre, bedarf für Kenner der fossilen Dinosaurier keiner weiteren Begründung.

Das dritte Argument Torniers für die senkrechte Stellung der Scapula bei *Diplodocus* ist die Behauptung, dass nur bei dieser Stellung der Scapula der Humerus in einer Horizontalebene von vorne nach hinten rollen kann. Es wird also eine Behauptung durch eine zweite Behauptung zu beweisen versucht, denn für eine derartige Bewegungsfunktion des Humerus liegen keinerlei morphologische Beweisgründe vor.

2. Die Gesamtstellung der Vorderbeine.

Marsh hat das Skelett des *Brontosaurus excelsus* in schreitender Stellung rekonstruiert. Der Humerus der linken, vorgreifenden Vorderextremität schliesst mit der Horizontalebene einen Winkel von 85° ein, steht also nicht genau senkrecht, sondern schräge von vorne-oben nach hinten-unten; der rechte Humerus steht sehr schräge und ist unter einem Winkel von 38° gegen die Horizontalebene geneigt. Während der linke Vorderfuss vorschreitet, ist der rechte Vorderfuss eben im Begriffe, sich vom Boden zu erheben.

Wenn ein Rekonstrukteur über die mögliche Ruhestellung der Extremitäten nicht im klaren ist, so kann er über die Schwierigkeiten dieser Darstellung leichter hinwegkommen, wenn er das betreffende Tier in Schreit-

1) L. Dollo, Deuxième note sur les Dinosauriens de Bernissart. Bull. du Muséo R. d'Hist. nat. de Belgique, I, Bruxelles 1882, p. 205, pl. 12; Troisième note etc., ibid. II, 1883, p. 85, pl. 5.

stellung rekonstruiert, da diese Art der Rekonstruktion etwaige Mängel in der Auffassung verdeckt und die Darstellung gleichzeitig an Lebendigkeit gewinnt. Das ist auch bei der Rekonstruktion des *Brontosaurus* durch Marsh der Fall; bemühen wir uns, nach dieser Zeichnung aus der Schreitstellung einen Schluss auf die Ruhestellung zu ziehen, so erhalten wir eine Stellung der Gliedmassen, bei welcher das Tier unmöglich hätte stehen können, da beide Achsen der oberen Abschnitte der Extremitäten nach hinten geneigt sein würden, der Humerus etwas stärker als das Femur.

Auch die Rekonstruktion des *Diplodocus* von Hatcher (1901 und 1903) stellt das Tier schreitend dar. Hier ist die Schreitbewegung im Prinzip ebenso zum Ausdrucke gebracht wie in der *Brontosaurus*-Rekonstruktion von Marsh, wobei der linke Vorderfuss und der linke Hinterfuss vorschreiten, der rechte Vorderfuss und der linke Hinterfuss aber eben im Begriffe sind, den Körper vorwärtszustossen und sich vom Boden zu erheben. Da die Schrittweite in dieser Rekonstruktion kleiner ist als in der *Brontosaurus*-Rekonstruktion, so lässt sich eher ein Schluss auf die konsequenterweise aus der Schrittstellung abzuleitende Ruhestellung ziehen. Der Humerus würde dann unter einem Winkel von 75° gegen die Horizontalebene nach hinten geneigt stehen, das Femur nach vorne unter einem Winkel von 70° ; diese Ruhestellung würde also anders sein als die aus der Marshschen Zeichnung abgeleitete.

In beiden Fällen aber erscheinen die Gliedmassen ziemlich steil gestellt und zeigen eine ausgesprochene Ähnlichkeit mit der Beinstellung grosser schwerkörperiger Huftiere. Die Humerusachse würde in beiden Fällen von oben-vorne nach unten-hinten gerichtet sein und nach den Zeichnungen von Marsh und Hatcher nur eine leichte Auswärtsneigung besessen haben.

Viel stärker ist die Auswärtsdrehung des Humerus im Ellbogengelenk in der Rekonstruktion des *Brontosaurus* im American Museum of Natural History zum Ausdrucke gebracht. Matthew (vgl. dessen oben mitgeteiltes Schreiben) sagt auch: „The fore limb is also rectigrade, elephantine, but with everted elbow-joint.“

Der Vorderarm des von Matthew rekonstruierten *Brontosaurus*-Skeletts steht schräge von aussen-oben-hinten nach innen-unten-vorne, so dass sich daraus eine Bulldogg-artige Stellung der Vorderbeine ergibt.

Marsh, Hatcher, Holland und Matthew haben die Hand von *Brontosaurus* als mehr oder weniger digitigrad aufgefasst, jedenfalls die Metacarpalia in steiler Neigung gegen die Horizontalebene rekonstruiert bzw. montiert. Wir kommen darauf noch später zurück.

In der Rekonstruktion von *Gigantosaurus* hat A. Kull in der Mitte des Bildes ein Exemplar schreitend, links im Vordergrund des Bildes eines in Ruhestellung rekonstruiert. Das schreitende Exemplar zeigt im wesentlichen die von Marsh für *Brontosaurus* angenommene Stellung der Vorderbeine, während das ruhende stärker nach aussen gedrehte Ell-

bogengelenke aufweist. Der Humerus ist in beiden Darstellungen steil nach unten gerichtet.

Die Torniersche Rekonstruktion weicht sehr wesentlich von den älteren ab. Der Humerus erscheint hier sogar vom Schultergelenk aus schräge nach hinten, aussen und oben gerichtet und artikuliert in rechtem Winkel mit dem Unterarm. Die Metacarpalia erscheinen jedoch in beiden Händen vom Boden erhoben, so dass die Hand digitigrad dargestellt ist.

Dieselbe Stellung der Vorderbeine zeigt die Rekonstruktion des *Diplodocus* von Hay, die nach seinen Angaben von M. M. Mitchell gezeichnet wurde, und zwar ist diese Beinstellung bei dem Exemplare dargestellt, das auf der linken Bildhälfte rekonstruiert ist. Das zweite Exemplar auf der rechten Bildhälfte aber ist mit erhobenen Vorderbeinen abgebildet; die Ellbogen sind stark nach aussen gedreht, die Hand aber plantigrad.

Der Winkel, den die Achse der Scapula mit der Humerusachse einschliesst, ist in den bisherigen Rekonstruktionen der Sauropoden verschieden. Der Winkel beträgt (berechnet für den Ruhezustand):

- | | |
|--|------|
| 1. In der Rekonstruktion des <i>Brontosaurus excelsus</i> nach Marsh: | 125° |
| 2. In der Rekonstruktion des <i>Diplodocus Carnegiei</i> nach Hatcher: | 125° |
| 3. Am montierten Frankfurter Exemplar des <i>Diplodocus longus</i> : | 95° |
| 4. In der Rekonstruktion des <i>Diplodocus Carnegiei</i> nach Tornier: | 60° |

Wir haben jetzt die Grundlagen für die verschiedenen Auffassungen über die Gesamtstellung der Vorderbeine zu prüfen.

Der erste Forscher, welcher der bisher allgemein herrschenden Auffassung von der elefantenähnlichen, rectigraden Stellung der Vorderbeine entgegentrat, war O. P. Hay¹⁾. Wie schon früher erwähnt, vertritt er die Meinung, dass *Diplodocus* und ebenso die übrigen Sauropoden nach Art der Krokodile sich fortbewegten und also keine Schreiter, sondern Kriecher gewesen sind. Morphologische Gründe hat er nicht beibringen können; er sucht seine Auffassung durch Betrachtungen über das enorme Gewicht zu stützen, das eine Extremität bei Annahme rectigraden Ganges hätte tragen müssen, sowie durch einen Hinweis auf die kriechende Bewegung des *Crocodylus robustus* von Madagaskar, das angeblich eine Länge von 10 m erreichen kann²⁾.

1) O. P. Hay, On the Habits and the Pose of the Sauropodous Dinosaurs, especially of *Diplodocus*. — The American Naturalist, XLII, No. 502, October 1908, p. 672—681.

2) Wie mir Herr Kustos Fr. Siebenrock mitteilt, handelt es sich bei diesem grossen madagassischen Krokodil (*Crocodylus robustus* Vaillant et Grandidier) nur um ein grosses Exemplar des *Crocodylus niloticus*. Uebrigens kommen auch im indomalayischen Archipel derartige riesenhafte Krokodile vor, deren Länge 10 m erreicht oder sogar übertrifft. Das naturhistorische Hofmuseum in Wien besitzt riesige Krokodilzähne, welche auf Tiere von weit über 10 m Länge hindeuten.

Ohne Kenntnis der Publikation Hays hat G. Tornier¹⁾ die gleichen Anschauungen vertreten, hat sie aber durch morphologische Gründe zu stützen versucht.

Nach der Meinung Torniers sind durch einen Zufall am Gipsabguss des *Diplodocus* im Museum für Naturkunde in Berlin die Humeri richtig in das Schultergelenk eingefügt. Würde — nach Tornier — der Schultergürtel richtig aufgestellt sein, so müsste bei der jetzigen Montierung der Humerus nicht von vorn nach hinten in der Sagittalebene schwingen, sondern fast rein transversal von aussen nach innen; es würden sich daher die Vordergliedmassen unter dem Bauch kreuzen oder zusammenschlagen und darauf in eine „mächtige Grätschstellung“ auseinandergehen.

Nach Tornier stimmt der Oberarmknochen des *Diplodocus* auffallend mit dem des *Varanus* überein. Aus der Ähnlichkeit, die im gemeinsamen Reptiliencharakter liegt — weiter geht sie nicht — kann man allein gewiss noch nicht auf gleichartige Bewegungsfunktion und Haltung schliessen; sonst müsste auch *Iguanodon*, bei dem die Varanähnlichkeit ebenso gross oder — richtiger — ebenso klein ist, gleichfalls als kriechendes Tier rekonstruiert werden. Alles was Tornier über die Gelenkverbindung mit dem Unterarm sagt, ist unrichtig; ich verzichte, auf dieses Thema näher einzugehen, da die grosse Literatur über fossile Dinosaurier so viele klare Beschreibungen dieser Gelenkverbindungen enthält, dass eine Wiederholung dieser längst bekannten Tatsachen ganz überflüssig erscheint.

Die proboscidiartige Stellung der Vorderbeine, wie sie in den Sauropodenrekonstruktionen von Marsh, Hatcher, Holland, Matthew u. a. angenommen wurde, bedarf zweifellos einer Abänderung. Die Scapula muss, wie oben auseinandergesetzt wurde, steiler stehen als in den Rekonstruktionen von Marsh, Hatcher, Holland und Matthew, war aber gewiss nicht senkrecht zur Wirbelsäule gestellt, wie Tornier annahm, sondern hat einen Winkel von 48–50° mit der Wirbelsäule gebildet.

Bei dieser Stellung der Scapula kann der Humerus nicht steil nach unten gerichtet gewesen sein, sondern muss schräge nach hinten und aussen stehen, in ähnlicher Weise, wie dies Matthew für den Humerus des *Brontosaurus* angenommen hat. In Ruhestellung dürfte der Winkel zwischen Humerus und Scapula 125° betragen haben, also ebensoviel, als Marsh für *Brontosaurus* und Hatcher für *Diplodocus* angenommen hatten.

Wenn aber dem Humerus diese Richtung gegeben werden muss, so kann auch der Unterarm nicht senkrecht zur Horizontalebene gestanden sein, sondern muss in entgegengesetzter Richtung stehen wie der Humerus, und zwar unter

1) G. Tornier, Wie war der *Diplodocus Carnegii* wirklich gebaut? — Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, 1909, p. 193–209.

einem Winkel von ungefähr 120° ; der Unterarm muss also von oben-aussen-hinten nach unten-innen-vorne gerichtet gewesen sein, und zwar ergibt sich diese Stellung des Unterarms mit zwingender Notwendigkeit aus mechanisch-statischen Gründen, die keiner weiteren Erläuterung bedürfen.

Wenn aber Oberarm und Unterarm in der Weise anzuordnen sind, dass das Ellbogengelenk ein wenig nach aussen gedreht ist und die Achsen der beiden Unterarme nach unten und vorne konvergieren, so muss konsequenterweise der durch das Vorderbein gehende Körperdruck nicht auf die ganze Handfläche gleichmässig verteilt gewesen sein, sondern es muss der Hauptdruck durch den äusseren Abschnitt der Hand verlaufen.

Dass die Vorderextremität der sauropoden Dinosaurier nicht wie bei einer plantigraden Eidechse funktionierte, sondern wie bei einem tetrapoden Säugetiere mit hochgestellten Vorderbeinen, geht mit voller Klarheit aus dem Baue der Hand hervor.

