

# I. *Macrauchenia patagonica*.

Von

Ivar Sefve.

---

Auf einer Reise von Bolivia nach Schweden wurde ich im Jahre 1921 einige Wochen in Buenos Aires aufgehalten und benutzte dann diese Zeit zu einigen Studien in den Museen von La Plata und Buenos Aires. Ich wurde in diesen Museen mit grösster Liebenswürdigkeit empfangen, und die dortigen Gelehrten versuchten mir die Zeit so ergiebig und angenehm wie möglich zu machen. Besonders bin ich dem Direktor des Museums zu La Plata, Herrn Dr TORRES, den Herren Professoren S. ROTH, C. BRUCH und M. FERNANDEZ und dem Direktor des Museums zu Buenos Aires, Herrn C. AMEGHINO zu grossem Dank verpflichtet.

Bei meinem Besuch im Museum zu La Plata war eben ein Skelett von *Macrauchenia patagonica* OWEN ausgepackt worden, das vom Herrn Konservator BERNARDO ENGUI in der Pampasformation bei Ayacucho, Prov. Buenos Aires gefunden und ausgegraben war. Das Skelett war zum grössten Teil vom Flusswasser auserodiert und war auf dem Flussbett liegen geblieben, wo mehrere Knochen, besonders der Schädel, von trinkenden Tieren zerbrochen waren. Ich habe dieses Skelett nebst dem in Museo de La Plata montierten Exemplar von *Macrauchenia* (aus Arrecifes) studiert und will hier das Ergebnis meiner Studien vorlegen. Im Museo Nacional de Buenos Aires hatte ich die Gelegenheit den von BRAVARD gezeichneten und von BURMEISTER<sup>1</sup> publizierten Schädel von *Macrauchenia* zu untersuchen.

## Schädel.

Die Zeichnungen BRAVARDS von *Macrauchenia* sind ja sehr gut und deutlich gemacht, sind aber im Verhältnis zum Original ein wenig ver-

---

<sup>1</sup> H. BURMEISTER, Description de la *Macrauchenia patagonica*, Anales del Museo publico de Buenos Aires T. I, Buenos Aires 1864—1869, S. 52—66, Pl. I—IV.

bessert. Im Oberkiefer hat das Original zum Beispiel auf der rechten Seite nur zwei Backenzähne ( $m_3$  und  $m_2$ ), auf der linken Seite nur drei ( $m_3$ ,  $m_1$  und  $p_4$ ). Die übrigen sind abgebrochen oder weggefallen. Im Unterkiefer gibt es rechts drei Zähne ( $m_3—m_1$ ) und links vier ( $m_3—m_1$ ,  $p_4$ ). Auch im Übrigen ist der Schädel nicht so gut aufbewahrt, wie es von den Zeichnungen BRAVARDS scheint. Die Begrenzung der äusseren Nasenöffnung ist zum Beispiel beschädigt, obgleich man ja sehr gut verstehen kann, wie diese Begrenzung gelaufen ist. Die vorderen Teile der Nasenbeine fehlen, und der Pflugscharbein ist sehr beschädigt. Es ist vielmals unmöglich, die Suturen, die BRAVARD gezeichnet hat, deutlich zu sehen. Dieser Schädel in Buenos Aires ist jedoch der am besten aufbewahrte.

Der Schädel aus Arrecifes in La Plata scheint auf den ersten Blick auch sehr gut aufbewahrt zu sein. Bei einer näheren Untersuchung wird man doch leicht finden, dass er in grossem Umfang — wahrscheinlich

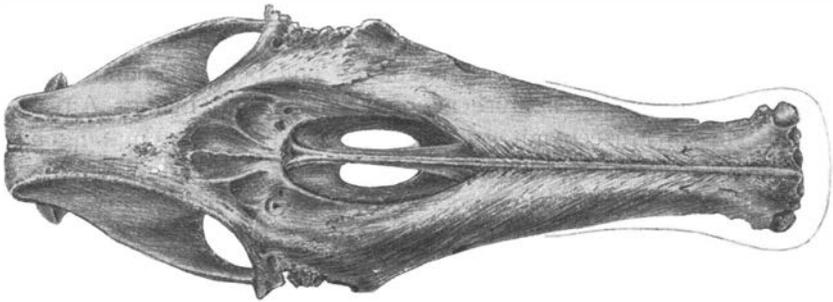


Fig. 1. Der Schädel der *Macrauchenia* von oben gesehen (nach der Zeichnung von BRAVARD) mit der wahrscheinlichen, vorderen Kontur des Oberkiefers.

nach den Zeichnungen BRAVARDS — restauriert ist. Die Restaurierung ist auch so »gut« gemacht, dass man mehrmals die gemachten von den knöchernen Teilen kaum unterscheiden kann. Dies gilt besonders von den interessanten Partien in der Nähe der äusseren Nasenöffnung. Von dem Schädel aus Ayacucho sind nur wenige Teile gut aufbewahrt. Einige Knochensplitter können jedoch dazu beitragen die Nasenverhältnisse aufzuklären.

In sämtlichen Lehrbüchern, die von *Macrauchenia* sprechen, gibt es eine Rekonstruktion des Tieres nach BURMEISTER, welche den mit einem grossen Rüssel versehenen Kopf zeigt. Schon früher, in Schweden, als ich noch nicht die Originalschädel von *Macrauchenia* studiert hatte, war es mir unmöglich an einen derartigen Rüssel zu glauben, und mein erster Blick auf den Schädel überzeugte mich davon, dass das Tier keinen Rüssel wie den von BURMEISTER abgebildeten gehabt hat. Es gibt auf dem Schädel überhaupt keinen Platz dafür.

Bei den Rüsseltieren z. B. beim Tapir und beim Elefanten gibt es zwischen den Nasenbeinen und dem Zwischenkiefer guten Raum für die

Muskeln des Rüssels, bei *Macrauchenia* aber sind die Maxillaria mit einander und mit dem Vomer in der Mittellinie verwachsen. Durch diese Verwachsung bis an den vorderen Rand der Nasenöffnung ist der vordere Teil des Schädels hoch und abgerundet und macht die Existenz eines grösseren Rüssels ganz unmöglich. Die oberen Flächen der Maxillaria sind weiter besonders auf dem Exemplar in La Plata glatt ohne alle Rauigkeiten, die als Muskelansätze dienen könnten.

Was BURMEISTER auf den Gedanken gebracht hat, dass *Macrauchenia* einen vor dem Mund hervorspringenden Rüssel gehabt hätte, ist die Entwicklung vom Vomer und das Vorhandensein der bekannten Aushöhlungen hinter der äusseren Nasenöffnung. BURMEISTER schreibt (l. c. S. 38): »Estos seis ojuelos son sin duda impresiones de otros tantos musculos.

