

DIE FUSSTELLUNG UND LEBENSWEISE DER GROSSEN DINOSAURIER.



VON

O. JAEKEL.

SONDER-ABDRUCK AUS DEN MONATSBERICHTEN DER
DEUTSCHEN GEOLOGISCHEN GESELLSCHAFT, BAND 62, JAHRGANG 1910, N^o 12

Herr O. JAEKEL sprach sodann über die Fußstellung und Lebensweise der großen Dinosaurier. (Mit 3 Figuren im Text.)

Der Abguß des riesigen *Diplodocus*, den W. J. HOLLAND im Auftrage CARNEGIES europäischen Museen als fürstliches Geschenk überbrachte, hat die Frage, wie jene größten aller Landtiere, die ausgestorbenen Dinosaurier, der Trias-, Jura- und Kreideperiode lebten und aussahen, aufs neue ins Rollen gebracht. Zu den Stimmen der Amerikaner, die seinen Rumpf hoch auf senkrechten Beinen aufgerichtet hatten, gesellte sich O. ABEL, der auch anatomisch näher begründen zu können glaubte, daß *Diplodocus* ein Zehengänger gewesen sein müsse, d. h. beim Gange gewöhnlich nur mit den Spitzen seiner Zehen den Boden berührt habe, in ähnlicher Weise wie dies etwa bei dem Elefanten der Fall ist.

Der Berliner Abguß veranlaßte den Kustos am dortigen Zoologischen Museum, Prof. GUSTAV TORNIER, seine Erfahrung über Fuß- und Gelenkbildung auch auf den grandiosen Vertreter fossiler Landwirbeltiere zu übertragen und das Ergebnis dieser Studien in einem Aufsatz zu veröffentlichen. Der Verfasser kam darin zu dem Ergebnis, daß die bisherige Aufstellung des *Diplodocus* insofern falsch sein müsse, als seine Beine — nur um eine Normalstellung kann es sich bei einer solchen Rekonstruktion handeln — gestreckt aufgerichtet wurden, seine Füße digitigrad oder sogar unguligrad und im ganzen Habitus elefantenartig erschienen. Demgegenüber lehrte TORNIER, daß das Beinskelett durchaus reptilartig, die Form und Stellung der Beine etwa eidechsenartig war. Diese Berichtigung hatte nun ihre Konsequenzen für die Gesamtform des *Diplodocus*, der danach im Rumpf niedergedrückt, eben eidechsenartig war und seinen übermäßig langen Hals in S-förmiger Krümmung erhoben trug. Auch in der Beurteilung

der Gebißform und der Ernährungsweise konnte TORNIER die bisherige Auffassung nicht bestätigen, die in diesen Formen Pflanzenfresser erblickte. Er zeigte erstens, was uns schon immer bedenklich erschien, daß ein Tier von diesen Dimensionen seinen Riesenkörper schwerlich durch den winzigen Kopf mit Pflanzenstoffen ernähren konnte, und machte das eigenartige Gebiß als rechenförmigen Fangapparat für kleine Wassertiere verständlich. Eine klare, wenn auch nicht gerade gefällige neue Rekonstruktion des Skelettes brachte diese Auffassungen zum deutlichen Ausdruck.

Diese Berichtigung erregte zunächst da, wo die riesigen Abgüsse eben montiert waren und stolze Bewunderung erregt hatten, großes Unbehagen und zeitigte in Paris Kritiken, die an unfreiwilliger Komik allerdings Erstaunliches leisteten. In der Hitze des Gefechtes hatte man hier z. B. für „Hals“ „Schwanz“ gelesen und machte sich darüber lustig, daß der *Diplodocus* seinen Schwanz in S-Form erhoben getragen haben sollte. Wenn die Bemerkungen, die ein dortiger Paläontologe zu dieser Sache veröffentlichen ließ, nicht in einer Zeitung, sondern in einem wissenschaftlichen Organ erschienen wären, würden sie nach vielen Richtungen zu einer scharfen Gegenkritik berechtigten Anlaß geboten haben.

Ich war zunächst auf etwas sonderbare Art mit diesen Fragen in engere Fühlung gekommen, indem ich meinem Freunde W. J. HOLLAND zum Andenken an seinen Berliner Aufenthalt ein Scherzbild einer Gruppe von *Diplodocus* malen wollte. Bei der Rekonstruktion der Tiere in verschiedenen bewegten Stellungen erkannte ich die Unmöglichkeit, daß seine Beine wie die der Elefanten gestellt sein konnten, und nahm entsprechende Änderungen meines Bildes vor, die dem Tiere seinen Reptilhabitus zurückgeben sollten, den es in der bisherigen Rekonstruktion nahezu gänzlich verloren hatte.