Wie wir aus den Untersuchungen von Marsh, Hatcher, Gilmore u. a. über den Handbau der sauropoden Dinosaurier wissen, ist die Hand nicht plantigrad, sondern digitigrad gewesen. Dies erhellt vor allem aus folgenden Tatsachen.

Die proximalen Gelenkflächen der Mittelhandknochen liegen nicht, wie dies bei einer plantigrad gebauten Hand der Fall sein müsste, in einer Ebene unter dem Carpus, sondern sie sind, wie dies namentlich aus den Verhältnissen der Hand von *Brontosaurus* und *Morosaurus* in klarster Weise hervorgeht, in Bogenform angeordnet, so dass das Metacarpale I und V nach hinten und seitwärts verschoben erscheinen, das Metacarpale III aber am weitesten nach vorne gerückt ist.

Aus der mir von Prof. H. F. Osborn freundlichst übersandten Photographie des *Brontosaurus*-Skelettes im Amerikanischen Museum zu New-York geht mit voller Klarheit hervor:

- 1) dass die Hand ausgesprochen digitigrad war;
- 2) dass die Metacarpalia bogenförmig nebeneinander gereiht waren und zusammen wie eine Säule den Carpus trugen;
- 3) dass die Metacarpalia von innen nach aussen an Stärke abnehmen;
- 4) dass die mittleren Metacarpalia länger waren als die seitlichen;
- 5) dass nur der erste Finger bekrallt war, die übrigen dagegen nicht;
- 6) dass die Krallenphalanx des Daumens nur durch eine Phalanx vom Metacarpale getrennt war;
- 7) dass alle Finger mit Ausnahme des Daumens nur eine einzige Phalanx besaßen;
- 8) dass der Hauptdruck nicht durch die Mitte, sondern durch die Aussenseite der Hand ging.

Aus der Form der Carpalknochen, bzw. aus deren distalen Gelenkflächen, sowie aus der Form und Neigung der proximalen Gelenkflächen der Metacarpalia ergibt sich mit voller Sicherheit, dass die Metacarpalia



Fig. 3.

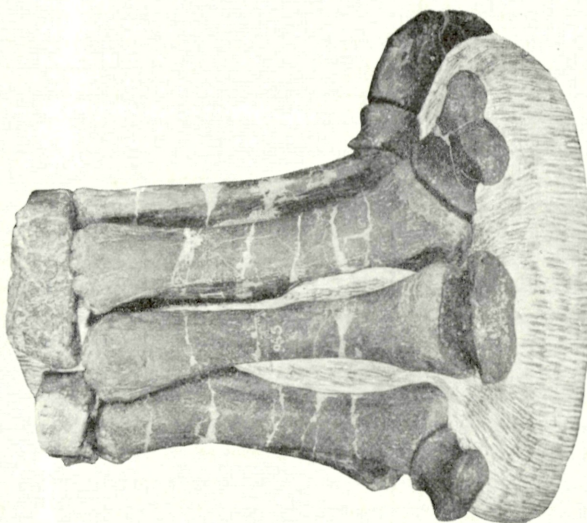


Fig. 4.

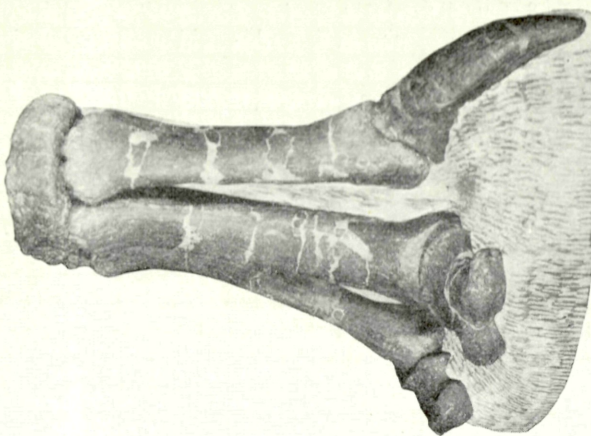


Fig. 5.

Rechte Hand von *Diplodocus* (Original). Fig. 3 von aussen, Fig. 4 von vorne, Fig. 5 von innen. Original im American Museum of Natural History in New York. Nach drei von Prof. Henry Fairfield Osborn zur Verfügung gestellten Photographien (Anderson photo. 1909).

gegen die Horizontalebene steil geneigt standen und daher eine analoge Lage besaßen wie die Metacarpalia des Elefanten.

Beim Elefanten liegen weder die Metacarpalia noch die Phalangen unmittelbar dem Boden auf, sondern die Metacarpalia sind ganz steil gestellt und nur die Phalangen verlaufen in einem sanften Bogen gegen die Vorderkante der Handsohle, wie ein Längsschnitt durch eine gefrorene Extremität zeigt. Die Fingerglieder sind als verkümmert zu bezeichnen, wenigstens ist dies in ausgesprochener Weise bei den Endphalangen der Fall; sie sind viel zu schwach, um das Körpergewicht zu tragen. Die Tragfläche der Hand (ebenso auch des Fusses) wird von einem grossen Ballen aus subkutanem, sehr elastischem Bindegewebe gebildet, der sich bis unter die Nagelphalange erstreckt.

Genau dieselbe Erscheinung finden wir in der Hand des *Brontosaurus* und, wie ich hier hinzufügen will, auch bei *Diplodocus*. Während die steilstehenden Metacarpalia sehr kräftig sind, sind die Fingerphalangen hochgradig verkümmert und schwach, ganz ebenso, wie dies beim Elefanten der Fall ist, ja noch mehr, in den vier äusseren Fingern sind nur noch die Grundphalangen erhalten, während die übrigen verloren gegangen sind; nur der Daumen trägt noch eine grosse Krallenphalange.

Aus dieser Tatsache geht mit voller Klarheit hervor, dass der Bau der *Brontosaurus*-Hand in hohem Grade dem Handbaue des Elefanten ähnelt und dass wir diesen Handtypus gleichfalls als digitigrad bezeichnen können.

Da die rudimentären Phalangen zweifellos nicht imstande waren, die grosse Körperlast zu tragen, so muss die Hand von *Brontosaurus* ein ebensolches elastisches Sohlenkissen besessen haben wie die Elefantenhand.

Dass bei den Dinosauriern derartige Sohlenballen vorhanden waren, geht aus den Hinterfussfährten von *Iguanodon* hervor. Ich habe aus diesen Gründen schon im Vorjahre gelegentlich einer neuen Rekonstruktion von *Stegosaurus* das Vorhandensein solcher Sohlenballen zur Darstellung gebracht, wodurch das Bild dieser Extremitäten gegen die früheren Rekonstruktionen ziemlich verändert erscheint.

Wenn aber nun feststeht, dass die Hand in dieser Weise gebaut war, so ist die unmittelbare Folgerung aus dieser Tatsache die Annahme einer aufrechten Armstellung bei den Sauropoden, denn es ist undenkbar, dass bei einem eidechsenartig oder krokodilartig sich fortschiebenden Tetrapoden mit niedrig gestellten Vorderbeinen eine Digitigradie aufgetreten sein kann. Die Digitigradie ist unzertrennlich von der aufrechten Stellung der Arme.

Nach unseren bisherigen Kenntnissen sind auch die meisten übrigen sauropoden Dinosaurier digitigrad gewesen; freilich bestehen bei den ein-

zeln Familien und Gattungen hinsichtlich der Form der Metacarpalia und des Reduktionsgrades der Phalangen wesentliche Unterschiede, wie die von Marsh, Osborn und Hatcher beschriebene und abgebildete Hand von *Morosaurus* zeigt.

Im Handskelette von *Morosaurus* fällt zunächst auf, dass nur drei Finger bekrallt sind. Marsh war der Ansicht, dass der erste, zweite und dritte Finger noch krallentragend, die beiden äusseren aber bereits krallenlos waren, Osborn vertrat die Meinung, dass die drei mittleren Finger bekrallt waren, während der fünfte und erste Finger nur rudimentäre Phalangen besaßen. Hatcher vertrat jedoch die Ansicht, dass Marsh bei seiner Deutung im Rechte war.

Mit Rücksicht auf den Handbau und Fussbau bei *Brontosaurus*, bei welchem nur die erste, zweite und dritte Zehe, sowie der erste Finger Krallen trugen, werden wir zu der Annahme gedrängt, dass Marsh und Hatcher im Rechte sind, wenn sie die inneren Finger und Zehen bei *Morosaurus* als krallentragend und die äusseren als krallenlos ansehen.

In diesem Punkte besteht gegenüber dem Handbaue des Elefanten eine wesentliche Verschiedenheit.

Unter den Huftieren finden wir überhaupt keinen analogen Fall für eine derartige Verkümmern der Aussenfinger und Aussenzehen, wohl aber bei den grossen fossilen Gravigraden Südamerikas, wie *Scelidotherium*, *Megatherium*, *Myloodon* usw.

Die Reduktion der Aussenfinger und Aussenzehen ist bei diesen Formen durch die eigentümliche Art des Aufsetzens der Hand und des Fusses bedingt, welche mit der Aussenkante auf den Boden gesetzt werden.

Wenn auch Hand und Fuss der Sauropoden nicht in gleich starker Weise nach innen gedreht waren, so müssen wir doch zu dem Analogieschlusse gelangen, dass die Extremitätenachsen nicht durch den Mittelfinger und die Mittelzehe gingen, sondern durch die äusseren Finger und Zehen, so zwar, dass der Rand der proximalen Metapodialgelenke an der Aussenseite tiefer lag als an der Innenseite und dass die Hauptmasse des elastischen Sohlenkissens gegen die Aussenseite von Hand und Fuss verschoben war¹⁾.

Es erübrigt noch die Erörterung der Frage, ob die Hand in höherem Masse digitigrad war als der Fuss.

1) Auf keinen Fall kann Hand und Fuss des *Diplodocus* so gebaut gewesen sein, wie es Hay in einer neuen Rekonstruktion („Die „Attitüde“ des *Diplodocus*“ [Anonym], Die Umschau, Frankfurt a. M., XIII. Jahrg., No. 40, 2. Oktober 1909, pag. 829, Fig. 5 Skizze von M. M. Mitchell) darstellt; nach dieser Zeichnung wären Hand und Fuss plantigrad, alle Finger und Zehen krallentragend und stark gespreizt gewesen. — Die Rekonstruktion Hays ist also auch in diesen Teilen falsch.

Hatcher hatte 1901 die Hand von *Diplodocus* in der Weise rekonstruiert, dass die Metacarpalia steiler standen als die Metatarsalia, so dass also die Hand in höherem Grade digitigrad erschien als der Fuss; ausserdem hatte er den Handbau als mesaxonisch angenommen.

Im Jahre 1902 veröffentlichte Hatcher seine Studien über den Handbau von *Brontosaurus* und *Morosaurus* und änderte seine frühere Ansicht über die Hand von *Diplodocus* dahin ab, dass er sie nicht mehr als mesaxonisch, sondern als entaxonisch bezeichnete; er nahm an, „that the principal weight of the body was supported, in the manus as in the pes, by the inner side of the foot“.

Im Jahre 1903 kam Hatcher noch einmal auf den Handbau von *Diplodocus* zurück und erklärte: „The manus was doubtless somewhat more plantigrade than I at that time represented it. In the present restoration these errors in the structure of the fore limbs and manus have been corrected. The principal characters of the latter are taken from the manus of *Brontosaurus*“.

Holland hat in seinen Beiträgen zur Osteologie von *Diplodocus* erklärt, dass die Hand des Gipsabgusses im British Museum in London zu steil aufgestellt sei, und zwar nach den Angaben Hatchers. Holland ist auch der Ansicht, dass der Fuss mehr plantigrad war als Hatcher meinte.

Aus dem Vorstehenden ist die Auffassung Hatchers über den Grad der Steilstellung der Metacarpalia klar ersichtlich.

Ich gehe nunmehr in die Besprechung des Handskelettes von *Diplodocus* ein, welches noch nicht eingehender beschrieben und abgebildet wurde.

Wie schon erwähnt, hat mir mein hochverehrter Freund, Prof. H. F. Osborn, drei Photographien der *Diplodocus*-Hand (im American Museum of Natural History in New York, No. 965) zur Verfügung gestellt, die in Fig. 3–5 reproduziert sind.

Diese Hand ist so vorzüglich erhalten, dass keinerlei Ergänzungen notwendig gewesen sind, ausser der notwendig gewesenen Ausfüllung und Auskittung der die Knochen durchziehenden Risse.