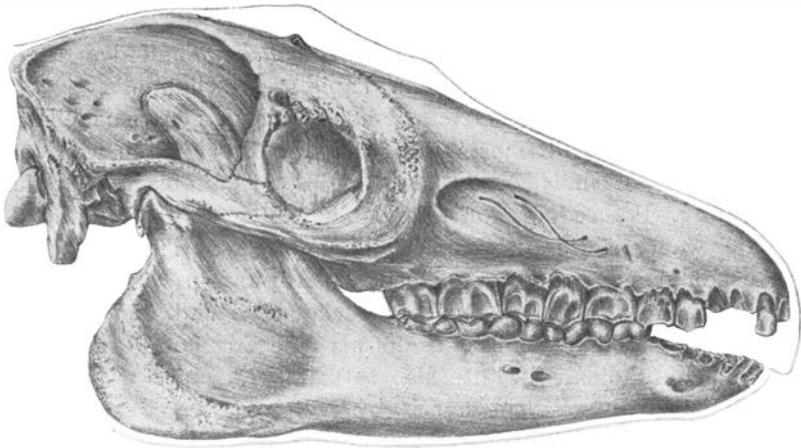


Fig. 2. Der Kopf von *Macrauchenia* (nach der Zeichnung von BRAVARD) mit der wahrscheinlichen, oberen Kontur.

— — — En consecuencia de estos musculos, calculamos con razon, que el animal ha tenido una nariz carnososa, prolongada como una trompa, que sobrepasa mas or menos la boca.» Er deutet also diese Knochengruben als Ansätze einiger Muskeln, die einem beweglichen Rüssel gedient hätten. Betreffs der Grösse dieses supponierten Rüssels schreibt er weiter unten: »En consecuencia de la estension bastante grande de la abertura de la nariz, como tambien de las impresiones musculares muy marcadas, y de la prolongacion del vomer hasta la punta del hocico, se deduce que la trompa fué mas extensa que la del Anta, porque este animal no tiene ni las impresiones musculares, ni el vomer prolongado hasta la punta. Estas dos cualidades prueban claramente que la trompa de la *Macrauchenia* fué mas larga y mas carnososa que la del Anta pero no tan carnososa y tan gruesa como la del Elefante.»

Aus der Tiefe und der Ausdehnung der Aushöhlungen ebenso aus der kräftigen Entwicklung des Vomers schliesst er also, dass *Macrauchenia*

einen Rüssel grösser als den vom Tapir, der nach ihm keine derartigen Aushöhlungen hat, aber kleiner als den vom Elefanten gehabt hat. Geht man aber von der Richtigkeit der Beobachtungen BURMEISTERS aus, muss man jedoch sagen, dass *Macrauchenia* einen verhältnismässig noch grösseren Rüssel als den des Elefanten gehabt habe, da die von BURMEISTER als Muskelansätze gedeuteten Aushöhlungen bedeutend tiefer als beim Elefanten sind. Beim Elefanten sind die Muskelansätze nicht als Aushöhlungen sondern als Rauigkeiten an der ganzen, vorderen Fläche der Maxillaria und Praemaxillaria ausgebildet. Derartige Rauigkeiten gibt es auf dem Schädel von *Macrauchenia* in La Plata nicht, sondern die Maxillaria sind im allgemeinen glatt ausgebildet. Der Schädel in Buenos Aires ist aber kräftiger und nicht so glatt. Das Vomer erhebt sich ein wenig über die seitlichen Maxillaria, und die Ränder zwischen den Knochen haben möglicherweise als Muskelansätze gedient.

Der Vergleich BURMEISTERS von *Macrauchenia* mit dem Elefanten ist also fehlerhaft und der mit dem Tapir noch schlimmer. Der Tapir hat auch tiefe, scharf abgesetzte Aushöhlungen in den Schädelknochen, die zuerst als Ansätze für die Rüsselmuskulatur beschrieben worden sind. Schon 1850 hat jedoch H. N. TURNER in »Contributions to the Anatomy of the Tapir«, Proceedings of the Zoological Society of London, 1850 S. 102 die wahre Natur dieser Aushöhlungen gezeigt. Er erweist, dass diese Aushöhlungen, die bei verschiedenen Tapirarten verschiedene Ausbildung und Grösse haben, keine Muskelansätze sind, sondern der Sitz von zwei ausgehöhlten Knorpeln, die als eine Art von Nasentrompeten (diverticulum nasi) dienen. Hätte also BURMEISTER einen wirklichen Vergleich zwischen den Schädeln von *Macrauchenia* und vom Tapir angestellt, hätte er mit grösster Wahrscheinlichkeit verstanden, dass die Aushöhlungen der *Macrauchenia* keine Muskelansätze sind. Er glaubt aber, dass die Ausbildung von der Nase *Macrauchenias* etwas ganz Sonderbares sei, und dass ein Vergleich mit den jetzt lebenden Tieren also zu nichts nütze. Er schreibt auch S. 39 l. c.: »La configuracion de la abertura de la nariz y la de los huesos de esta es tan peculiar à la *Macrauchenia*, que no hay razon para compararla con la forma de los de ninguno de los animales vivientes.« Und doch. Hätte BURMEISTER den Schädel von *Macrauchenia* mit den von ihm selber in demselben Band der Annalen beschriebenen Schädeln von Delphinen verglichen, hätte er vielleicht die Lösung des Problems erhalten.

Diese erwähnten Teile des Schädels von *Macrauchenia* sind von BURMEISTER so gut beschrieben und von BRAVARD so gut gezeichnet worden, dass nicht viel neues hinzuzufügen ist. Ich sah zuerst die Exemplare in La Plata und konnte so gut wie augenblicklich konstatieren, dass die Knochengruben keine Muskelansätze gewesen sind. Die Knochengruben sind vier und liegen in einer grösseren Vertiefung hinter den Nasenlöchern zusammen. Wie ich schon oben hervorgehoben habe, sind die beiden La Plata-Exemplare in diesen Teilen sehr mangelhaft. Von

dem Exemplar aus Ayacucho sind indessen einige sehr belehrende Stücke aufbewahrt. Von den zwei lateralen Aushöhlungen ist die rechte sehr gut erhalten (ebenso die beiden auf dem Exemplare aus Arrecifes) und man kann diesem deutlich ansehen, dass die Aushöhlung sehr tief und scharf abgesetzt ist, dass die inneren Wände ganz glatt sind und dass die Aushöhlung in direkter Verbindung mit dem Nasengang steht. Die Knochenwände sind auch sehr dünn. Dass diese seitlichen Aushöhlungen Muskelansätze gewesen seien, scheint mir also ganz ausgeschlossen. Sie können dagegen ihrem Aussehen nach mit grösserer Wahrscheinlichkeit als Drüsengruben gedient haben.

