

PLASTISCHE REKONSTRUKTION DES LEBENSBIODES VON *TYRANNOSAURUS REX* OSBORN.

Von

OTHENIO ABEL

(Wien).

Mit 8 Abbildungen im Text und Tafel XIII und XIV.

I. Die Grundlagen der Rekonstruktion.

Seitdem die ersten Funde des später unter dem Namen *Tyrannosaurus rex* von H. F. OSBORN beschrieben¹⁾ riesigen karnivoren Dinosauriers durch die unter der Leitung von BARNUM BROWN veranstaltete Expedition des American Museum of Natural History, an der sich auch Professor RICHARD SWANN LULL beteiligt hatte, in der oberen Kreide von Montana gemacht worden sind, ist unsere Kenntnis von diesem Reptil so weit vorgeschritten, daß nunmehr sein Skelett fast vollständig bekannt ist. Was uns bis heute gänzlich unbekannt geblieben ist, betrifft allein den Unterarm und die Hand, doch sind diese noch unbekannt Teile mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit nach der durch LAWRENCE M. LAMBE beschriebenen und abgebildeten Hand eines anderen, mit *Tyrannosaurus* nahe verwandten Raubdinosauriers aus der Belly-River-Formation von Alberta, Kanada²⁾, zu rekonstruieren. Da *Gorgosaurus*

¹⁾ H. F. OSBORN: *Tyrannosaurus and other Cretaceous Carnivorous Dinosaurs*. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, Vol. XXI, Art. XIV, October 4, 1905, pag. 259—265.

H. F. OSBORN: *Tyrannosaurus, Upper Cretaceous Carnivorous Dinosaur (Second Communication)*. — Ibidem, Vol. XXII, Art. XVI, July 30, 1906, pag. 281—296, Pl. XXXIX.

H. F. OSBORN: *Crania of Tyrannosaurus and Allosaurus*. — Memoirs Amer. Mus. Nat. Hist., New York, N. S., Vol. I, Part. I, 1912, pag. 3—30, Pl. I—IV.

²⁾ L. M. LAMBE: *The Cretaceous Theropodous Dinosaur Gorgosaurus*. — Memoir 100, Geological Series of the Geol. Survey of Canada, Ottawa, Can., No. 83, 1917, pag. 1—84, 49 Figs.

libratus LAMBE in der Hand nur mehr zwei Finger besaß, und nicht drei wie die älteren theropoden Dinosaurier vom Typus des *Androdemus*³⁾ *valens* LEIDY aus den Como Beds von Canyon City, Fremont Co., Colorado⁴⁾, so ist es wahrscheinlich, daß das Gleiche auch für *Tyrannosaurus* anzunehmen ist. Der dritte Finger dürfte auch hier wie bei *Gorgosaurus* hochgradig rudimentär und nur durch ein sehr stark reduziertes Metakarpale vertreten gewesen sein, das dem Hinterrand des zweiten Metakarpale dicht anlag.

Nach den ersten drei Mitteilungen von H. F. OSBORN über die Grundzüge des Skelettbaues von *Tyrannosaurus* wurde mit der Montierung der beiden nahezu vollständigen Skelette begonnen, die seit 1913 im American Museum aufgestellt sind.

Die enorme Größe der Skelette machte es notwendig, daß zunächst von allen Knochen in $\frac{1}{6}$ der natürlichen Größe Modelle angefertigt wurden, aus denen sodann ein Skelettmodell zusammengestellt wurde.

Die ersten drei Versuche, die von dem Präparator des Museums, ERWIN CHRISTMAN, unter der Leitung von H. F. OSBORN und W. D. MATTHEW durchgeführt wurden, gaben kein befriedigendes Ergebnis. Nach Zuziehung von RAYMOND L. DITMARS wurde ein vierter Versuch unternommen, der zur Ausführung gelangte und uns in den von OSBORN veröffentlichten Photographien der beiden Skelette entgegentritt⁵⁾.

H. F. OSBORN machte jedoch gleichzeitig mit der Veröffentlichung der Photographien dieser beiden Skelettreakonstruktionen darauf aufmerksam, daß diese Stellung noch einiger Verbesserungen bedürfe, da insbesondere die Stellung von Pubis und Ischium des aufrecht schreitenden Exemplars aus morphologischen Gründen als unrichtig bezeichnet werden müsse. So wurde später ein fünfter Rekonstruktionsversuch in Angriff genommen, der eine Berichtigung

³⁾ Androdemus = Allosaurus.

⁴⁾ Ch. W. GILMORE: Osteology of the Carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with Special Reference to the Genera *Androdemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. — Bull. 110 of the Smithsonian Institution, U. S. Nat. Mus., Washington, September 9, 1920, pag. 62, Fig. 45.