Die Photographien zeigen ferner, wie wertvoll es in wissenschaftlicher Hinsicht ist, derartige Sprünge und Risse in den Knochen nicht zu übermalen, da jedermann sofort jene Stellen erkennen kann, an welchen die Knochen ausgebessert sind.

Vor allem sehen wir, dass die fünf Metacarpalia in Bogenform unter dem Carpus stehen, und zwar kann an der Richtigkeit dieser von Osborn durchgeführten Montierung nicht der mindeste Zweifel erhoben werden. Es würde auch für den eifrigsten Verfechter des Hay-Tornierschen Rekonstruktionsvorschlages unmöglich sein, die Metacarpalia in einer Reihe nebeneinander zu montieren.

Die Metacarpalia stehen fast senkrecht und divergieren nur ganz unbedeutend nach unten. Die Metacarpalia

besitzen ganz andere Formen als die Metatarsalia und sind vor allen Dingen bedeutend länger und schlanker als die letzteren.

Der Länge nach ordnen sich die Metacarpalia in folgender Reihe an:

- 1) Fünftes Metacarpale (am kürzesten).
- 2) Erstes Metacarpale.
- 3) Viertes Metacarpale.
- 4) Drittes Metacarpale.
- 5) Zweites Metacarpale (am längsten).

Der Stärke nach ordnen sich die Metacarpalia in folgender Reihe an:

- 1) Drittes Metacarpale (am schwächsten).
- 2) Viertes Metacarpale.
- 3) Erstes Metacarpale.
- 4) Zweites Metacarpale.
- 5) Fünftes Metacarpale (am stärksten).

Die Vorderansicht der Hand von *Diplodocus* (Fig. 4) zeigt deutlich, dass Vorsprünge an der Aussenseite des zweiten Metacarpale in Vertiefungen an der Innenseite des dritten Metacarpale passen, sowie Vorsprünge am dritten in Vertiefungen des zweiten. Daraus ist zu entnehmen, dass die Metacarpalia enge aneinanderlagen und nicht etwa weit gespreizt waren.

Wie bei *Brontosaurus* trägt nur der erste Finger zwei Phalangen (eine Grundphalange und eine Krallenphalange), alle übrigen nur eine Phalange, die Grundphalange. Die übrigen Phalangen fehlen gänzlich; höchstens hat noch der zweite Finger eine rudimentäre Krallenphalange besessen, was aber nicht wahrscheinlich ist.

Die Krallenphalange des Daumens war nicht nach vorne, sondern transversal nach innen gerichtet.

Die Metacarpalia ruhten mit ihren distalen Enden fast dem Boden auf; aus der Stellung und Neigung der distalen Gelenkflächen der Metacarpalia ergibt sich, dass die Grundphalangen in einem stumpfen Winkel mit den Metacarpalia artikulierten.

Aus diesen Tatsachen ergeben sich mit zwingender Notwendigkeit folgende Schlussfolgerungen:

- 1) Die Hand des *Diplodocus* war ausgesprochen digitigrad.
- 2) Die Digitigradie der Hand war stärker als die des Fusses.
- 3) Die Hand war schlanker gebaut als der Fuss.
- 4) Der Carpus stand höher über dem Boden als der Tarsus.
- 5) Die Hand muss ein elastisches, grosses Sohlenkissen besessen haben wie die Elefantenhand.

6) Die Hand war weder entaxonisch noch mesaxonisch sondern exaxonisch.

7) Die Digitigradie der Hand ist ein zwingender Beweis für die Richtigkeit der Annahme des aufrechten Ganges von *Diplodocus*, die von Osborn, Hatcher, Holland, Matthew und mir vertreten worden ist.

Zusammenfassend ist also zu sagen:

Die Vorderextremität stand steil und aufrecht und war in dem auswärts gedrehten Ellbogengelenk ziemlich stark gebeugt; die Hand war digitigrad und zwar stärker digitigrad als der Fuss und war exaxonisch; sie ruhte auf einem elastischen, dicken Sohlenpolster wie die Elefantenhand.

3. Die Gesamtstellung der Hinterbeine.

Bezüglich der Stellung der Hinterbeine der Sauropoden liegen zwei fundamental verschiedene Auffassungen vor.

Nach der älteren Auffassung, die zuerst von Marsh vertreten wurde und in fast allen neueren Rekonstruktionen, so z. B. in jenen von Osborn, Hatcher, Holland, Matthew, Knight u. a. zum Ausdrucke gebracht erscheint, besaßen die Hinterbeine der sauropoden Dinosaurier elefantenartigen Habitus, mit anderen Worten, sie erscheinen in den betreffenden Zeichnungen steil gestellt und zeigen im Kniegelenk entweder nur eine unbedeutende oder gar keine Ausbiegung nach vorne. In einer Rekonstruktion eines Original Exemplars von *Diplodocus* im Frankfurter Museum erscheint das Kniegelenk des linken Hinterbeins sogar nach hinten durchgedrückt, so dass die Hinterextremität durch diese Montierung eine ganz unmögliche Stellung erhält. Es ist ausgeschlossen, dass ein tetrapodes Landtier jemals eine derartige Knickung des Kniegelenks nach hinten besessen haben könnte, ob es sich nun schreitend oder kriechend fortbewegte.

Hatcher hat das Skelett des *Diplodocus* ebenso wie Marsh das Skelett des *Brontosaurus* im Moment des Schreitens dargestellt. Versuchen wir es, aus der Hatterschen Rekonstruktion ein Bild der Hinterextremität im Ruhezustand zu gewinnen, so ergibt sich eine Beinstellung, bei welcher das Femur gegen den Unterschenkel in einem nach hinten offenen Winkel von 155° geneigt ist, während die beiden Abschnitte der Vorderextremität einen nach vorne offenen Winkel von etwa 145° einschliessen würden. Nach dieser Auffassung würde der Unterschenkel schief nach hinten, der Unterarm schief nach vorne geneigt sein.

Es dürfen jedoch bei der Rekonstruktion des *Diplodocus* zwei sehr wichtige Tatsachen nicht ausser acht gelassen werden: erstens der lange, auf dem Boden nachschleppende Schwanz und zweitens der ausserordentlich lange Hals.

Da der Schwanz zweifellos nicht in freier Balance getragen wurde, wie das bei einigen bipeden Dinosauriern (z. B. *Iguanodon* und *Claosaurus* nach Dollo und Beecher) beim Schreiten oder Laufen der Fall war, sondern auf dem Boden nachschleifte, so ist der Schwanz bei seiner starken Ausbildung gewiss als eine Körperstütze anzusehen. Der hintere Teil des Körpers von *Diplodocus* ruht somit auf drei Stützpunkten: dem Schwanz und den beiden Hinterbeinen, also gewissermassen auf einem Dreifuss.

Die Funktion des mächtigen Schwanzes als Körperstütze musste eine Stellung der Hinterbeine bedingen, die sich von der Beinstellung bei den Proboscidiern, die häufig als durchaus analog betrachtet wird, erheblich unterscheidet. Da bei den Proboscidiern der Schwanz kurz ist und nicht als Stütze dient, sind die Hinterbeine allein die Träger der hinteren Körperhälfte und infolgedessen steil gestellt in der Weise, dass die durch das Hüftgelenk gelegte Senkrechte durch den Tarsus und den Fusssohlenballen der ruhenden Hinterextremität durchgeht. Wenn hingegen der Schwanz als dritte Stütze des hinteren Körperabschnittes funktioniert, so wird die Achse der Hinterextremität nicht mit der durch das Hüftgelenk gelegten Senkrechten zusammenfallen, sondern die Achse der Hinterextremität muss schräg nach vorne gerichtet sein; ich habe diese Stellung in der neuen Rekonstruktion (Taf. III) zum Ausdrucke gebracht. Oberschenkel und Unterschenkel müssen einen nach hinten offenen Winkel gebildet haben, der kaum kleiner gewesen ist als 165° .

Die Stellung der Hintergliedmassen in den Rekonstruktionen von Tornier und Hay beruht auf der falschen Annahme, dass sich *Diplodocus* nach Art der Eidechsen oder Krokodile fortgeschoben hätte.

Die von Tornier dafür beigebrachten morphologischen Gründe sind ausnahmslos nicht stichhaltig. Die Hauptargumente Torniers für eine krokodilartige Stellung der Hinterbeine sind: 1) die Beschaffenheit und Lage der Kniegelenkcondylen und 2) die Form und Lage des Caput femoris. Nun hat aber Tornier die Kniegelenkcondylen zweifellos unrichtig, nämlich als Knicsehnensfortsätze gedeutet. L. Dollo hat schon vor langer Zeit in eingehender Weise den Bau des Dinosaurierfemurs untersucht und gezeigt, dass die Artikulation zwischen Femur und Unterschenkel bei *Iguanodon* in genau derselben Weise wie bei Vögeln stattfindet, da „le fémur de l'*Iguanodon* est bâti sur le type Oiseau et non sur le type Reptile“.

Ein Vergleich der Femora von *Iguanodon* und *Diplodocus* zeigt eine grosse Uebereinstimmung im Profile der distalen Gelenkrollen des Femur, und der Unterschied zwischen beiden liegt vorwiegend darin, dass das distale Femurgelenk bei *Iguanodon* in der Profilansicht, also in sagittaler Richtung, stärker entwickelt ist als bei *Diplodocus*, so dass zweifellos der Aktionsraum des Femur bei *Iguanodon* grösser war als bei *Diplodocus*.

Eine Stellung, wie sie Tornier der Hinterextremität von *Diplodocus* gibt, ist aus morphologischen Gründen ganz ausgeschlossen; aus dem Vergleiche der distalen Gelenkrollen der Femora von *Iguanodon* und *Diplodocus* ergibt sich, dass zwar das Femur mit dem Unterschenkel bei *Iguanodon* einen weit spitzeren Winkel einschloss als bei *Diplodocus*, dass aber keinesfalls bei *Diplodocus* nur der hinterste Abschnitt der distalen Gelenkrollen des Femur mit der Tibia artikuliert, wie dies Tornier darstellt. Wir gelangen vielmehr zu dem Ergebnis, dass Femur und Unterschenkel bei *Diplodocus* im Ruhezustand einen nach hinten offenen Winkel von etwa 165° eingeschlossen haben müssen¹⁾.

Es ist ferner das Caput femoris bei *Diplodocus* ähnlich wie bei *Iguanodon* gebaut, obschon es ovaler, langgestreckt und nicht halbkugelförmig ist. Wir haben aber zu berücksichtigen, dass *Iguanodon*, wie Dollo in klarster Weise nachgewiesen hat, zu den bipeden Dinosauriern gehörte, während *Diplodocus* sicher tetrapod war. Die ovale Form des Caput femoris bei *Diplodocus* spricht nur dafür, dass die Bewegungsebene des Femur und der Aktionsradius desselben bei *Diplodocus* andere waren als bei den bipeden Dinosauriern und dass die hauptsächliche Bewegung fast in sagittaler Richtung, keinesfalls aber in transversaler Richtung verlief.

Vor allem spricht aber gegen die Annahme einer krokodil- oder eidechsenartigen Hinterbeinstellung bei *Diplodocus* die Digitigradie des Hinterfusses, die relative Zehenlänge und die Verkümmernng der Aussenzehen.

Dass der Hinterfuss des *Diplodocus* digitigrad war, geht auf das klarste aus dem Baue und der Anordnung der Metatarsalia hervor, wie schon Hatcher in überzeugender Weise dargelegt hat.

Die Metatarsalia des *Diplodocus* sind nicht, wie dies bei einem plantigraden Tetrapoden unbedingt der Fall sein müsste, in einer Ebene nebeneinandergestellt, sondern unter dem Tarsus in Bogenform angeordnet. Die äusseren Metatarsalia sind bedeutend schwächer entwickelt als die inneren; am stärksten ist das Metatarsale I. Hatcher hat fol-

1) Es ist hervorzuheben, dass schon Hatcher auf die starke Knorpelbedeckung der Extremitätenknochenenden hingewiesen hat. Diese Tatsache muss auch in einer Rekonstruktion dadurch zum Ausdrucke gebracht werden, dass z. B. die Knochen am Kniegelenk, Ellbogengelenk usw. nicht unmittelbar aufeinanderstossend montiert werden, sondern durch entsprechende Zwischenräume getrennt bleiben. Hatcher hat dies in seinen Rekonstruktionen (1901 und 1903) nicht getan, wohl aber ist darauf von Holland bei der Aufstellung des Gipsabgusses Rücksicht genommen worden.