Die beiden medialen, grösseren Aushöhlungen sind nicht so scharf abgesetzt und haben nicht so steile, seitliche Wände. Ihr vorderer Rand wird von dem vorderen emporragehenden Teil des Nasenbeins gebildet. Dieser vordere Teil besteht aus einem dicken Knochen, der doch nach

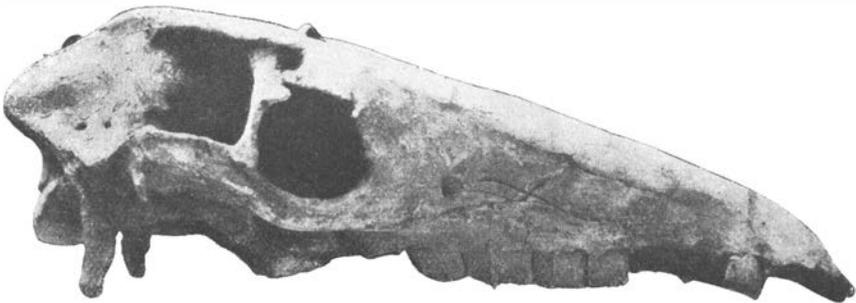


Fig. 3. Der Schädel von *Macrauchenia* aus Arrecifes (Museo de La Plata) von der rechten Seite gesehen.

hinten in einen dünnen Knochen übergeht, wie man es an noch einem in La Plata sich befindenden, sehr unvollständigen Schädel sehen kann. Der Schädel in Buenos Aires ist auch in diesen Teilen kräftiger ausgebildet. Die Knochenleisten, welche die Aushöhlungen von einander trennen, sind dicker und die Leiste zwischen den medialen und lateralen Gruben ist niedriger als auf den Schädelstücken in La Plata. Der hintere Rand der Aushöhlungen ist rau und die ganze Ausbildung erinnert sehr an die knöchernen Aushöhlungen des Diverticulum nasi beim Tapir.

Eine Eigentümlichkeit dieser Teile ist, dass sie bei den verschiedenen Schädeln sehr variieren. Die sowohl absolute als relative Grösse der einzelnen Gruben ist sehr wechselnd, ebenso die Richtung und die Höhe der trennenden Knochenleiste.

Wenn ich in La Plata den Schädel von *Macrauchenia* mit den mir zur Verfügung gestellten Schädeln von jetzt lebenden Tieren verglich, konnte ich nichts anderes konstatieren als dass er am meisten denen von Delphinen ähnelte. Das für den *Macrauchenia*-Schädel besonders Charakteristische ist ja die Verschiebung nach hinten von den äusseren Nasen-

löchern, und diese Verschiebung führt den Gedanken, wie es O. ABEL schon 1914<sup>1</sup> hervorgehoben hat, darauf dass *Macrauchenia* ein Wassertier gewesen ist, welcher Vermutung auch nicht der Extremitätenbau *Macrauchenias* widerspricht. Eine hintere Verschiebung der Nasenlöcher wie die bei *Macrauchenia* gibt es bei keinem Rüsseltier sondern nur bei Wassertieren wie den Walfischen und dem Walross. Besonders gibt es in dieser Hinsicht, wie ich schon oben gesagt habe, grosse Ähnlichkeiten zwischen *Macrauchenia* und den Delphinen. Bei beiden Tieren ist dieselbe Verschiebung der Nasenlöchern auffallend, und sie wird bei beiden so gross, dass die Nasengänge völlig vertikal stehen, während die Nasenbeine sehr reduziert sind. Bei beiden ist auch das Vomer gut entwickelt.

Das Vorhandensein der hinter den Nasenöffnungen gelegenen Gruben scheint indessen zuerst die Ähnlichkeit zu verringern. Dies ist aber ein Irrtum; in der Tat wird die Ähnlichkeit dadurch nur erhöht. Wie ich schon oben hervorgehoben habe, sind diese keine Muskelgruben, sondern sie zeigen eine Ausbildung wie die Gruben der Nasentrompeten beim Tapir. Diese knorpeligen Luftreservoirs des Tapirs wurden 1872 von MURIE<sup>2</sup> näher beschrieben und Pl. X, Fig. 8 und 9 abgebildet. MURIE schreibt S. 139 l. c. von diesen: »The precise function of the two canals and double pair of loculi I am not in a position to discuss with suitable physiological evidence: their homology to me is more apparent. Heretofore I have enunciated that from position, relations, and general structure they correspond in many ways with the Cetaceans spout-hole diverticuli.»

Geht man auch zu Beschreibungen von den Walfischen, z. B. von demselben MURIE<sup>3</sup> über die Delphinart, *Lagenorhynchus albirostris*, wird man ähnliche Luftsäcke wiederfinden. Die Ausbildung der Nasentrompeten des Tapirs steht also nach grosser Wahrscheinlichkeit nicht in Zusammenhang mit dem Verhältnis, dass der Tapir ein Rüsseltier sondern damit, dass er auch ein Wassertier ist.

Wie ich schon oben hervorgehoben habe, hat BURMEISTER in Los Anales, Band I, S. 312 u. f. die Anatomie von *Epidodon australe* beschrieben. Er richtet in dieser Beschreibung die Aufmerksamkeit besonders auf die Respirationsverhältnisse, die für die Delphinen charakteristisch sind. Er schreibt, dass die Ausbildung der hinteren Teilen der Maxillaria mit ihren flachen Vertiefungen und die Asymmetrie des Schädels als Folge der Entwicklung von den respiratorischen Säcken zu betrachten sind. Er erwähnt auch, dass die rauhen Ränder der Knochen als Ansätze zu den Säcken gehörigen Muskeln dienen.

<sup>1</sup> O. ABEL, Die vorzeitlichen Säugetiere, Jena 1914.

<sup>2</sup> MURIE, J., On the Malayan Tapir, *Rhinochoerus sumatranus*, Journal of Anatomy and Physiology, V. VI, S. 131, Cambridge and London 1872.

<sup>3</sup> MURIE, J., Notes on the White-beaked Bottlenose, *Lagenorhynchus albirostris* GRAY, Journal of the Linnean Society, Vol. XI Zoology, S. 141, Pl. V, London 1870.