Der neue Fund eines ausgezeichnet erhaltenen Dinosauriers, den ich in der obersten Trias von Halberstadt im letzten Herbst machte, gibt mir nun die Möglichkeit, die jetzt so lebhaft diskutierte Frage über die Fußform und Beinstellung der Dinosaurier aus dem Fußskelett des neuen Dinosauriers zu beurteilen. Die ganze hintere Hälfte des letzteren habe ich selbst mit allen Skeletteilen aus ihrer natürlichen Lage im Gestein herauspräpariert. Das ganze Skelett des rechten Hinterfußes ist vollständig erhalten und bildet damit den wichtigsten Fund dieser Art von älteren Dinosauriern. Seine Bedeutung erhöht sich aber insofern noch sehr wesentlich, als seine Fußform bis in auffallende Einzelheiten der Tarsalia mit denen der jüngeren

Riesenformen übereinstimmt und daher auch geeignet ist, deren Kenntnis in wichtigen Punkten zu ergänzen. Eine solche kritische Ergänzung ist auch, wie wir sehen werden, gegenüber der Besprechung von G. TORNIER notwendig, da in dieser wichtige Verhältnisse des Tarsus verkannt wurden.

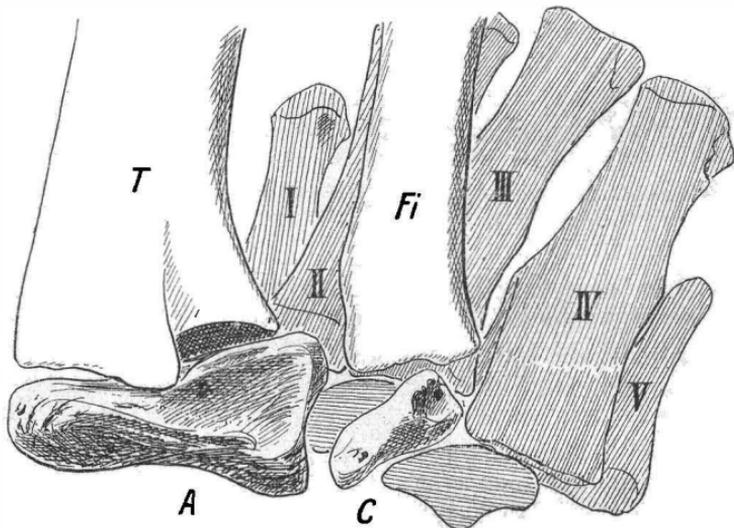
TORNIER hat in einer soeben erschienenen Schrift über die Fußform von *Diplodocus*¹⁾ noch einmal als Ergänzung seiner ersten diesbezüglichen Schrift die Gründe eingehend erörtert, weshalb *Diplodocus* keinen unguigraden Gang gehabt haben konnte. Zunächst widerlegt er die Gründe, die OTH. ABEL für eine digitigrade, elefantenartige Fußstellung der Sauropoden betont hatte, und erläutert dann an schematischen Figuren den prinzipiellen Unterschied in der Fußgelenkbildung der Reptilien und Säugetiere: daß bei ersteren das Hauptgelenk zwischen den proximalen und distalen Tarsalien, bei den Säugetieren aber zwischen der Tibia und dem Astragalus (Talus) liegt, und daß *Diplodocus* sich auch in dieser wichtigen Hinsicht durchaus dem Typus der Reptilien unterordne. Seine ganze Fußhaltung könne nur plantigrad gewesen sein, und seine Füße müssen mit ihren großen Krallen typische Scharrfüsse gewesen sein.

Bezüglich der Hinterbeine kann ich TORNIER nur zustimmen und seine von *Diplodocus* hergeleiteten Gründe auch aus der Organisation des mir jetzt vorliegenden vollständigen Dinosaurierfußes bestätigen. Nun glaubte aber TORNIER sich weiter zu der Behauptung berechtigt, daß an dem *Diplodocus*-Fuß der Astragalus des rechten und linken Fußes vertauscht sei, daß mit ihm der Calcaneus verschmolzen war, und beide eine ganz andere Stellung im Fußskelett eingenommen hätten, als es die bisherige Rekonstruktion der amerikanischen Paläontologen zeigte. Das ist nicht richtig, wie sich aus dem neuen Dinosaurierfuß von Halberstadt ganz einwandfrei ergibt.