Aus der photographischen Darstellung des Skelettes von *Brontosaurus* im Amerikanischen Museum in New York (Taf. II) sind die verknorpelt gewesenen Knochenenden durch ihre Struktur sofort kenntlich. Alle Enden der Extremitätenknochen waren mit Knorpelmasse überzogen, ebenso das Schultergelenk.

gende Masse angegeben, die ich am Wiener Gipsabgusse nachgemessen habe und als richtig bestätigen kann (No. 94):

Metatarsale I,	Länge	210	mm
„ II,	„	207	„
„ III,	„	215	„
„ IV,	„	190	„
„ V,	„	160	„

Derartige Längenverhältnisse der Metatarsalia in Verbindung mit der Reduktion des Phalangen der Aussenzehen finden sich niemals bei tetrapoden Reptilien, die sich schiebend und nicht schreitend fortbewegen.

Bei langschwänzigen Reptilien, deren Hinterextremitäten zum Fortschieben dienen, wie bei den Eidechsen oder Krokodilen, ist nicht nur der Hinterfuss vollständig plantigrad, sondern die Zehen sind auch dieser Schiebefunktion angepasst. Wer je eine Eidechse bei langsamer oder schneller Fortbewegung beobachtet hat, wird gesehen haben, dass die Hauptarbeit beim Fortschieben des Körpers durch die vierte Zehe geleistet wird, welche von allen Zehen die längste ist, und dass überhaupt alle Zehenglieder Bogenform besitzen, so zwar, dass die Bogenkrümmung nach vorne, die Bogenöffnung aber nach hinten gerichtet ist. Dabei steht die fünfte Zehe auffallend weit von den übrigen ab.

Wenn sich in der Tat *Diplodocus* wie eine Eidechse schiebend fortbewegt hätte, so müsste der morphologische Bau des Hinterfusses uns dies in klarer Weise bestätigen, was jedoch nicht der Fall ist.

Bei den Krokodilen, bei denen die Fortbewegung nicht in gleicher, aber ähnlicher Weise geschieht, ist der Bau des Hinterfusses anders und es kommt in dieser Gruppe bei einigen Formen sogar zum Schwunde der fünften Zehe. Auch hier ist jedoch der Hinterfuss stets plantigrad und die Zehen besitzen die charakteristische Bogenform, wobei die Metatarsalia lang und schlank und die Endphalangen nicht verkümmert sind. Es kann sich also *Diplodocus* auch nicht nach Art der Krokodile fortbewegt haben.

Die Digitigradie des Hinterfusses — Hatcher nennt ihn semiplantigrad — beweist auf das schlagendste, dass *Diplodocus* mit erhobenen Hinterbeinen sich fortbewegte, und zwar kann es sich bei dieser Bewegung nicht um ein Fortschieben, sondern nur um ein Schreiten gehandelt haben.

Ganz abgesehen vom Baue des Hinterfusses, der Art der Gelenkverbindung zwischen Femur und Unterschenkel usf. beweist aber noch ein anderer, sehr wichtiger Umstand, dass *Diplodocus* mit erhobenen Gliedmassen sich fortbewegte: die Querschnittsform des Thorax. Auf dieses Argument hat mich mein verehrter Freund Herr Kustos Fr. Sieben-

rock, einer der genauesten Kenner der lebenden Reptilien, aufmerksam gemacht und ich will schon hier die Bedeutung dieses Argumentes für die Beinstellung des *Diplodocus* geltend machen.

Bei den Reptilien, die bei der Fortbewegung den Bauch und den Thorax nicht vom Boden erheben, sondern schleifen, ist der Thoraxquerschnitt queroval.

Bei den marinen Reptilien und ebenso bei den übrigen lungenatmenden Wassertieren (Cetaceen, Sirenen, Pinnipediern, Ichthyosauriern, Pythonomorphcn, Thalattosuchiern usf.) ist der Thoraxquerschnitt rund oder zum mindesten hochoval.

Bei den tetrapoden höheren Wirbeltieren, die bei der Fortbewegung auf festem Boden den Körper hoch erhoben tragen, ist der Thoraxquerschnitt hochoval oder herzförmig.

Würde *Diplodocus* ein Reptil gewesen sein, das sich mit krokodilartig gestellten Gliedmassen fortschob, so müsste der Thoraxquerschnitt unbedingt queroval sein.

Das ist jedoch nicht der Fall, und wir können im Gegenteil mit voller Sicherheit aus der Rippenkrümmung und den Gelenkverbindungen zwischen den Wirbeln und Thoraxrippen feststellen, dass der Querschnitt des Thorax von *Diplodocus* schmal und herzförmig gewesen ist.

Ist somit auf diese Weise erwiesen, dass der Thorax hoch erhoben getragen wurde, so erhalten wir dadurch einen weiteren wichtigen Beweis dafür, dass die Gliedmassen nicht wie bei einer Eidechse oder einem Krokodil funktionierten, sondern steil gestellt gewesen sind.

Uebrigens hat Tornier in seiner Rekonstruktion des *Diplodocus* den Thorax gleichfalls nicht auf dem Boden aufruhend dargestellt. Diese Auffassung würde zu der Vorstellung führen, dass das Tier sich fortschob, aber dabei den ausserordentlich schweren Körper über den Boden frei erhoben trug. Das würde eine Muskelleistung der Gliedmassen bedingen, die in gar keinem Vergleich zu jener eines sich fortschiebenden oder eines schreitenden Tetrapoden mit steilgestellten Gliedmassen stünde.

Hay hat diese Schwierigkeit, die sich der Annahme einer niedrigen Beinhaltung entgegenstellt, ganz richtig gefühlt und daher konsequenterweise in seiner Rekonstruktion den Thorax des *Diplodocus* als tonnenförmig und auf dem Boden aufruhend gezeichnet. Dass dies mit den zu beobachtenden morphologischen Verhältnissen bei *Diplodocus* nicht in Einklang gebracht werden kann, geht aus den obigen Ausführungen hervor.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die hinteren Gliedmassen des *Diplodocus* hoch und steil gestellt getragen wurden, in ihrer Funktion als Stützorgane wesentlich unterstützt durch den auf dem Boden nachschleppenden schweren Schwanz, und dass die Art der Fortbewegung nicht eine schiebende, sondern eine schreitende war.

Zusammenfassend ist also zu sagen:

Die Hinterextremitäten standen steil aufrecht, der Oberschenkel war gegen den Unterschenkel sehr mässig

gebeugt und die Gesamtachse der Extremität stand schräge nach vorne, da die Last des hinteren Körperteils auf dem vom Schwanz und den Hinterbeinen gebildeten Dreifuss aufruhete; der Fuss war digitigrad und die zwei äusseren Zehen verkümmert und krallenlos; der Fuss war exaxonisch wie die Hand.

4. Der Thorax.

Betrachten wir das Profil des Thorax in der Rekonstruktion des *Diplodocus Carnegiei* von J. B. Hatcher, so fällt uns auf, dass die Achse der hinteren sechs Thoracalwirbel vom Sacrum an geradlinig und fast horizontal nach vorne verläuft und dass erst die Achse des vorderen Brustwirbelabschnittes, also die der vorderen vier Wirbel, sich ein wenig nach unten senkt.

In der Rekonstruktion des *Diplodocus longus* im Frankfurter Museum bildet das Profil der Thoracalwirbel einen sanft geschwungenen Bogen, indem vom Sacrum an gegen vorne die Thoracalwirbel ein wenig ansteigen, in der Mitte des Thorax den Scheitel des Bogens erreichen und sich von da an nach vorne wieder in derselben Krümmung herabsenken.

In der Rekonstruktion des *Diplodocus* von Tornier bildet die Achse der Thoracalwirbel eine vom Sacrum an gerade aufsteigende Linie ohne Krümmung in irgendeinem Teile der Thoracalwirbelregion, so dass der vorderste Brustwirbel bedeutend höher liegt als das Sacrum.

Dass alle diese Darstellungen unrichtig sind, geht in klarer Weise aus der Form der Wirbelkörper hervor, wie sie aus dem Gipsabgüsse im Wiener Hofmuseum klar zu ersehen ist.

Die vorderen und hinteren Gelenkflächen der Thoracalwirbel bilden nämlich keine parallelen Ebenen, sondern konvergieren sehr stark nach unten. Diese Verhältnisse gehen aus den Abbildungen der Hatterschen Monographie (l. c. Taf. VII und VIII) nicht so klar hervor wie aus der Untersuchung der Gipsabgüsse der Thoracalwirbel. Da diese am Wiener Gipsabgüsse nach der Rekonstruktion Hatters montiert sind, kann man deutlich wahrnehmen, dass die Wirbelzentren zwar am Oberrande enge aneinander schliessen, am Unterrande aber weit auseinanderklaffen.

Daraus ergibt sich, dass das in der Rekonstruktion Hatters angenommene Thoracalprofil nicht richtig sein kann, sondern dass die Thoracalwirbel vom Sacrum angefangen in einem Bogen nach vorne verlaufen, und zwar in einem Bogen, der weit stärker als bei der Frankfurter Rekonstruktion gekrümmt ist.

Da die Thoracalwirbelzentren gewissermassen dieselbe Form zeigen wie Gewölbesteine¹⁾, so erhalten wir ein Thoracalprofil, das sich von den

1) Natürlich ist dabei in Rechnung zu ziehen, dass die Wirbel opisthocöl sind, besonders stark die vordersten.

in den bisherigen Rekonstruktionen angenommenen wesentlich unterscheidet.

Während der vorderste Brustwirbel in der Rekonstruktion von Hatcher in derselben Höhe über dem Boden steht wie das Sacrum, muss er infolge der stärkeren Krümmung des Thoracalprofils weit tiefer liegen als das Sacrum, und zwar ungefähr in der Höhe des Trochanter quartus des Femur.

Dass diese stärkere Krümmung richtig ist, geht ausserdem auch aus dem Verhalten der Neurapophysen in klarer Weise hervor.

In der Hatterschen Rekonstruktion sind die Entfernungen und die Richtung der Neurapophysen in der Thoracalregion sehr unregelmässig und ungleichmässig. Während die Dornfortsätze der hintersten Dorsalwirbel weit auseinanderstehen und ziemlich stark divergieren, tritt plötzlich an dem vom Sacrum aus nach vorne gezählten vierten Wirbel eine Antiklinie ein; die Dornfortsätze konvergieren nach oben, richten sich auf den weiter vorne folgenden Wirbeln nach hinten auf, sind einander stark genähert und rücken erst wieder auf den vordersten Brustwirbeln weiter auseinander.

Diese eigentümliche Richtung der Neurapophysen ist dadurch bedingt, dass Hatcher für die Wirbel in der hinteren Hälfte des Thorax eine horizontale und geradlinige Achsenstellung annahm. Sowie die Wirbel derart angeordnet werden, dass das Profil der Wirbelsäule des Thoracalabschnittes einen gleichmässig geschwungenen Bogen darstellt, so verschwindet sofort die Antiklinie der Dornfortsätze und die Unterschiede in den Abständen der Neurapophysen werden gleichmässiger.

Nicht nur die Form der Gelenkflächen der Thoracalwirbel, sondern auch die Form und Stellung der Neurapophysen beweisen also auf das klarste, dass das Profil des Thoracalwirbelabschnittes einen ziemlich stark gekrümmten Bogen bildete.

Eine Stellung, wie sie Tornier der Wirbelsäule in diesem Körperabschnitt gibt, ist bei den erörterten Formverhältnissen der Thoracalwirbel ganz unmöglich.

Eine ausserordentlich wichtige, aber nicht leicht zu entscheidende Frage ist die Länge des Thorax, bezw. die Zahl der rippentragenden Thoracalwirbel.

Hatcher hat im ganzen für *Diplodocus Carnegici* elf Thoracalwirbel angenommen. Der letzte, elfte Thoracalwirbel trägt keine Rippe, sondern ist mit dem Sacrum vereinigt, das aus drei echten Sacralwirbeln und dem mit dem Sacrum fest verschmolzenen vordersten Caudalwirbel besteht, der sich an der Verbindung mit dem Ilium beteiligt, was bei dem letzten, mit dem Sacrum zuweilen verschmolzenen Thoracalwirbel niemals beobachtet wurde. Hatcher sagt, dass das Sacrum „may be regarded as composed of either three, four or five vertebrae according to the individual conception as to which should be considered as sacral vertebrae“.

Hatcher nahm an, dass *Diplodocus* nur zehn rippentragende Thoracalwirbel besass. Diese Annahme beruht auf den Angaben des Präparators Mr. Coggeshall, welcher unter der Leitung von Wortman die Blosslegung und Ausgrabung des Skelettes No. 84 durchführte, bei welchem zehn rippentragende Thoracalwirbel erhalten sind.