Wenn wir diese Kenntnisse von den lebenden Tieren auf *Macrauchenia* anwenden, werden wir zu dem Ergebnis kommen, dass *Macrauchenia* ein Wassertier gewesen ist, dass die hinter der Nasenöffnung gelegenen Gruben als knöcherne Empfänge von Luftsäcken gedient haben, dass *Macrauchenia* keinen Rüssel gehabt hat, dass aber die Verschliessung des äusseren Atemloches muskulös ausgebildet gewesen ist und vielleicht auch wie ein Höcker hervorgeragt hat.

### Bezahnung.

Von den übrigen Teilen des Skelettes von *Macrauchenia* habe ich im allgemeinen nichts neues zu sagen. Wir haben ja schon die Beschreibungen BURMEISTERS in »Los Anales«, von HUXLEY in »On a new Species of *Macrauchenia*» (*M. Boliviensis*) in Proceedings of the geological

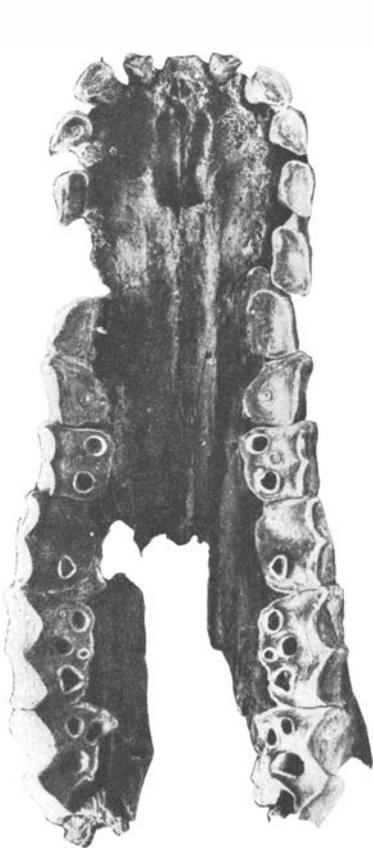


Fig. 4. Die Oberkieferzähne von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata).



Fig. 5. Die Unterkieferzähne von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata).

Society, vol. XVII, London 1860, S. 73—84, Taf. VI, von OWEN in »Descriptions of parts of the skeleton of *Macrauchenia patachonica*», The Zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, P. I. Fossil Mammalia, London 1840, S. 35—56, Pl. VI—XV, von GERVAIS in DE CASTELNAU, Expédition dans l'Amérique du Sud 1843—1847, P. 7: I Zoologie und von mir in »Über eine neue Art der Gattung *Macrauchenia* aus Ulloma, Bolivien», Bull. of the Geol. Instit. of Upsala, Vol. XII, Upsala 1914, S. 205—256, Taf. XIV—XVIII.



Fig. 6. Der Unterkiefer von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata).

Da es aber einem Paleontologen oftmals bei seiner Arbeit von grossem Nutzen ist eine detaillierte, mit exakten Massenangaben versehene Beschreibung zu haben, will ich hier die obigen Beschreibungen mit einigen Angaben vervollständigen.

Die Masse der Zähne des Exemplares von Ayacucho sind:

		Länge mm						
Oberkiefer: Praemolarreihe . . . . .		95						
Molarreihe . . . . .		112						
Unterkiefer: Praemolarreihe . . . . .		95						
Molarreihe . . . . .		117						
		$p_1$	$p_2$	$p_3$	$p_4$	$m_1$	$m_2$	$m_3$
		mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
Oberkiefer: Länge . . .		24	25	26	26	34	40	38
Breite . . .		12	14	20	23	27	26	26
Unterkiefer: Länge . . .		22	25	28	33	29	41	37
Breite . . .		13	12	12	16	20	28	16

## Die vordere Extremität.

Was die Extremitäten betrifft, will ich hier nur eine kurze Beschreibung der Knochen aus Ayacucho geben und erwähne dabei nur die Verschiedenheiten zwischen diesem Exemplar und dem schon von mir in der oben erwähnten Arbeit beschriebenen Exemplar von *Macrauchenia ullomensis* aus Ulloma, Bolivien.

### Humerus.

	mm
Länge des Humerus von der oberen bis zur unteren Gelenkfläche . . .	360
Grösste Breite (oben) . . . . .	180
» Dicke » . . . . .	125
Breite der schmalsten Stelle . . . . .	80
Dicke » » » . . . . .	60
Breite der distalen Gelenkfläche . . . . .	102
» bei den distalen Bandhöckern . . . . .	135
Länge der Crista deltoidea . . . . .	210
Breite der oberen Gelenkfläche . . . . .	110
Dicke » » » . . . . .	78
Trochlea, Höhe des medialen Randes . . . . .	95
» , » » lateralen » . . . . .	75
Fossa anchonæa, Grösste Breite . . . . .	72
» » , Höhe . . . . .	55

Der Humerus ist also kürzer, verhältnismässig aber plumper als der Humerus aus Ulloma. Besonders ist die Breite der distalen Gelenkfläche sehr gross. Das Tuberculum minus ist kräftig ausgebildet und ragt beinahe ebenso hoch wie das Tuberculum majus hervor. Die Fossa supratrochlearis ist sehr tief.

### Radius und Ulna.

Die Masse sind:

	Länge	Breite			Dicke		
		oben	in der Mitte	unten	oben	in der Mitte	unten
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
Radius . . . . .	595	68	90	80	36	30	60(44)
Ulna . . . . .	665	106	58	40	140	25	40(50)
Unterarm . . . . .	680	95	130	110	125		

Während der Humerus bei *M. patagonica* kürzer ist, ist der Unterarm dieses Tieres bedeutend länger als bei *M. ullomensis*, wodurch das

für *Macrauchenia* eigentümliche Längenverhältnis des Ober- und Unterarms bei *M. patagonica* noch ausgeprägter wird. Die hintere Vertiefung des Unterarms ist hier flach. In der Verwachsungslinie zwischen den beiden Knochen gibt es ein grosses Loch. Die Muskelgräten und Muskelhöcker sind nicht so scharf ausgeprägt.

### Carpus.

*Radiale.* Das Radiale hat auf der oberen Seite eine grosse, breite Gelenkfläche (Breite 40 mm, Dicke 45 mm) gegen den Radius, die in ihrem vorderen Teil sehr konvex, in ihrem hinteren Teil sehr konkav ist. Auf der lateralen Seite hat das Radiale unten und vorne eine grosse Gelenkfläche gegen das Carpale 3 und gleich da oben zwei kleinere Gelenkflächen gegen das Intermedium. Auf der Unterseite gibt es zwei wohl



Fig. 7. Der rechte Humerus von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata) von vorne gesehen.



Fig. 8. Der linke Vorderfuss von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata) von vorne gesehen.

ausgebildete, konkave Gelenkflächen gegen das Carpale 1 und das Carpale 2. Hinter diesen sieht man eine tiefe Bandgrube und dahinter wieder Muskelhöcker.