Das gesamte Fußskelett dieser Form lag fast ungestört in weichem Ton eingebettet. Ich habe es in seiner natürlichen Lage im Gestein mehrfach photographieren lassen und selbst genau gezeichnet, so daß über das Lageverhältnis der Teile, auch der Fußwurzelknochen, keinerlei Zweifel Raum finden kann. Die ursprüngliche Lage der proximalen Tarsalia im Verhältnis zur Tibia und Fibula ist aus beistehender Skizze klar zu ersehen.

¹⁾ GUSTAV TORNIER: War der *Diplodocus* elefantenfüßig? Sitzber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin 1909, S. 536.

Es sind hier zwei proximale Tarsalia vorhanden, ein größeres unter der Tibia, das man als Astragalus (A) (Talus) bezeichnen muß und wohl unbedenklich mit dem Intermedium niederer Tetrapoden identifizieren kann, sowie ein kleineres unter der Fibula (C), das dem Fibulare anderer Reptilien entspricht, und das man mit dem Calcaneus der Mammalia gleichsetzen kann. Unter dieser proximalen Reihe waren zwei Tarsalia der distalen Reihe von dem dritten und vierten Metatarsale erhalten. Auf diese distalen Stücke brauche ich hier nicht näher einzugehen, da es zunächst nur auf einen klärenden



T = Tibia, F = Fibula, A = Astragalus (= Intermedium),
C = Fibulare (= Calcaneus), darunter zwei distale Tarsalia
und I-V die 5 Metatarsalia.

Fig. 1.

Die Fersenregion des rechten Hinterfußes des Halberstädter Plateosauriden von hinten gesehen.

Vergleich mit *Diplodocus* ankommt, wo bisher nur ein einziges proximales Stück bekannt geworden ist. Dieses große Stück stimmt nun ganz überraschend genau überein mit dem Astragalus unserer Form, so daß über die volle Identität beider kein Zweifel obwalten kann. Ja, es geht aus der großen Übereinstimmung dieser sonst sehr wechselnden Gebilde hervor, daß die Bewegungsart von *Diplodocus* nicht wesentlich anders gewesen sein kann als bei der wesentlich älteren Halberstädter Form, die der Gattung *Plateosaurus* zugehören dürfte.

Da nun bei unserer Form außer dem Astragalus noch ein besonderer Calcaneus unter der Fibula vorhanden war, so ist es ganz ausgeschlossen, daß der dem unseren gleichgeformte Astragalus von *Diplodocus* gleichzeitig noch den Calcaneus enthalten habe, wie TORNIER annahm. Ganz unstatthaft ist auch die mit so großer Sicherheit vorgetragene Behauptung TORNIERs, daß der Astragalus des *Diplodocus* umgekehrt gestellt werden müsse, als ihn das Skelett bzw. der Abguß jetzt zeigt. Er steht an diesem

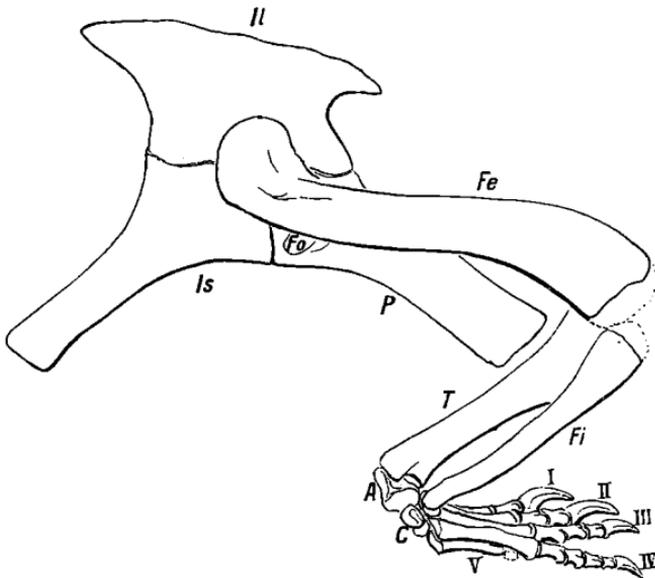


Fig. 2.