Nun ist aber gerade aus den Mitteilungen von A. S. Coggeshall klar zu erschen, dass die Serie der Thoracalwirbel nicht unversehrt in einer geschlossenen Reihe bei dem Skelett No. 84 erhalten war, sondern dass nur die hinteren sieben Rückenwirbel in einer kontinuierlichen Reihe gefunden wurden, „more or less completely interlocked by their zygapophyses“.

Dagegen hebt Coggeshall ausdrücklich hervor, dass „the eighth and ninth presacrals were interlocked, but shifted somewhat from their natural position, and stood on end, the ninth lying on top of the eighth. The tenth and eleventh were also interlocked. The twelfth presacral or last (fifteenth) cervical was considerably removed from the succeeding dorsals and less so from preceding cervicals.“

Dabei ist aber sehr wichtig, dass die genauen Entfernungen, in denen die Wirbel des Skelettes No. 84 voneinander verstreut gefunden wurden, nicht sichergestellt sind. Die von Dr. L. Wortman geführte Expedition im Jahre 1899 (unter der Assistenz der Herren W. H. Reed und A. S. Coggeshall) hatte keine Zeichnung des Skelettes No. 84 in situ entworfen; erst im nächsten Frühjahr (1900) kehrte W. H. Reed an die Fundstätte zurück und entwarf aus seiner Erinnerung eine Skizze des Fundes, die Dr. L. Wortman und A. S. Coggeshall vorgelegt und von beiden Herren als „essentially correct“ befunden wurde.

Es ist gewiss nicht anzunehmen, dass sich alle drei Expeditionsmitglieder in den hauptsächlichsten Punkten, welche die relative Lage der Skelettelemente des Exemplares No. 84 betreffen, geirrt haben sollten. Gleichwohl hätte sicher keiner der drei Herren nach Verlauf eines Jahres mit voller Bestimmtheit die genaue Entfernung zweier Wirbel oder anderer Skeletteile angeben können; aber gerade darauf kommt es in dem vorliegenden Falle an, da wir uns die Frage vorlegen müssen, ob nicht im vordersten Abschnitte des Thorax ein oder zwei Wirbel bei dem Skelette No. 84 fehlen, wie schon J. B. Hatcher im Jahre 1900 in der „Science“ vermutungsweise ausgesprochen hatte.

Betrachten wir die vordersten Thoracalwirbel, so sehen wir, dass zwischen ihnen ausserordentliche Formdifferenzen bestehen. Die Unterschiede zwischen den Zentren der von Hatcher als ersten und zweiten Thoracalwirbel bezeichneten Wirbel sind sehr gross und betreffen namentlich die Länge der Wirbelkörper; der vordere ist 510, der folgende 416 mm lang. Ebenso gross ist die Formdifferenz der Neurapophysen; entsprechend der grösseren Länge des von Hatcher als ersten bezeichneten Thoracal-

wirbels ist die Neurapophyse dieses Wirbels doppelt so breit (in sagittaler Richtung) als auf dem nächstfolgenden Wirbel.

Während zwischen allen übrigen Wirbeln allmähliche Formübergänge vorhanden sind, ist dies bei den supponierten Thoracalwirbeln 1 und 2 nicht der Fall. Dieser scharfe Gegensatz legt uns die Vermutung nahe, dass zwischen diesen beiden Wirbeln ein Wirbel fehlt, der den Uebergang vermittelte.

Gerade an dieser Stelle ist der früher erwähnte Riss im Skelette vorhanden, wie aus der Skizze von Reed und den Angaben von Wortman und Coggeshall hervorgeht. Es ist also, da hier die Wirbel aus ihrem Zusammenhange gerissen waren, sehr wahrscheinlich, dass zwischen den von Hatcher für den ersten und zweiten gehaltenen Thoracalwirbeln ein Wirbel lag, der verloren gegangen ist.

Eine Lösung dieser Frage bietet das Skelett des *Diplodocus longus*, welches im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt am Main aufgestellt ist.

Bei diesem Skelett sind zehn rippentragende Brustwirbel vorhanden; dann folgen die zwei hintersten Halswirbel; der drittletzte Halswirbel fehlt; dann folgen, von hinten an gezählt, der vierte und fünfte Halswirbel, während alle vorderen bis zum Epistropheus fehlen.

Vergleichen wir die vorderen Brustwirbel dieses Skelettes mit jenen des Skelettes No. 84 von *Diplodocus Carnegiei*, so ergeben sich wesentliche Unterschiede.

Die hinteren Thoracalwirbel stimmen in ihrer Gesamtform an beiden Skeletten überein; bei den vorderen Thoracalwirbeln ist das nicht der Fall.

Während bei dem Exemplar No. 84 des *Diplodocus Carnegiei* zwischen dem ersten und zweiten Thoracalwirbel (nach Hachers Zählung) ein scharfer Formunterschied besteht, ist dieser beim Frankfurter Exemplar des *Diplodocus longus* an den beiden vorderen Thoracalwirbeln nicht vorhanden. Die Wirbellängen, die Neurapophysenformen, die Querfortsätze und ihre Artikulationsfacetten für die Rippen sind an den aneinander schliessenden Thoracalwirbeln 1 und 2 nicht so fundamental verschieden wie bei dem Exemplar No. 84 von *Diplodocus Carnegiei*.

Bei genaueren Vergleichen sieht man, dass zwar der zweite Thoracalwirbel beider Wirbelsäulen formident ist, der erste aber nicht.

Der vorderste Thoracalwirbel des Frankfurter Skelettes bildet in seiner Gesamtform den Uebergang zwischen dem zweiten Thoracalwirbel (nach Hachers Zählung) und dem ersten Thoracalwirbel (nach Hachers Zählung), während der letztere beim Frankfurter Skelette überhaupt fehlt.

Auf diese Weise erklärt sich der scharfe Gegensatz zwischen den beiden ersten Thoracalwirbeln nach der Zählung Hachers sehr leicht; es fehlt eben dem Skelette No. 84 des *Diplodocus Carnegiei* der am Frankfurter Skelette erhaltene Wirbel und es ergibt sich somit, dass

Hatcher mit seiner im Jahre 1900 ausgesprochenen Vermutung durchaus im Rechte war.

Wenn man den ersten Thoracalwirbel (nach Hatcher's Zählung) mit dem 15. Halswirbel vergleicht, so ergeben sich auch hier ebensogrosse Formdifferenzen wie zwischen den beiden ersten Thoracalwirbeln (nach Hatcher's Zählung). Da an der betreffenden Stelle die Wirbel aus ihrem Zusammenhang gerissen waren, musste die gleichfalls von Hatcher schon 1900 ausgesprochene Vermutung überprüft werden, ob ein Wirbel an dieser Stelle fehlt, also der Uebergangswirbel zwischen dem 15. Halswirbel und dem ersten Thoracalwirbel (nach Hatcher's Zählung).

Am Frankfurter Exemplar ist ein solcher Wirbel nicht vorhanden.

Dass aber hier ein Wirbel zu ergänzen ist, beweisen nicht nur der Riss durch die Wirbelsäule des Skelettes No. 84 und die erwähnten Formdifferenzen zwischen dem ersten Thoracalwirbel (nach Hatcher's Zählung) und dem 15. Halswirbel, sondern namentlich das Vorhandensein der ersten Rippe, die bei zwei Skeletten gefunden wurde.

Die morphologische Bestimmung dieses Knochens hat ausserordentliche Schwierigkeiten bereitet. Hatcher hat zuerst (1901) diesen Knochen, der bei den übrigen Rippen lag, und zwar beim Skelette No. 84 zwischen einer Sternalplatte und der rechten Scapula, als Clavicula („supposed clavicle“) bezeichnet, hat aber selbst darauf hingewiesen, dass bei Dinosauriern noch niemals eine Clavicula beobachtet worden war. Dass der Knochen eine Rippe sein könnte, wurde von Hatcher verneint („It evidently is not a rib“), er sprach sich indessen nicht mit voller Bestimmtheit für die Bestimmung des Knochens als Clavicula aus.

Zwei Jahre später (1903) beschrieb Hatcher einen zweiten Knochen von ähnlicher Form, der zweifellos mit dem früher beschriebenen homolog ist, aber der entgegengesetzten Körperhälfte angehört (Skelett No. 622). Der Hinweis auf die Asymmetrie des Knochens ist vollkommen berechtigt, ebenso der von Hatcher daraus abgeleitete Schluss: „This bone ... is to all appearances a paired bone“.

Hatcher hat zuerst die Möglichkeit erwähnt, dass dieser Knochen als Os penis gedeutet werden könnte, hat aber seiner Meinung Ausdruck gegeben, dass diese Deutung haltlos sei. Baron Franz Nopcsa hat 1905 die von Hatcher abgelehnte Auffassung dieser Knochen als Penisknochen zu begründen versucht; gegen diese Auffassung spricht die zweifellose Asymmetrie dieser Knochen sowie die Lage des Knochens zwischen Scapula und Sternum beim Skelette No. 84, vor allem aber, dass bei Reptilien noch niemals Penisknochen beobachtet worden sind.

G. Tornier endlich hat (1909) diesen Knochen als Episternum gedeutet.

Bei eingehenden Vergleichen der Gipsabgüsse beider Exemplare dieses fraglichen Knochens, bei welchen mich mein verehrter Freund Kustos F. Siebenrock unterstützte, kam ich zu dem Ergebnisse, dass sie weder als Ossa penis, noch als Episterna, noch als Claviculae gedeutet werden

können. Herr Kustos F. Siebenrock hat zuerst die Ansicht ausgesprochen, dass es sich nur um Rippen handeln könne und wir beide sind nach sorgfältiger Untersuchung zu der Ueberzeugung gelangt, dass die beiden Knochen nur als die vordersten Rippen gedeutet werden können und zwar gehören diese Rippen der Skelette No. 84 und 662 entgegengesetzten Körperseiten an.

Für diese Deutung sind vor allem folgende Tatsachen massgebend gewesen:

- 1) Die Gabelung der Knochen am proximalen Ende.
- 2) Die übereinstimmende Form der Gabelenden mit dem Tuberculum und Capitulum der vorderen Rippen.
- 3) Die Krümmung und der Querschnitt der Knochen.
- 4) Die Abflachung der Knochen am distalen Ende.
- 5) Die Lage dieser Abflachung.
- 6) Das Grössenverhältnis der beiden Knochen im Vergleich zu der vordersten Rippe nach Hatchers Zählung.
- 7) Die Lage des einen Knochens zwischen Sternum und Scapula in der Nähe der übrigen Rippen beim Skelette No. 84.

Dazu ist folgendes zu bemerken:

Wenn es sich, wie aus der proximalen Gabelung beider Knochen zu schliessen ist, um eine Rippe handelt, so kann nur die erste Rippe in Betracht kommen, da bei den Reptilien die ersten Rippen eine ähnliche Krümmung und Abflachung aufweisen und auch das Capitulum und Tuberculum näher steht als auf den hinteren Rippen. Die letzte Rippe kann es nicht sein, da diese Rippe erhalten ist; ausserdem zeigt sie eine kolbige Gesamtform, ist nicht abgeplattet und besitzt eine andere Krümmung.

Die proximalen Enden der Gabel sind jedenfalls mit Knorpel überzogen gewesen. Dafür spricht sowohl die Oberflächenbeschaffenheit der beiden Enden wie die ungleiche Länge der Gabelstücke bei No. 84 und 662.

Es ist aber kein Wirbel vorhanden, zu welchem diese Rippen passen würden, da der vorderste Thoracalwirbel des Exemplars No. 84 die zugehörigen Rippen besitzt und ausserdem die Capitular- und Tubercularfacetten zu weit voneinander abstehen, als dass an die Zugehörigkeit der Rippe zu diesem Wirbel gedacht werden könnte.

Nun haben wir aber gesehen, dass die grosse Formdifferenz zwischen dem 15. Halswirbel und ersten Thoracalwirbel (nach Hatchers Zählung) die Vermutung nahelegte, dass an dieser Stelle ein Wirbel fehlt.

Dazu kommt, dass an der kritischen Stelle das am vollständigsten bekannte Skelett No. 84 zerrissen war und die Wirbel nicht aneinander schlossen.

Auch das Frankfurter Exemplar ist in der vorderen Thoracalregion nicht komplett, da, wie ich gezeigt habe, der erste Thoracalwirbel (nach Hatchers Zählung) diesem Skelette fehlt. Die Lücke umfasst daher nicht nur einen, sondern zwei Wirbel. Eben solche Lücken bestehen auch in der Halsregion.