*Intermedium.* Die obere Gelenkfläche gegen den Radius (Breite 20 mm, Dicke 55 mm) ist vorne konvex, hinten konkav, die Fläche gegen das Carpale 3 ist vorne beinahe eben und hinten sehr konkav. In dem unteren Rand der medialen Seite ist eine lange und schmale Gelenkfläche gegen das Radiale. Auf dem unteren Teil der lateralen Seite ist eine breite Fläche gegen das Ulnare, deren hinterer Teil in einen Winkel gebogen ist.

*Ulnare.* Das Ulnare hat auf der Oberseite zwei Gelenkflächen, eine kleinere, drei-eckige gegen den Radius und eine breitere, schwach konkave gegen die Ulna. Die Masse dieser Fläche sind: Breite 20 mm und Dicke

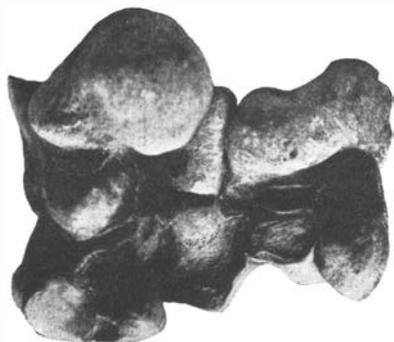


Fig. 9. Der linke Carpus von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata) von hinten gesehen.



Fig. 10. Der linke Carpus von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata) von oben gesehen.

33 mm. Auf die untere Seite ist eine konkave Gelenkfläche gegen das Carpale 4, deren Breite 32 mm und Dicke 39 mm ist. In der medialen, unteren Ecke gibt es eine schief gestellte Gelenkfläche gegen das Carpale 3, die zwei Fazetten hat: eine vordere, beinahe quadratische und eine gegen diese in rechtem Winkel gestellte, längliche. Im oberen Rande der medialen Seite ist hinten eine sehr kleine Gelenkfläche gegen das Intermedium. Die entsprechende Fläche des Intermediums ist nur sehr schwach angedeutet. Auf der Hinterseite ist das Ulnare unten verlängert und auf der Oberseite dieser Verlängerung gibt es gleich hinter den Gelenkflächen gegen die Ulna und den Radius eine grosse, längliche, nach hinten zugespitzte Gelenkfläche gegen das Pisiforme.

*Carpale 1.* Dieser Knochen hat oben eine konkave Gelenkfläche gegen das Radiale und auf der unteren, lateralen, Seite eine konkave, beinahe vertikal gestellte Fläche gegen das Metacarpale II. Die laterale Seite ist von einer schwach konkaven Gelenkfläche gegen das Carpale 2 eingenommen.

*Carpale 2.* Dieser Knochen hat eine schwach konvexe Gelenkfläche gegen das Carpale 1, eine konvexe gegen das Radiale, eine konkave gegen das Metacarpale II und eine ebene gegen das Carpale 3.

*Carpale 3.* Das Carpale 3 hat Gelenkflächen gegen sämtliche Knochen des Carpus ausser dem Carpale 1 und dem Os pisiforme. Von diesen Flächen ist die laterale gegen das Carpale 4 in scharfem Winkel geknickt. Auf der Unterseite sind zwei Gelenkflächen, eine längliche gegen das Metacarpale II und eine breitere gegen das Metacarpale III, die beide ein wenig konkav sind.



Fig. 11. Der rechte Carpus von unten gesehen.

*Carpale 4(-5).* Dieser Knochen hat auf der Oberseite eine sehr konvexe Gelenkfläche gegen das Ulnare. Auf der medialen Seite ist oben eine grosse Gelenkfläche gegen das Carpale, die zweimal geknickt und also in drei Pläne ausgebildet ist. Da unten sind zwei Gelenkflächen gegen das Metacarpale III, eine grössere vorne und eine kleinere hinten. Auf der hinteren, lateralen Seite ist eine grosse

Gelenkfläche, die wahrscheinlich gegen ein Metacarpale V gewesen ist. Das Metacarpale V fehlt jedoch.

*Os pisiforme* ist sehr kräftig und hat zwei Gelenkflächen, eine grössere gegen das Ulnare und eine kleinere gegen die Ulna.

### Metacarpus.

	Länge	Breite			Dicke		
		oben	in der Mitte	unten	oben	in der Mitte	unten
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
Metacarpale II . .	205	40	31	45	50	30	43
» III . .	225	45	30	45	56	27	44
» IV . .	190	38	30	45	50	30	42

Der obere Teil des Metacarpale II hat auf dem oberen, lateralen Rand eine längliche, ein wenig konvexe Gelenkfläche gegen das Carpale 1, oben in der Mitte eine breite Gelenkfläche gegen das Carpale 2 und auf der lateralen Seite eine schmalere, jedoch sehr kräftige, schief gestellte Gelenkfläche gegen das Carpale 3. Diese ist auf einem hervorragenden Teil von dem Metacarpale III gelegen, und auf der unteren Seite dieses Teils ist eine Gelenkfläche gegen das Metacarpale III.

Das Metacarpale III ist das kräftigste der Metacarpalia. Oben sind einige Gelenkflächen: eine mediale, konvexe gegen das Metacarpale II, in der Mitte eine grosse gegen das Carpale 3 und auf der lateralen Seite

eine vordere, dreieckige und eine hintere nur sehr schwach ausgebildete gegen das Carpale 4. Ein wenig mehr nach unten, auf der lateralen Seite sind eine vordere und eine hintere Gelenkfläche gegen das Metacarpale IV.

Das Metacarpale IV hat oben auf der medialen Seite entsprechende Gelenkflächen, die vordere auf einem hervorragenden Knochenteil gelegen. Auf der oberen Seite ist eine schwach konvexe, ein wenig schief gestellte Gelenkfläche gegen das Carpale 4, auf der lateralen Seite eine Gelenkfacette unter der Gelenkfläche des Carpale 4 gegen ein Metacarpale V. Unmittelbar darunter ist eine tiefe Bandgrube.