Rechtes Becken und Hinterfuß von *Plateosaurus* aus dem oberen Keuper von Halberstadt, in normaler Schrittstellung restauriert.

ganz richtig, wahrscheinlich auch hier so, wie ihn HOLLAND ausgegraben hat. Auffällig ist nur, daß der Calcaneus und die distalen Tarsalia bei dieser Riesensform nicht gefunden sind, also vielleicht knorplig persistierten. Man möchte meinen, daß sie gerade unter einer solchen Riesenslast verknöchern mußten. Daß sie ganz fehlten, ist auch deshalb unwahrscheinlich, weil die Astragali dieser und unserer Form nicht so gleich hätten bleiben können, wenn sich in der sonstigen Fußwurzel wesentliche Änderungen vollzogen hätten. Unsere Fußform wird daher auch in dieser Beziehung für *Diplodocus*

vorbildlich sein können, und ich glaube daher, auch eine Seitenansicht unserer Fußform als Prototyp geben zu dürfen, bei der die Knochen des Fußes in der durch seine Erhaltung als möglich bewiesenen Knickstellung dargestellt sind. Daß eine digitigrade Benutzung überhaupt möglich war, erscheint durchaus unwahrscheinlich, da die Zehen eine sehr große Beweglichkeit besaßen und die vier vorhandenen Krallen sehr gekrümmt waren, wie auch aus Fig. 3 hervorgeht.

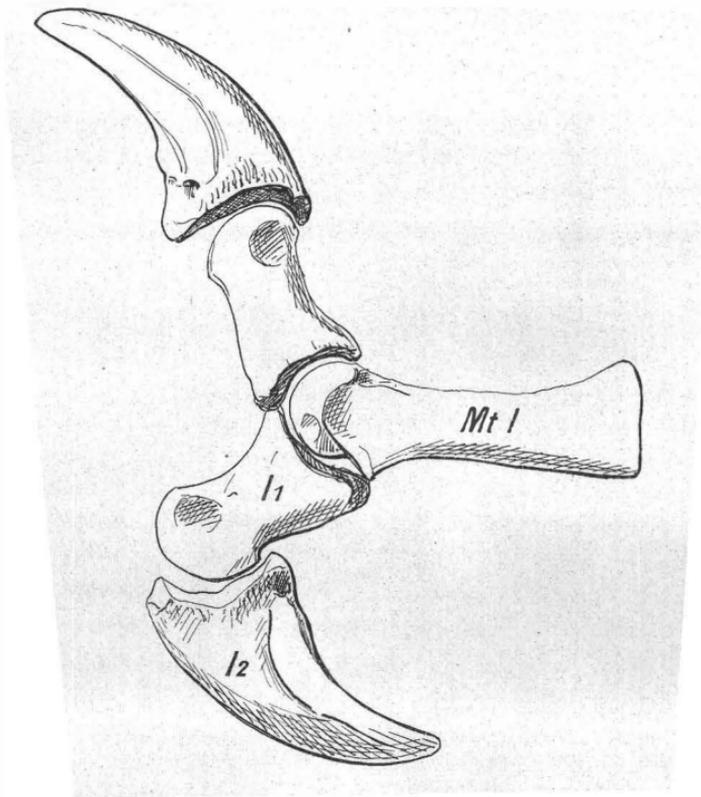


Fig. 3.

Die Bewegungsgrenzen der ersten Zehe von *Plateosaurus*.

Auch die bei unserer Form noch sehr kräftigen Krallen der ersten 4 Zehen beweisen durch ihre Formverschiedenheit, daß die beiden ersten die Hauptarbeit leisteten, und ihre Form vornehmlich in einer scharrenden Tätigkeit ihre Erklärung findet. Schon hier prägt sich also aus, was TORNIER für *Diplodocus* äußerst wahrscheinlich machte, daß die Füße beim

Scharren den Sand nach außen warfen, und daß die spezifische Spezialisierung der vorderen Zehen die äußeren bei den jüngeren Sauropoden mehr und mehr entlastete, so daß sie kleiner wurden und ihre Krallen verloren.