Nun haben wir aber noch die erste Rippe bei zwei Exemplaren erhalten und müssen daher an dieser Stelle einen Wirbel ergänzen, der somit als der erste Thoracalwirbel zu bezeichnen ist.

Daraus ergibt sich, dass *Diplodocus* nicht zehn rippentragende Wirbel besass, wie Hatcher und alle anderen Bearbeiter des *Diplodocus* annahmen, sondern zwölf, von denen aber bisher nur elf bekannt sind. Der Thorax ist somit viel länger, als bisher angenommen wurde.

5. Der Hals.

Der Hals, der nach den Untersuchungen Hachers 15 Wirbel umfasst (mit dem jedenfalls vorhanden gewesen Proatlas¹⁾ im ganzen 16) zeigt in den Rekonstruktionen von Hatcher (1901 und 1903) und Holland (1906) nur eine ganz unbedeutende S-förmige Biegung und wurde nach der Auffassung beider Autoren schräg nach unten geneigt getragen, so wie dies schon von Marsh für *Brontosaurus* angenommen worden war.

Tornier (1909) hat dagegen die Meinung vertreten, dass *Diplodocus* seinen Hals nicht gerade oder schräg nach unten vorgestreckt, sondern hoch erhoben trug, und zwar muss nach Tornier das Halsprofil ähnlich wie bei den straussartigen Vögeln eine starke S-förmige Krümmung besessen haben. In der Rekonstruktion Torniers erscheint der Hals des *Diplodocus* hoch aufgerichtet und soweit zurückgebogen, dass der Schädel senkrecht über den Schultergürtel zu stehen kommt.

Tornier ist zweifellos im Rechte, wenn er für das Halsprofil des *Diplodocus* eine S-förmige Biegung annimmt. Unter den zahlreichen Gründen, die Tornier für seine Ansicht anführt, fehlt aber gerade der wichtigste.

Bei einer auch nur flüchtigen Betrachtung des Gipsabgusses der Halswirbel des *Diplodocus Carnegiei* sieht man sofort, dass die Prä- und Postzygapophysen der Halswirbel in der von Hatcher angenommenen Profillinie sich nicht decken, sondern klaffen.

Reiht man die Halswirbel derart aneinander, dass sich die Zygapophysen decken, so ergibt sich dabei eine ziemlich starke Krümmung der Halswirbelregion, derart, dass der hintere Halsabschnitt einen nach unten, der vordere dagegen einen nach oben konvexen Bogen bildet, so dass also in der Tat eine S-förmige Profillinie des Halses resultiert, die jedoch nicht so stark S-förmig gebogen ist, wie Tornier annahm. Es ist aber dem Tiere gewiss möglich gewesen, den Hals stärker zu biegen, als dies in der von mir ausgeführten Rekonstruktion zum Ausdrucke kommt; ich bin aber

1) Der Proatlas des *Diplodocus* ist bisher unbekannt, war aber bei dieser Sauropodengattung gewiss ebenso vorhanden wie bei *Morosaurus* und *Brontosaurus*. Vgl. darüber O. C. Marsh, Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs, Part. VI, Restoration of *Brontosaurus*. — American Journal of Science, vol. XXVI, 1883, p. 82. — L. Dollo, Cinquième note sur les Dinosauriens de Bernissart. — Bulletin Musée R. d'Hist. nat. de Belgique, T. III, Bruxelles 1884, p. 129—135.

der Meinung, dass bei der wissenschaftlichen Rekonstruktion eines fossilen Tieres die Normalstellung zum Ausdrucke gebracht werden soll.

Würde das Thoraxprofil in der Weise verlaufen, wie es Tornier angenommen hat, so würde der Hals viel steiler erhoben gewesen sein, da nach Torniers Rekonstruktion das Profil der Wirbelsäule gleichmässig vom Schwanzende angefangen gegen vorne ansteigt.

Nun habe ich aber schon früher nachzuweisen gesucht, dass das Thoraxprofil keineswegs konstant von hinten unten nach vorne oben ansteigt, sondern dass im Gegenteil das vordere Ende der Thoracalwirbelregion viel tiefer liegt als das Sacrum und dass nur die hinteren vier rippentragenden Wirbel etwas höher liegen als die Sacralwirbel und somit die höchste Stelle in der gesamten Wirbelreihe einnehmen.

Bei dieser starken Neigung des Vorderabschnittes der Thoracalwirbelregion muss natürlich das Halsprofil ein anderes sein als in der Rekonstruktion Hatchers einerseits und jener Torniers andererseits.

Tornier hat nachzuweisen gesucht, dass *Diplodocus* eine stark entwickelte Halsmuskulatur besass. Auch hierin ist Tornier im Rechte und die von ihm angeführten Gründe (starke Gabelung der Neurapophysen in der Hals- und Rückenregion) sind zutreffend; das „Vorhandensein der langen Knochenzapfen auf jeder Halswirbelunterseite“, welche Tornier als „die verknöcherten Endsehnen der Muskeln der Halsunterseite“ ansieht, kommt wohl auch bei Beurteilung der Stärke der Halsmuskulatur in Betracht, obgleich es sich in diesen Bildungen keineswegs um „verknöcherte Endsehnen“, sondern zweifellos um Halsrippen handelt¹⁾.

Wir haben uns nun mit der Frage zu beschäftigen, ob die Schädelachse in die Verlängerung der Halsachse fällt, oder ob sie senkrecht zu derselben steht.

Marsh hatte darauf aufmerksam gemacht, dass der Occipitalcondylus „is hemispherical in form, and seen from behind subtrilobate in outline. It is placed nearly at right angles to the long axis of the skull.“

1) In denselben Irrtum wie Tornier ist auch Herr Dr. H. Stremme verfallen, der in der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift (N. F. 8. Bd., 12. Dezember 1909, Heft No. 50, pag. 796—799) über die Frage „Wie ist *Diplodocus* richtig aufzustellen?“ geschrieben und diese Frage im Sinne Torniers entschieden hat.

Obwohl diese Arbeit im wesentlichen den Charakter eines Referates der Tornierschen Arbeit trägt, so wäre doch eine etwas grössere Genauigkeit wünschenswert gewesen. Herr Dr. H. Stremme scheint der Meinung zu sein, dass die erste Rekonstruktion des *Diplodocus* von Marsh herrührt (l. c., pag. 796, 797, Fig. 5), da er zu der von Holland 1906 entworfenen Rekonstruktion hinzusetzt „nach Marsh“. Wenn eine so entschiedene Behauptung aufgestellt wird wie „*Diplodocus* und seine Verwandten sind sicher unrichtig aufgestellt“ (l. c. pag. 797), so ist man zu einem solchen Urteil doch wohl erst nach einer gründlichen Kenntnis der umfangreichen Dinosaurierliteratur berechtigt. Herr Stremme hat auch übersehen anzugeben, aus welcher Quelle seine Angabe stammt, dass *Triceratops* einen „langen Eidechschwanz“ besass, der die Unrichtigkeit der bisherigen Rekonstruktionen beweisen soll. Solche Irrtümer sollten auch in einem Referat nicht unterlaufen.

Hatcher hat in beiden Rekonstruktionen des *Diplodocus Carnegiei* (1901 und 1903) die Schädelachse in die Verlängerung der Halsachse gestellt.

Holland hat dagegen in der von ihm in einigen Punkten abgeänderten Rekonstruktion des *Diplodocus Carnegiei* von Hatcher (1906) die Schädelachse in steilem Winkel gegen die Halsachse gestellt und diese Auffassung auch bei der Aufstellung des Gipsabgusses im Wiener Hofmuseum zum Ausdrucke gebracht.

Tornier (1909) pflichtet Holland in diesem Punkte bei und schliesst daraus, dass der Kopf beim Stehen und Schreiten nur bei sehr steil emporgerichtetem Halse getragen wurde.

In der Tat würde die Lage des Occipitalcondylus auf der Unterseite des Schädels die Vermutung Hollands und Torniers rechtfertigen, wenn wir nicht den Atlas und Epistropheus kennen würden, die in klarer Weise zeigen, wie der Schädel des *Diplodocus* einlenkte und in welcher Weise er getragen wurde.

Der Atlas des *Diplodocus* ist nur in einem Exemplar bekannt (No. 969 im American Museum of Natural History, New York). Aus den von Marsh mitgeteilten Abbildungen geht hervor, dass die craniale Gelenkgrube des Atlas den Condylus wie eine grosse Schale von drei Vierteln eines Kreisumfanges umfasste und dass sie sich schräge unter ihn schob; Hatcher hat die Art der Gelenkverbindung zwischen Atlas und Schädelcondylus ganz richtig zur Darstellung gebracht.

Der Epistropheus besitzt einen langgestreckten Körper, dessen Vorderseite sehr schräg von vorne oben nach unten hinten abfällt; dieselbe Neigung besitzt die Hinterseite des Wirbelkörpers, so dass derselbe im Profil ein schiefwinkliges Parallelogramm darstellt.

Bei richtiger Verbindung der folgenden Halswirbel, beziehungsweise bei völliger Deckung der Zygapophysalgelenke ergibt sich, dass der vorderste Halsabschnitt einen nach oben ziemlich stark konvexen Bogen bildete, sowiedass die Schädelachse trotz der Lage des Condylus in die Fortsetzung der Halsachse fällt, aber keinen stumpfen oder gar rechten Winkel mit ihr einschloss.

Daraus ergibt sich, dass Hatchers Rekonstruktion aus dem Jahre 1901 nur unwesentlich abzuändern ist, da Hatcher die erwähnte Krümmung des vordersten Halsabschnittes schwächer angenommen hat, als sie in der Tat gewesen sein muss.

Der Hals war zwar muskulös, dürfte aber schlank und in ähnlicher Weise beweglich gewesen sein, wie dies z. B. beim Strauss oder beim Kasuar der Fall ist.

Wenn auch die Normalstellung des Halses die in meinen beiden Rekonstruktionen wiedergegebene gewesen sein dürfte, so konnte doch zweifellos der Schädel hoch über den Körper emporgehoben und ebenso bis zum Boden gesenkt werden. Die erstere Stellung, also die Hochstellung des

Schädels, fand wahrscheinlich dann statt, wenn das im Wasser stehende Tier Atem holen wollte. Wie später noch erörtert werden soll, kann an der vorwiegend aquatischen Lebensweise des *Diplodocus* kaum gezweifelt werden.

6. Der Schwanz.

Der Schwanz des *Diplodocus* hat die doppelte Aufgabe eines Stützorgans und einer Verteidigungswaffe.

Holland hat nachgewiesen, dass der Schwanz aus 73 Wirbeln besteht; die letzten sind ausserordentlich zart, schlank und lang und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass das Hinterende des Schwanzes peitschenartig war und auch wie eine Peitsche zur Verteidigung benützt wurde.

Die Grössenverhältnisse des in den Museen von London, Paris, Wien und Bologna aufgestellten Abgusses mehrerer kombinierter Individuen sind aus dem Grunde unrichtig, weil die kombinierten Individuen (No. 84, gefunden 1899; No. 94, gefunden 1900; No. 307, gefunden 1903) verschieden alte und daher verschieden grosse Tiere darstellen; No. 84 ist am grössten, No. 307 am kleinsten. Da nur die vordersten 12 Caudalwirbel dem grössten Exemplar No. 84 angehören, so scheint sich, wenn wir den kombinierten Abguss betrachten, der Schwanz rasch zu verjüngen; würden die hinteren Caudalwirbel in entsprechenden Verhältnissen vergrössert modelliert und den vordersten 12 angereiht werden, so würde dieser Gegensatz verschwinden und die Verjüngung des Schwanzes nach hinten nicht so stark in Erscheinung treten.

In der gegenwärtigen Aufstellung des Wiener Exemplars klaffen die Wirbel und ihre Zygapophysen decken sich nicht. Zeichnet man die einzelnen Wirbel und reiht diese Zeichnungen aneinander, so dass die Zygapophysen gedeckt sind, so verändert sich das Schwanzprofil im Vergleich zu der Hatcher'schen Rekonstruktion ein wenig, indem das Schwanzprofil einen schärferen Bogen bildet. Es ist dies aber ein so unbedeutender Unterschied, dass ich in der neuen Rekonstruktion keine Rücksicht darauf genommen und den Schwanz in derselben Profilstellung gezeichnet habe, wie es Hatcher 1901 getan hat.