## Die hintere Extremität.

### Pelvis.

Vom Becken sind sämtliche Knochen der beiden Seiten vorhanden, jedoch zum Teil sehr beschädigt. Das Ilium ist mit dem Kreuzbein zusammengewachsen. Die Masse sind:

	mm
Grösste Länge des Iliums (von vorn nach hinten) . . . . .	290
Breite des Iliums beim Acetabulum . . . . .	120
Grösster Durchmesser des Acetabulums (Länge) . . . . .	100
Kleinster » » » (Breite) . . . . .	89
Grösste Länge des Beckens vom vorderen Rande des Iliums bis zum hinteren des Ischiums . . . . .	485
Grösste Länge des Ischiums . . . . .	235

Das Becken ist also, wie auf dem von BURMEISTER beschriebene Exemplar kurz und plump. Der dorsale Ast des Iliums ist bedeutend dicker und kürzer als der ventrale. Das Ilium ist mit dem Sacrum innig



Fig. 12. Das Becken und das Kreuzbein von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata) von vorne gesehen.

verwachsen. In meiner Beschreibung des Beckens von *Macrauchenia ullomensis* schrieb ich, S. 233, dass die Gelenkfläche gegen das Kreuzbein, Facies auricularis, bedeutend höher als die umgebenden Teile liege und wie mit einem Collum versehen sei. Das mir zugängliche Becken von *M. ullomensis* war jedoch sehr beschädigt, so dass ich die verschie-



Fig. 13. Das Kreuzbein von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata) von vorne gesehen.

denen Knochen nur mit Schwierigkeit lokalisieren konnte. Auf dem Exemplar zu La Plata zeigt es sich auch, dass ich mich in dieser Hinsicht geirrt habe. Es gibt überhaupt keine Gelenkverbindung zwischen dem



Fig. 14. Der letzte Lendenwirbel von *Macrauchenia* aus Arrecifes (Museo de La Plata) von hinten gesehen.

Ilium und dem Sacrum. Diese Knochen sind anstatt dessen mit einander innig verwachsen. Die Sutura ist auf dem Exemplar von *M. ullomensis* überhaupt nicht zu sehen. Auf dem *M. patagonica* zu La Plata ist die Sutura deutlich, und man kann sehen, dass die erhabene Gelenkfläche vom Sacrum hervorspringt. Das Sacrum, das sehr gross und kräftig ausgebildet ist, hat hier ausser der gewöhnlichen, vertebralen Fläche gegen den

Körper des letzten Lendenwirbels auf jeder Seite eine grosse, mit einem Collum versehene Gelenkfläche gegen die beiden, ausgehöhlten hinteren Rändern der Processi transversales des letzten Lendenwirbels. Diese Gelenkflächen bewirken also eine Verbindung zwischen den Processi transversi des letzten Lumbal- und des ersten Sacralwirbels wie es auch bei anderen Tieren z. B. dem Pferd vorkommt. Das Bemerkenswerte ist jedoch, dass diese gelenkige Verbindung hier bei *Macrauchenia* eine Grösse und eine Ausbildung erreicht wie bei keinem anderen Tier.

### Femur.

Die Masse sind:

Länge . . . . . 610 mm (bis zum Trochanter major — 600 mm)

Breite				Dicke		
oben	an 3 Trochanter	an der schmalsten Stelle unter der Mitte	unten	oben	an der schmalsten Stelle unter der Mitte	unten
165 mm	85 mm	62 mm	135 mm	110 mm	55 mm	180 mm

Der Trochanter major ist auf der Vorderseite kräftig, aber wenig abgesetzt. Auf der Hinterseite springt er mehr hervor, reicht jedoch nicht völlig zur Höhe des Gelenkkopfes. Dieser hat ein deutliches, aber kurzes Collum. Der Trochanter tertius ist klein und als die letzte Erhöhung der von der hinteren, lateralen Seite des Trochanter major herablaufenden Gräte ausgebildet. Er ist ein wenig unter der Mitte des Knochens gelegen.

### Tibia und Fibula.

Die Masse sind:

Länge	Breite			Dicke		
	oben	in der Mitte	unten	oben	in der Mitte	unten
470 mm	138 mm	80 mm	122 mm	150 mm	60 mm	85 mm

Die Christa tibiae ist nach unten nicht scharf abgesetzt; der hintere Fortsatz des Schraubenkammes von der Cochlea tibiae ist kräftig, aber nicht so hoch wie bei *M. ullomensis*.

### Tarsus.



Fig. 15. Der linke Tarsus von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata) von hinten gesehen.



Fig. 16. Das Os centrale tarsi von *Macrauchenia* aus Ayacucho (Museo de La Plata).

Vom Tarsus der *Macrauchenia ullomensis* habe ich schon (1914) eine sehr ausführliche Beschreibung geliefert, und scheint es mir unnötig hier die Masse der einzelnen Knochen und Gelenkflächen zu erwähnen. Die verhältnismässigen Masse und die Ausbildung der Tarsalia sind im ganzen dieselben. Die Knochen sind jedoch bei *M. patagonica* grösser und sanfter ausgebildet. Das einzige, das erwähnenswert ist, ist, dass das Os tarsale 3 an der lateralen Seite unten und hinten eine kleine, aber deutliche Gelenkfläche gegen das Metatarsale III hat und dass die Gelenkflächen des Cuboideums gegen das Metatarsale V nur auf dem rechten Fuss vorkommen.

### Metatarsus.

Die Masse sind:

	Länge	Breite			Dicke		
		oben	in der Mitte	unten	oben	in der Mitte	unten
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
Metatarsale II . . .	200	27	28	44	52	35	46
» III . . .	210	44	30	48	60	32	45
» IV . . .	180	32	27	45	58	34	45

Die Gelenkverhältnisse des Metatarsus sind ungefähr dieselben, die ich schon bei *M. ullomensis* beschrieben habe.

## Zusammenfassung der Resultate.

Nachdem ich die obigen Teile des Manuskripts geschrieben, habe ich Anfang März 1922 die Arbeit von MARCELIN BOULE, Mammifères fossiles de Tarija, Paris 1920 erhalten. In dieser Arbeit hat BOULE S. 199 u. f. einige Vermutungen betreffs dieses Tieres ausgesprochen, die sehr gut mit den Ergebnissen meiner Studien übereinstimmen. Er schreibt z. B. S. 199: »Cet étrange animal paraît avoir eu des habitudes plus aquatiques que le Tapir. La position de ses narines pouvait lui permettre de respirer alors que tout son corps était plongé dans l'eau; ses dents étaient bien disposées pour cueillir et triturer des herbes aquatiques; ses pattes larges, mal conformées pour la course, ont pu servir à la natation. Ce Pachyderme imparidigité aurait ainsi présenté des caractères d'aptation analogues à certains de ceux que nous offre aujourd'hui l'Hippopotame parmi les Pachydermes paridigités», und weiter S. 201: »Des fossettes assez profondes, sur le bord des frontaux, servaient peut-être à l'insertion d'organes destinés à fermer les narines, peut-être à l'insertion d'une trompe, dont on comprend d'ailleurs mal l'utilité et le mode de fonctionnement, peut-être encore à loger des organes glandulaires.»