Auch in der Beurteilung des Gebisses kann ich den Darlegungen TORNIERS nur zustimmen. Wenn unsere Keuperform den großen Sauropoden der Jura- und Kreideformation in ihrer Bewegungsart so nahe stand, dann ist auch der Typus seines Gebisses für die Beurteilung der Ernährung der jüngeren Nachkommen nicht belanglos. Nun zeigt unsere Form spatelförmige Zähne mit gezacktem Rand in ziemlich weiten Abständen. Diese Zähne stehen zwar den carnivoren Megalosauriden und Thecodontosauriern schon ziemlich fern, sind aber in ihrer Gebißform niemals für eine herbivore Lebensweise geeignet und brauchbar gewesen. Wir können in unserer Form eine Abschwächung des Raubtiercharakters erkennen, insofern die Rückbiegung der Kronen verschwindet. Das Gebiß war einer Beute aptiert, die sich nicht mehr mit Gewalt dem Biß entziehen konnte, sondern widerstandslos gefressen wurde. TORNIER wird wohl Recht haben, wenn er *Diplodocus* eine Ernährung durch kleine Wassertiere, etwa salamanderähnliche Formen, zuschreibt, die er sich aus Wasserbecken, den Boden seihend, herausfischte. Unsere Form würde als Vorstufe für einen solchen Ernährungstypus anzusehen sein. Ich hatte kürzlich in einer Schrift über das System der Reptilien¹⁾ die ältere Ansicht, daß jene Riesenformen Pflanzenfresser waren, noch übernommen und muß mich in diesem Punkte also nun modifizieren.

Das Ergebnis meiner Darlegungen wäre demnach:

1. Daß die sauropoden Dinosaurier sich auf ihren Beinen nach Art der Eidechsen bewegten, daß sie ihre Beine, besonders die Hinterfüße, auch zu scharrender Tätigkeit benützten.
2. Daß die Zehen eine große Beweglichkeit an den Metapodien verraten, keinesfalls aber mit digitigrader Stellung den Körper stützen und tragen konnten.
3. Daß als proximale Tarsalia selbständige Stücke, Astragalus und Calcaneus, persistierten, und daß ursprünglich eine distale Reihe kleinerer Tarsalia vorhanden war.

¹⁾ Zoolog. Anzeiger 1910, Bd. 35, Nr. 11, S. 339.

Nachträgliche Bemerkung.

Inzwischen habe ich ein neues Dinosaurierskelett in Halberstadt ausgegraben, das dieselbe Knickstellung der Hinterbeine zeigt, wie ich sie in Fig. 2 dargestellt habe, während der Arm und die vollständig erhaltene Hand wohl in erster Linie zum Greifen und Scharren und zur Stützung des Vorderkörpers bei der fischenden Arbeit des Kopfes und Halses dienten.

Ferner ist das vorstehende Thema durch zwei weitere Arbeiten behandelt worden. HAY tritt wie TORNIER für die Eidechsenstellung ein, während O. ABEL¹⁾ seine Ansicht, daß die Beine von *Diplodocus* digitigrad gestellt waren, näher zu begründen sucht und mit HAY für eine vegetarische Ernährung eintritt. Ich muß gestehen, daß mich ABELs Anschauungen über die Körperform, Bewegung und Lebensweise des *Diplodocus* in keinem Punkte überzeugt haben. Der Hinterfuß von *Diplodocus* ist dem des Halberstädter Plateosauriden zu ähnlich, als daß er anders gestellt und gebraucht worden sein könnte. Der einzige Unterschied liegt in einer axialen Verkürzung der Fußfläche, die als Anpassung an eine scharrende Nebenfunktion genügend motiviert erscheint. Eine digitigrade Fußstellung scheint mir schon durch die starke Biegung der großen spitzen Krallen gänzlich ausgeschlossen zu sein. Die engen Beziehungen von *Diplodocus* zu dem triadischen *Plateosaurus* sind schon von Herrn v. HUENE²⁾ eingehend begründet worden. Mir scheint, daß die Verlängerung der Arme bei den Sauropoden gegenüber ihren triadischen Vorfahren auch durch eine Anpassung an die „grundelnde“ Ausbeutung starker Gewässer ihre Erklärung finden kann. Die Hand würde dabei von einer greifenden Funktion, wie sie bei den Thecopoden vorlag, zu einer mehr stützenden bei den Sauropoden übergegangen sein.

Einer solchen Lebensweise hat sich ja auch die Kopfform von *Diplodocus* insofern angepaßt, als die Nasenlöcher weit zurückgeschoben sind, was beim Eintauchen des Kopfes sicher vorteilhaft war.

¹⁾ O. ABEL: Die Rekonstruktion des *Diplodocus*. Abhandl. d. k. k. zool.-botan. Gesellschaft in Wien, Bd. V, Heft 3.

²⁾ Frhr. v. HUENE: Die Dinosaurier der europäischen Triasformation. S. 325 ff. Jena, G. FISCHER, 1908.