Ich hatte zuerst vermutet, dass der Schwanz sich steiler vom Becken nach abwärts senken würde, als dies Osborn, Hatcher und Holland angenommen haben; es würde eine derartige steilere Neigung aus dem grossen Gewichte des Schwanzes zu vermuten sein. Die Vorder- und Hinterflächen der Wirbelkörper wie auch die Zygapophysalgelenke beweisen jedoch, dass der Schwanz in derselben Weise getragen wurde, wie die genannten Autoren angenommen haben. Dass der Schwanz beim Gehen auf dem Boden nachschleifte, ist zweifellos; ebenso kann es nicht zweifelhaft sein, dass der Schwanz als Körperstütze, gewissermassen als Anker funktionierte.

Würden wir nicht aus anderen morphologischen Charakteren zu dem Schlusse gedrängt worden sein, dass *Diplodocus* mit erhobenen Gliedmassen

schritt und sich nicht vorwärts schob, wie Hay und Tornier annehmen, so müssten uns darüber die Form der vorderen Schwanzwirbelzentren und ihre Zygapophysen belehren, welche in überzeugender Weise dartun, dass das Profil des Schwanzes nicht geradlinig, sondern im vorderen Abschnitt stark gekrümmt war.

VII. Ergebnisse der kritischen Untersuchungen über die Rekonstruktion von *Diplodocus*.

1) *Diplodocus* besass einen hohen, schmalen, im Querschnitte herzförmigen Thorax, der von den vier Extremitäten gestützt wurde. Das Hauptgewicht des Thorax ruhte auf den Vorderbeinen, während die schwere Beckenregion von den Hinterbeinen und dem Schwanz gestützt wurde.

2) Die Hinterbeine waren in der Ruhestellung etwas nach vorne gespreizt, da sie mit dem Schwanz eine Art Dreifuss für den schwersten Teil des Körpers, die Beckenregion, bildeten. In dieser Ruhestellung schlossen Oberschenkel und Unterschenkel miteinander einen Winkel von ungefähr 165° ein.

3) Die Vorderbeine waren im Ellbögen gelenk stark gebeugt; die Scapula schloss mit der Wirbelsäule einen Winkel von $48-50^{\circ}$ ein, der Humerus mit der Scapula (in Ruhestellung) 125° , der Unterarm mit dem Humerus (in Ruhestellung) ungefähr 120° .

4) Das Ellbogengelenk war nach aussen gewendet, so dass die Unterarmachsen nach vorne, innen und unten konvergierten, im Gegensatz zu den divergierenden Unterschenkelachsen.

5) Hand und Fuss waren digitigrad; die Metapodien standen in bogenförmiger Reihe steil aufgerichtet.

6) Der durch Hand und Fuss laufende Körperdruck ging nicht durch die Mitte von Hand und Fuss, sondern durch die Aussenseite; Hand und Fuss waren exaxonisch.

7) Die Aussenfinger und Aussenzehen besaßen rudimentäre Endphalangen, während die inneren bekrallt waren; Hand und Fuss ruhte wie bei den Elefanten auf einem elastischen Sohlenkissen.

8) Im Fuss waren nur die drei inneren Zehen bekrallt, und zwar trug die erste Zehe die stärkste und kürzeste, die dritte die schwächste und längste Krallen.

9) In der Hand war nur der Daumen bekrallt, und zwar besaß derselbe nur eine Grundphalange und die Krallenphalange; die übrigen Finger besaßen nur je eine Grundphalange.

10) Die Metacarpalia waren bedeutend schlanker und länger als die Metatarsalia. Der Carpus stand also viel höher über dem Boden als der Tarsus.

11) Die Hand war in höherem Grade digitigrad und steiler aufgerichtet als der Fuss.

12) Die Fortbewegung geschah durch Schreiten, nicht aber durch Kriechen und Fortschieben.

13) Der Bauch schleifte nicht auf dem Boden, sondern wurde hoch erhoben getragen.

14) Der Thorax füllte den ganzen Raum zwischen Becken und Schultergürtel aus.

15) Das Thoraxprofil war gleichmässig bogenförmig gekrümmt; die höchste Stelle des gesamten Körperprofils wurde durch die Neurapophysen der hinteren vier Brustwirbel bezeichnet, während der vorderste Brustwirbel ungefähr in der Höhe des Trochanter quartus des Femur lag.

16) Die Gesamtzahl der Thoracalwirbel betrug 12, doch ist der vorderste unbekannt.

17) Der von Hatcher als Clavicula (?), von Nopcsa als Os penis und von Tornier als Episternum gedeutete Knochen, der in zwei Exemplaren vorliegt, ist die erste Rippe.

18) Die Gesamtzahl der Halswirbel betrug 16; der erste (Proatlas) ist unbekannt.

19) Die Biegung des Halses war schwach S-förmig.

20) Der Hals wurde normal vorgestreckt getragen, konnte aber bei der grossen Bewegungsfreiheit der Halswirbel sowohl steil aufgerichtet als auch bis zum Boden gesenkt werden. Ebenso war auch der seitliche Bewegungsspielraum sehr gross.

21) Die Schädelachse fiel bei der Normalstellung in die Verlängerung der Halsachse.

VIII. Die Lebensweise des *Diplodocus*.

1. Die Nahrungsweise.

A. Die verschiedenen Ansichten über die Nahrungsweise des *Diplodocus*.

1. O. C. Marsh (1896)¹⁾:

„The teeth show that it was herbivorous, and the food was probably succulent vegetation.“

2. J. B. Hatcher (1901)²⁾:

„Not only was an almost inexhaustible food supply necessary to their existence, but they were also equally dependent upon the nature of the food. The small, pointed, imperfectly socketed rake-like teeth of *Diplodocus*, only present in the anterior portion of the mouth, were of little or no use as masticating organs, but would have served the animal very well, as

1) O. C. Marsh, The Dinosaurs of North America. XVI. Annual Report of the U. S. Geol. Survey, Washington, 1896, p. 180.

2) J. B. Hatcher, *Diplodocus* (Marsh): Its Osteology, Taxonomy and probable Habits, with a Restoration of the Skeleton. — Memoirs of the Carnegie Museum, Pittsburgh, I, No. 1, Juli 1901, p. 60.

prehensile organs useful in detaching from the bottoms and shores the tender, succulent aquatic and semiaquatic plants that must have grown in great abundance in the waters and along the shores of the Jurassic streams and lakes in and about which these animals lived.“

3. H. F. Osborn (1899)¹⁾:

„Thee food probably consisted of some very large and nutritious species of water plant. The anterior claws may have been used in uprooting such plants.... The plants may have been drawn down the throat in large quantities without mastication.“

4. Ch. W. Knight (1907)²⁾ hat das Tier auf seinen Hinterbeinen stehend dargestellt und zwar „preparing to bite off the terminal bud of a towering cycad.“³⁾

5. W. J. Holland (1906)⁴⁾ ist der Meinung, dass die Zähne besser an das Abreißen und Ausraufen (raking and tearing) von fest an Felsen angewachsenen Algen angepasst waren als an irgend eine andere Art der Nahrungsaufnahme.

6. O. P. Hay (1908)⁵⁾:

„To the present writer the suggestion of Dr. Holland has in it more of probability than any of the others presented. If the food-plants sought by *Diplodocus* had been large and such as required uprooting by the great claws of reptile the prehension and manipulation of the masses would have been liable to break the slender teeth and would certainly have produced on them perceptible wear. The upper theet of the original of Marsh's figures on Plate XXV of the Dinosaurs of North America show no wear, so far as the writer can determine. The mandibular teeth are not well exposed to view.

„With respect to Osborn's theory, it is well to take into consideration also the probable ability of the reptile to digest great masses of undivided and unmasticated vegetation. Against the theory suggested by Knight's restoration it may be urged that the teeth, pointed or slightly chisel-shaped, are poorly adapted for cropping leaves and great buds; most of all, the teeth have spaces between them, like the teeth of a great comb, an arrangement not favorable to their functioning as cutting instruments. The teeth could hardly have been used for scraping algae from rocks, either, for that usage would have produced evident and rapid wear. It is more probable that the food consisted of floating algae and of plants that were loosely attached to the bottoms of stagnant bayous and ponds. Hatcher

1) H. F. Osborn, A Skeleton of *Diplodocus*. — Memoirs Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. I, Part. V, New York 1899, p. 214.

2) Ch. W. Knight, Scientific American, XCVI, 1907, p. 485.

3) Scientific American, XCVI, 1907, Titelbild, p. 485.

4) W. J. Holland, The Osteology of *Diplodocus* Marsh. Memoirs of the Carnegie Museum, Pittsburgh, Vol. II, No. 6, 1906, p. 240.

5) O. P. Hay, On the Habits and the Pose of the Sauropodous Dinosaurs, especially of *Diplodocus*. American Naturalist, Vol. XLII, No. 502, October 1908, p. 675.

has reported the finding of the seeds and the stems of a species of *Chara* near the Marsh quarry, where many Sauropoda have been found. This alga, it seems to the writer, would have been admirably adapted to the needs of *Diplodocus*. It could be easily gathered into the mouth as the reptile swam or crawled lazily about or rested itself and retracted and extended its long neck. The long and highly vaulted palate would have permitted a considerable mass to be collected, out of which, by pressure of the tongue, the superfluous water might have been squeezed between the spaced teeth. In addition to various algae there were probably other floating plants.“

7. G. Tornier (1909)¹⁾:

„.... wenn es von Fluss- und Seeufern aus grundelnd und fischend sich betätigte; denn auf diese Lebensweise des Tieres weist dessen höchst eigenartige Bezahnung — mit Stiftzähnen nur vorn im Mund — als Seihapparat entschieden hin, und nicht etwa auf Pflanzennahrung, wie bisher vermutet wird.“

B. Gründe für die Richtigkeit der Theorie Hays.

Dass *Diplodocus* sich von flottierenden Wasserpflanzen, wahrscheinlich vorzugsweise von Characeen nährte, geht aus folgenden Tatsachen hervor:

1) Die Zähne zeigen keine Abkauungsspuren. Ein Zermalmen der Nahrung hat daher nicht stattgefunden.

2) Die Zähne sind durch Zwischenräume getrennt wie ein Rechen, so dass zwischen ihnen das überschüssige Wasser auslaufen konnte.

3) Die Zähne sind lang, dünn und stiftförmig.

4) Die Zähne sind nur auf den vorderen Teil der Kiefer beschränkt.

5) Der Umriss der Kiefer ist, von oben gesehen, halbkreisförmig.

6) Der Gaumen ist lang und hochgewölbt, was auf eine starke Entwicklung der Zunge hindeutet. Die Pterygoidea bilden eine breite, flache Platte²⁾, woraus hervorgeht, dass die Musculi pterygoidei bei *Diplodocus* sehr stark entwickelt waren, während der Musculus temporalis sehr schwach war³⁾.

7) In den *Atlantosaurus* Beds finden sich stellenweise in grosser Menge die Reste von Characeen, und zwar zusammen mit Unionen und Süsswassergastropoden⁴⁾.

Es spricht nichts gegen die Theorie Hays, sondern alle Tatsachen für dieselbe. Die Ansicht Hollands, dass *Diplodocus* die Futterpflanzen mit den Zähnen von Felsen und Steinen losriss, kann mit Rücksicht auf das Fehlen jeder Abnutzungsspur nicht aufrecht erhalten werden. Auch

1) G. Tornier, 1909, l. c., p. 205.

2) O. C. Marsh, Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs, Part VII. Diplodocidae, a New Family of the Sauropoda. American Journal of Science, 1884, p. 164.

3) L. Dollo, Cinquième note sur les Dinosauriens de Bernissart. — Bulletin Mus. R. d'Hist. nat. de Belgique, III, Bruxelles 1884, p. 145—146.

4) J. B. Hatcher, *Haplocanthosaurus*, l. c., 1903, p. 63.

die Auffassung Knights kann aus den gleichen Gründen nicht weiter verteidigt werden. Dass *Diplodocus* mit den flottierenden Seepflanzen auch kleine Organismen in grösserer Menge verschluckte, ist sehr wahrscheinlich; dass aber *Diplodocus* am Boden der Seen und Sümpfe grundelte und fischte, wie Tornier meinte, ist ganz unwahrscheinlich, denn die Gebisse der Vertebraten von derartiger Lebensweise (*Garialis gangeticus*, *Platanista gangetica*, *Inia geoffroyensis* usw.) sind ganz verschieden gebaut. Viele Sauropterygier haben wahrscheinlich ihre Nahrung in dieser Weise aufgenommen, aber das Gebiss von *Diplodocus* besitzt mit allen diesen Gebisstypen keine Ähnlichkeit.

2. Der Aufenthaltsort.

Diplodocus wird meist als ein Tier angesehen, das den grössten Teil seines Lebens im Wasser verbrachte und nur selten an das Land stieg.