Dies alles stimmt ja sehr gut mit dem, was ich schon oben und in meiner Arbeit von 1914 über *Macrauchenia* geschrieben habe. Im Jahre 1914, als ich noch nicht den Schädel von *Macrauchenia* studiert

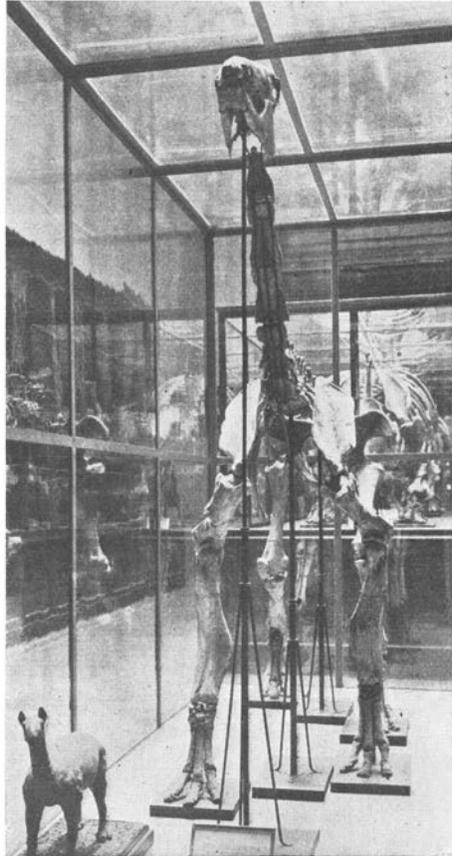


Fig. 17. Das Skelett von *Macrauchenia patagonica* (aus Arrecifes) von vorne gesehen. Museo de La Plata. Photo des Verf.

hatte und nur die Ausbildung der Extremitätenbau berücksichtigte, kam ich zu der Ansicht, »dass *Macrauchenia* auf einer Entwicklungsstufe, die von den drei Zehen charakterisiert wird, längere Extremitäten gebraucht hat, einer oder der anderen Ursache wegen aber die Seitenzehen nicht hat entbehren können. Die Ausbildung der Seitenzehen zeigt ja sehr deutlich, dass diese für das Tier

von sehr grosser Bedeutung gewesen sind. Welche diese Ursachen gewesen sind, davon wissen wir nichts. Ich will jedoch eine Mutmassung in der Richtung wagen, dass *Macrauchenia* auf sumpfigen Ebenen, vielleicht in der Nähe von seichten Seen gelebt hat, wo sie gewiss lange

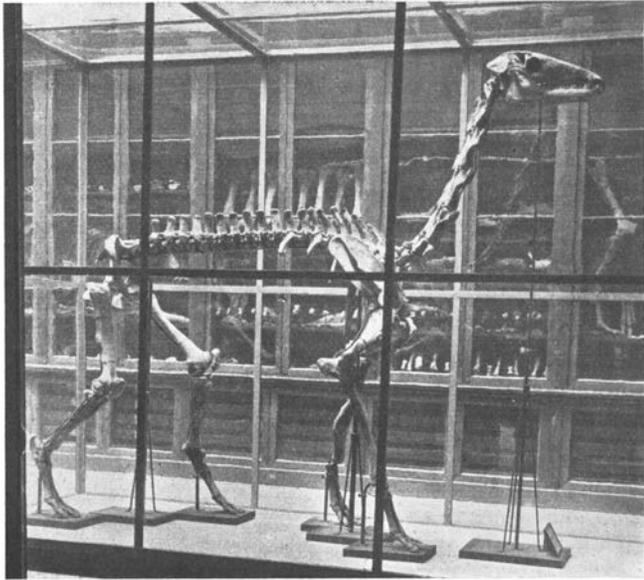


Fig. 18. Das Skelett von *Macrauchenia patagonica* (aus Arrecifes) von der Seite gesehen. Museo de La Plata. Photo des Verf.

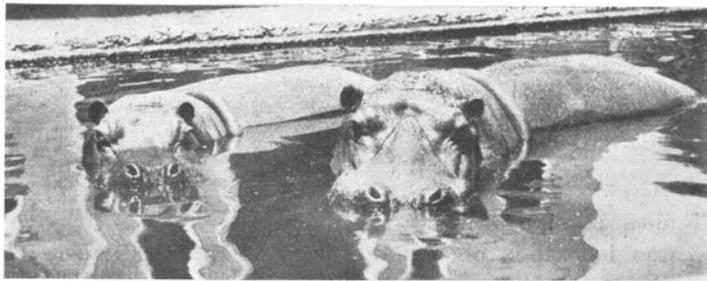


Fig. 19. Zwei Nilpferde im zoologischen Garten zu Buenos Aires, die eben aus dem Wasser emporgetaucht sind. Photo des Verf.

Extremitäten, die einen schnelleren Lauf ermöglichen, brauchen konnte, aber die verhältnismässig grosse Trittfläche, die von den drei Zehen gebildet wird, nicht hat entbehren können. Dann hat sie vielleicht die Frage so gelöst, dass sie die Verlängerung durch den Unterarm, das Femur und den Tarsus bewirkt und zugleich ihre drei Zehen beibehalten hat. Für

die Annahme, dass *Macrauchenia* auf sumpfigen Stellen gelebt hat, sprechen auch andere Umstände ihres Baues. So haben wir die ungemein kräftige Entwicklung der Bänder des Tarsus und unbedeutende Ausbildung der Gelenkflächenverbindungen der Tarsalknochen, was dem Fusse eine grosse Elastizität gegeben hat, ferner den Umstand, dass die Metatarsalia nur ganz oben mit einander in Verbindung treten, während sie z. B. beim Tapir auch weiter unten an einander stiessen, was ja zeigt, dass die Zehen bei *Macrauchenia* nach unten mehr von einander divergieren. Dank dieser

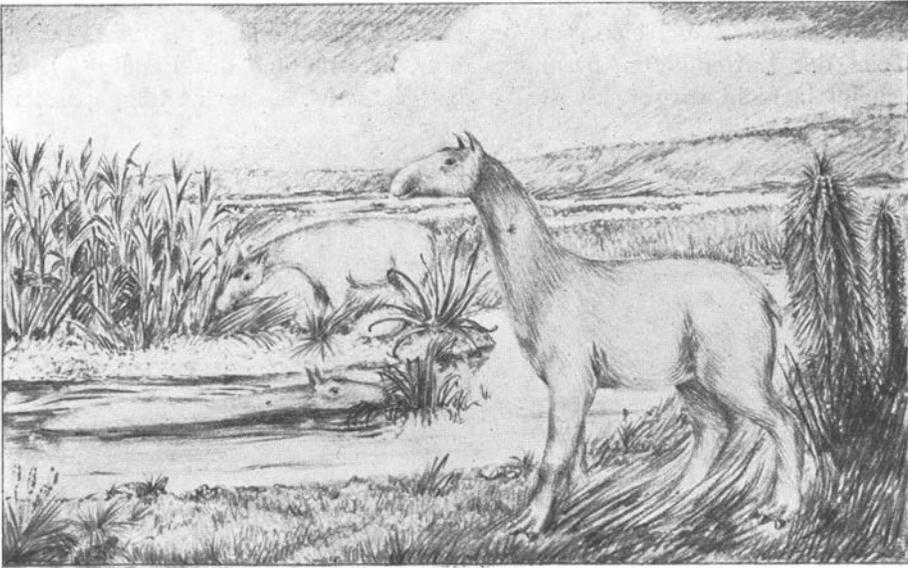


Fig. 20. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Macrauchenia*, nach der Anweisung des Verfassers von R. HELLMAN gezeichnet.

Anordnung der Metacarpalia wird dann die Trittfläche grösser, und in dieser Richtung wirkt auch die Elastizität des Tarsus, die gelegentlich ein weiteres Ausbreiten der Zehen ermöglicht.»

Jetzt wenn ich den Schädel und den Bau der vorderen Extremität studiert habe, kann ich auch weitere Schlüsse ziehen. Wenn ich die Ausbildung des Schädels berücksichtige, bin ich völlig überzeugt, dass *Macrauchenia* keinen Rüssel gehabt hat, sondern dass die hinter den Nasenlöchern gelegenen Gruben zur Aufnahme von Luftsäcken gedient haben, die den Nasentrompeten des Tapires oder dem äusseren Nasenraum der Walfische geähnelt haben. Die äussere Nasenöffnung der *Macrauchenia* ist mit Sicherheit muskulös gewesen d. h. sie ist mit Muskeln versehen gewesen, die bei der Verschlussung und dem Aufmachen der Nasenöffnung mitgewirkt haben und vielleicht auch die hierhergehörigen sanften Teile wie beim Blauwal papillenartig vorgestülpt haben können.

Die beiden seitlichen, kleineren Aushöhlungen sind möglicherweise als Drüsengruben zu deuten. In diesem Falle hat das Sekret der Drüsen die wasserdichten Verschlüssung befördert.

Die aquatische Lebensweise von *Macrauchenia* scheint also sehr deutlich von der Ausbildung des Schädels hervorzugehen. Die Zähne zeigen, dass das Tier von Pflanzen gelebt hat, und die ausgeprägte, vordere Ausbreitung des Ober- und Unterkiefers erinnert sehr an das Maul des Nilpferds. Die Extremitäten sind lang und zeigen nichts von der Verkürzung, die für die Wassersäugetiere wie z. B. den Nilpferd und den Tapir charakteristisch ist. Bei *Macrauchenia* haben wir indessen, wie ich schon 1914 hervorgehoben habe, eine ganz ausserordentliche Verlängerung der oberen Teile der Extremitäten, besonders des Oberarms und des Femurs. Dies scheint ja nicht so gut mit der an das Wasserleben sehr weit angepassten

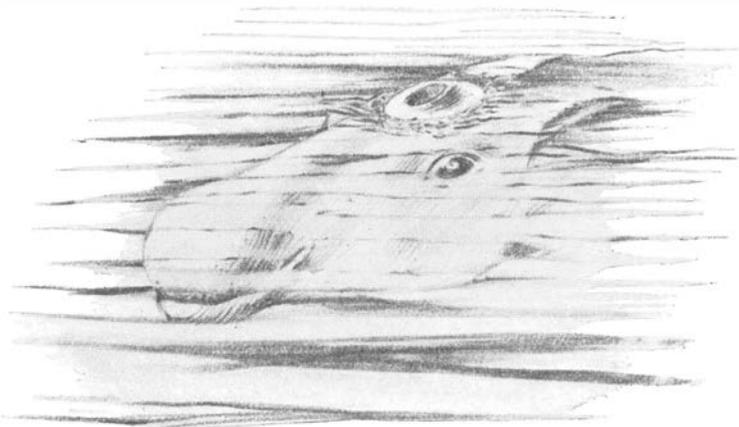


Fig. 21. Rekonstruktion von *Macrauchenia*: der Kopf zum Teil ins Wassers versenkt.  
Von R. HELLMAN gezeichnet.

Ausbildung des Schädels von *Macrauchenia* übereinzustimmen. Dass die Füße des Tieres mit Schwimmhaut versehen gewesen sind, ist ja sehr wahrscheinlich, ebenso dass das Tier eine gute Schwimffähigkeit gehabt hat. Die langen Extremitäten zeigen jedoch, dass diese mehr zum Gehen als zum Schwimmen gebraucht worden sind. Das Verhältnis, dass die Anpassung von *Macrauchenia* an das Wasserleben in einem mehr vorgeschrittenen Stadium der Zehenreduktion als die des Nilpferds und des Tapirs geschehen ist, kann ja in gewisser Masse die Ausbildung der Extremitäten erklären. Ein Vergleich mit den übrigen *Litopternen* zeigt jedoch, wie ich 1914 hervorgehoben habe, dass *Macrauchenia* auch später, d. h. nach dieser Anpassung, eine Verlängerung der oberen Teile besonders der vorderen Extremität erzielt hat. Dieses Verhältnis deutet darauf hin, dass *Macrauchenia* auch nach ihrer sekundären Anpassung an das Leben im Wasser die langen Extremitäten gebraucht hat. *Macrauchenia* hat darum mit grösster Wahrscheinlichkeit in Flüssen und seichten

Seen gelebt, wo sie sich zum Teil wie ein Watvogel zum Teil schwimmend bewegt hat. Sie ist jedoch nicht im Wasser geblieben, sondern hat wahrscheinlich wie der Nilpferd mehrmals das Wasser verlassen um zu weiden. Sie hat vielleicht hauptsächlich von den Wasserpflanzen gelebt, aber ist auch um zu weiden ans Land gegangen, wo sie sich bedeutend besser und schneller als das Nilpferd und der Tapir bewegt hat. Infolge ihrer langen Extremitäten, ihrer durch die drei Zehen breiten Trittfläche und der Elastizität der Füße hat sie an dem Lande, auf z. B. sumpfigen Ebenen, einen verhältnismässig schnellen Lauf erreicht, während sie zugleich auf dem weichen, oft trügerischen Boden der Seen und Flüsse ruhig gehen konnte.

*Gedruckt 17/8 1923.*