1) Marsh¹⁾ hatte seinerzeit aus der weit gegen das Schädeldach verschobenen Lage der äusseren Nasenöffnungen den Schluss gezogen, dass *Diplodocus* „in some measure an aquatic life“ führte.

In der Tat hat bei verschiedenen ursprünglich terrestrischen und später aquatischen Wirbeltieren eine derartige Verschiebung der Nasenöffnungen stattgefunden, am weitgehendsten wohl bei den Cetaceen, in geringerem Masse bei den Ichthyosauriern, noch schwächer bei den Sirenen. Es gibt aber einerseits zahlreiche Gruppen von wasserbewohnenden Vertebraten, bei denen keine Verschiebung der Nasenöffnungen nach hinten eingetreten ist, wie z. B. bei den Gavialen, Krokodilen und den Meerkrokodilen der Juraformation, während andererseits auch terrestrische Säugetiere, wie *Macrauchenia patagonica* aus dem Plistozän Südamerikas hoch hinaufgeschobene Nasenöffnungen besitzen. Bei den Walen und Ichthyosauriern steht die Verschiebung der Nasenöffnungen nach oben offenbar im Zusammenhang mit der verminderten Beweglichkeit des Halses, während z. B. die Sauropterygia mit beweglichem, langem Halse leicht Atem schöpfen konnten, ohne den ganzen Körper aufrichten zu müssen. Welche Umstände zu der Verschiebung der Nasenöffnungen geführt haben, kann heute noch nicht gesagt werden.

Jedenfalls kann dieses morphologische Merkmal des *Diplodocus*-Schädels allein nicht als zwingender Grund für die aquatische Lebensweise angesehen werden.

2. Die Vergesellschaftung der Sauropodenreste mit anderen Organismen in den *Atlantosaurus* Beds ist gleichfalls kein entscheidender Beweisgrund für die aquatische Lebensweise dieser grossen Dinosaurier. Ihre Reste findet man zwar häufig neben jenen von Schildkröten, Krokodilen und Fischen, es kommen aber neben diesen Resten auch kleine Säugetiere und grosse Raubdinosaurier vor, welche sicher eine terrestrische Lebensweise führten. Das stellenweise massenhafte

1) O. C. Marsh, The Dinosaurs of North America, I. c., p. 180.

Auftreten von Unionen, ferner die Häufung von Süßwasserschnecken und Süßwasseralgen (Characeen) in Kalklinsen ist wohl ein zwingender Beweis dafür, dass die *Atlantosaurus* Beds in „for the most parts shallow waters or least streams and lakes of only moderate extent and depth“ abgesetzt wurden, wie Hatcher ¹⁾ richtig schloss, sind aber ebensowenig beweisend für die aquatische Lebensweise der Sauropoden, als die Vergesellschaftung von Hirschen, Proboscidiern, Schweinen, Menschenaffen, Fissipediern usw. mit Walen, Sirenen, Fischen, Schildkröten und Krokodilen in den Leithakalkbildungen des Wiener Beckens als Beweis für die marine Lebensweise der angeführten Landtiergruppen angesehen werden dürfte.

3. Auch der Erhaltungszustand der Sauropodenreste kann nicht als zwingender Beweis für ihre aquatische Lebensweise angesehen werden. Wenn wir auch die Skelette in den erwähnten Kalklinsen mit Gastropoden und Characeen oder mit anderen Tieren vergesellschaftet und ihre Skelette mehr oder weniger zerstört und von räuberischen Tieren, wie Krokodilen und räuberischen Therapoden, benagt ²⁾ finden, so ist das nichts weiter als ein Beweis dafür, dass die Sauropoden den Angriffen dieser Räuber zum Opfer gefallen sein mögen, wenn sie am Ufer der Seen oder Flüsse standen. Es können dann vielleicht Ueberschwemmungen Schlammassen über die Kadaver gebreitet haben. Die aquatische Lebensweise ist auch durch diese Umstände noch nicht zwingend bewiesen.

Indessen ist es ganz unwahrscheinlich, dass die Sauropodenkadaver durch Strömungen weit verschleppt wurden; die ungemein schweren Körper blieben wohl an Ort und Stelle liegen, wo die Tiere ihren Tod gefunden hatten.

4. Man kann auch kaum als Grund für die aquatische Lebensweise von *Diplodocus* die relative Wehrlosigkeit gegenüber den Raubdinosauriern, wie *Allosaurus* und Verwandten, geltend machen. *Diplodocus* hat eine sehr wirksame Verteidigungswaffe in seinem ausserordentlich langen, peitschenartigen Schwanz besessen und konnte damit wohl auch Angriffe einzelner gewaltiger Raubdinosaurier erfolgreich abwehren, ganz ebenso wie sich auch die Krokodile durch Schwanzschläge erfolgreich verteidigen können. Dass der Schwanz auch bei anderen Dinosauriern als Verteidigungswaffe verwendet wurde, beweist das Vorhandensein von spitzen, knöchernen Schwanzstacheln bei *Stegosaurus* ¹⁾.

5. Aus dem häufigen Vorkommen der grossen Sauropoden in den *Atlantosaurus* Beds geht aber mit Sicherheit hervor, dass sie Bewohner einer Gegend waren, in welcher sich weite, seichte, versumpfte Seen und langsam dahinfließende Ströme, sowie Sümpfe ausbreiteten, wie schon Hatcher klarlegte. Der Landschaftscharakter mag also ein ähnlicher gewesen sein wie jener der Sumpf-

1) J. B. Hatcher, Memoirs Carnegie Museum, II, No. 1, 1903, p. 57.

2) J. B. Hatcher, ibid., p. 58. — W. L. Beasley, A Carnivorous Dinosaur: A reconstructed Skeleton of a Huge Saurian. Scientific American, Vol. XCVII, December 14, 1907, No. 24, p. 447.

gebiete am weissen Nil. Tiere, welche derartige Aufenthaltsorte besitzen, gehen häufig ins Wasser, wie der Elefant, der oft tief im Wasser stehend oder sogar liegend, angetroffen wird. (Brehms Tierleben, Säugetiere, 3. Bd., 3. Aufl., 1891, p. 13 und 15.)

Es ist kaum anzunehmen, dass die Eiablage der Sauropoden (für die Viviparie der Sauropoden liegen keine Gründe vor) im Wasser geschah; sie müssen sich also wenigstens zu dieser Zeit auf dem Lande aufgehalten haben.

6. Dass sich *Diplodocus* vorwiegend im Wasser aufhielt, geht allein aus der Beschaffenheit seiner Nahrung hervor, die, wie schon früher erörtert wurde, zweifellos aus flottierenden Süßwasserpflanzen, wahrscheinlich hauptsächlich aus Characeen bestand, wie O. P. Hay überzeugend dargelegt hat. Es ist nicht wahrscheinlich, dass *Diplodocus* nur vom Ufer aus sein Futter aufnahm; es ist so viel als sicher, dass er, im Wasser stehend, die Pflanzen in grossen Mengen verzehrte. Dies ist aber auch der einzige zwingende Grund, der für eine vorzugsweise aquatische Lebensweise des *Diplodocus* spricht; ob auch die übrigen grossen Sauropoden eine gleichartige Lebensweise führten, ist zwar wahrscheinlich, aber noch ungewiss.

3. Die Bewegungsart.

Dass *Diplodocus* kein kriechendes oder sich fortschiebendes, sondern ein schreitendes Tier gewesen ist, ist oben ausführlich erörtert worden.

Der Schwanz wurde nicht in freier Balance getragen, sondern auf dem Boden nachgeschleift; er diente zusammen mit den säulenförmigen Hinterbeinen als wichtige Stütze der schweren Beckenregion.

Da wir zur Annahme gelangt sind, dass *Diplodocus* so wie die übrigen Sauropoden ein dickes, elastisches Sohlenkissen an Hand und Fuss besessen haben muss, so müssen seine Fährten ähnlich geformt gewesen sein wie Elefantenfährten. Die von Hatcher²⁾ abgebildete Fährte kann daher auf keinen Fall dem *Diplodocus* zugeschrieben werden, da sie deutlich fünf getrennte Finger- oder Zehenabdrücke mit spitzen Krallen zeigt; sie stammt jedenfalls von einem Dinosaurier, der nicht der Gruppe der Sauropoden angehört. Sie kann auch nicht von *Allosaurus* und den ähnlich gestellten Raubdinosauriern aus der Gruppe der *Saurischia* (früher *Theropoda*) herrühren; wahrscheinlich sind es Handfährten von *Ornitholestes*-artigen Formen.

Der Gang des *Diplodocus* war zweifellos sehr langsam und schwerfällig; es ist kaum anzunehmen, dass er ein schnelles Tempo wie die Elefanten einschlagen konnte. Wahrscheinlich hielt er sich ruhig so lange

1) O. Abel, Angriffswaffen und Verteidigungsmittel fossiler Wirbeltiere. Verh. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien, 1908, p. (212).

2) J. B. Hatcher, *Haplocanthosaurus*, l. c., p. 61.

an einer Stelle im Wasser auf, bis er an derselben keine Nahrung mehr fand. Seine Intelligenz kann mit Rücksicht auf das winzige Gehirn nur gering gewesen sein.

Wenn wir die grosse Bewegungsfähigkeit des langen und schlanken Halses berücksichtigen, der weit zarter als bei *Brontosaurus* gebaut war, so werden wir kaum mit der Annahme fehlgehen, dass *Diplodocus* beim Schreiten seinen Hals in ähnlicher Weise auf- und abwärts bewegte wie es die grossen straussartigen Vögel zu tun pflegen.

IX. Die Arten der Gattung *Diplodocus*.

Marsh¹⁾ hatte im Jahre 1878 die Gattung *Diplodocus* mit der Art *Diplodocus longus* aufgestellt und als besonderes Kennzeichen dieses Dinosauriers die Form der Caudalwirbelkörper, sowie die eigentümliche Gestalt der Hämaphysen bezeichnet²⁾.

Die von Marsh 1878 beschriebene Hintergliedmasse gehörte jedoch nicht *Diplodocus*, sondern *Brontosaurus* an³⁾. Marsh wurde dadurch irreführt, dass die Reste dieser verschiedenen Sauropoden dicht beieinander lagen, so wie dies auch im Steinbruch beim Camp Carnegie am Sheep Creek (Albany County, Wyo.) und an vielen anderen Stellen der Fall ist⁴⁾. Die ersten Funde von *Diplodocus* stammten aus einem Steinbruch bei Canyon City in Colorado.

Im Jahre 1884 beschrieb Marsh eine zweite *Diplodocus*-Art, *Diplodocus lacustris*, aus den *Atlantosaurius* Beds von Morrison in Colorado⁵⁾. Sie unterscheidet sich von *Diplodocus longus* allein durch geringere Grösse und schlankeren Unterkiefer.

Hatcher⁶⁾ hat 1901 darauf aufmerksam gemacht, dass die Sauropoden ebenso wie Krokodile und andere Reptilien sehr langlebig gewesen sein dürften und dass der Unterschied der Körpergrösse allein kein Grund für eine Unterscheidung zweier Arten der Gattung *Diplodocus* sein kann. Ich pflichte diesen Anschauungen Hatchers durchaus bei und möchte *Diplodocus lacustris* für ein Synonym von *Diplodocus longus* halten.

1) O. C. Marsh, Principal characters of American Jurassic Dinosaurs. Part. I. American Journal of Science, (3) XVI, 1878, p. 414, tab. VIII, fig. 3, 4.

2) „The chevrons are especially characteristic, and to their peculiar form the generic name *Diplodocus* refers.“ O. C. Marsh, The Dinosaurs of North America, 1. c., p. 180.

3) „The hind limb and feet described in the same publication as belonging to the same individual evidently do not pertain to *Diplodocus*, but to *Brontosaurus*, and the feet of *Diplodocus* are now known to be quite different from wath Marsh had supposed them to be in the article above referred to.“ — J. B. Hatcher, *Diplodocus*, 1. c., 1901, p. 55.

4) Vgl. darüber besonders Ch. W. Gilmore, Proceed. U. S. Nat. Mus., Vol. XXXII, Washington 1907, p. 152.

5) O. C. Marsh, Principal characters of American Jurassic Dinosaurs. Part XII. On the Diplodocidae, a new family of the Sauropoda. American Journal of Science, (3) XXVII, 1884, p. 166.

6) J. B. Hatcher, *Diplodocus*, 1. c. 1901, p. 56.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen des Kaiserlich- und Königl. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [5_3](#)

Autor(en)/Author(s): Abel Othenio

Artikel/Article: [Die Rekonstruktion des Diplodocus. \(Mit 3 Tafeln und 5 Textfiguren.\) 1-60](#)