⁵⁾ H. F. OSBORN: *Tyrannosaurus*, Restoration and Model of the Skeleton. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, Vol. XXXII, Art. IV, April 11, 1913, pag. 91—92, Pl. IV—VI.

dieser Fehler brachte und der von H. F. OSBORN 1917 veröffentlicht wurde⁶). Dieser fünfte Rekonstruktionsversuch wurde von H. F. OSBORN unter Mithilfe von BARNUM BROWN und ERWIN CHRISTMAN durchgeführt und von CH. LANG beendet.

Im Jahre 1917 hatte LAWRENCE M. LAMBE den ersten Versuch unternommen, auf Grund der von *Gorgosaurus libratus* bekanntgewordenen Skelettreste nicht nur eine Rekonstruktion des Skeletts dieses Dinosauriers, sondern auch die Rekonstruktion des Lebensbildes desselben⁷) durchzuführen (Fig. 1—4). Eine Rekonstruktion des Lebensbildes von *Tyrannosaurus rex* entwarf CHARLES R. KNIGHT auf einem unter der Leitung von H. F. OSBORN für das American Museum of Natural History in New York ausgeführten Gemälde, das von H. F. OSBORN 1918 veröffentlicht worden ist⁸). Später hat R. S. LULL die Rekonstruktion des Lebensbildes dieses Dinosauriers durchzuführen versucht und diese Zeichnung 1924 veröffentlicht⁹).

Zunächst müssen wir uns klar darüber werden, daß als die einzige diskussionsfähige Rekonstruktion des Skeletts von *Tyrannosaurus*, was die Elemente desselben betrifft, die beiden Originale des Museums in New York zu gelten haben, was z. B. für die Beurteilung der Schwanzlänge und Schwanzstärke von Wichtigkeit ist. Die beiden Rekonstruktionen von KNIGHT und von LULL tragen den in der Rekonstruktion von 1917 wiedergegebenen Verhältnissen keine Rechnung, sondern basieren noch auf der ersten Rekonstruktion des Skeletts, in der die Schwanzlänge bedeutend kürzer angenommen worden ist. Eine sehr wichtige Ergänzung dieser beiden Skelette bildet das von LAMBE beschriebene Skelett des *Gorgosaurus libratus* bezüglich des Unterarmes und der Hand, die von *Tyrannosaurus* noch immer unbekannt sind, aber höchstwahrscheinlich

⁶) H. F. OSBORN: Skeletal Adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus. — Ibidem, Vol. XXXV, Art. XLIII, January 13, 1917, pag. 761—771, Textfigs. 17—21, Pl. XXV, XXVII.

⁷) L. M. LAMBE: l. c., Fig. 49 (Rekonstruktion des Skeletts); Fig. 48 (Rekonstruktion des Lebensbildes in vier verschiedenen Stellungen).

⁸) H. F. OSBORN: The Origin and Evolution of Life. — New York, Ch. Scribner's Sons, 1918, pag. 224, Fig. 102.

⁹) R. S. LULL in: Organic Adaptation to Environment, herausgegeben von M. R. THORPE, New Haven, Yale University Press, 1924, pag. 230, Fig. 23.

ebenso stark reduziert waren wie bei *Gorgosaurus*. Diese Vermutung hat schon Ch. W. GILMORE (1920) ausgesprochen¹⁰).

Die 1923 von WILLIAM DILLER MATTHEW und BARNUM BROWN beschriebenen Skelette und der fast vollständige Schädel von *Gorgosaurus libratus* LAMBE ergänzen das von LAMBE beschriebene Material, ohne wesentlich neue Grundlagen für eine Rekonstruktion gebracht zu haben¹¹).

II. Die bisherigen Ansichten über die Körperhaltung, Bewegungsart und Nahrungsweise von *Tyrannosaurus* und *Gorgosaurus*.

Zunächst konnte es schon bei der ersten genaueren Untersuchung des Skeletts von *Tyrannosaurus* keinem Zweifel unterliegen, daß dieser riesenhafte Theropode sich nur auf den Hinterbeinen fortbewegen konnte. Dafür sprach nicht nur die Zugehörigkeit zu den durchwegs bipeden Theropoden, sondern auch die außerordentliche Kleinheit des bei dem Exemplar 973 des Amer. Mus. erhaltenen Humerus im Vergleiche mit dem Femur desselben Exemplars¹²).

In der zweiten Mitteilung über *Tyrannosaurus* (1906, l. c., pag. 284) hat H. F. OSBORN hervorgehoben, daß der Hals des Tieres kurz, aber biegsam gewesen sei und daß in der Standstellung die Balance durch den Schwanz gehalten worden sein muß („In the standing position the body was balanced by the tail...“), womit er aber scheinbar nicht sagen wollte, daß der Schwanz beim Stehen

¹⁰) Ch. W. GILMORE: l. c., pag. 145: „The hand of *Tyrannosaurus* is not yet known, but it appears quite probable that it will be found to be functionally didactyle.“

¹¹) W. D. MATTHEW and B. BROWN: Preliminary Notices of Skeletons and Skulls of Deinodontidae from the Cretaceous of Alberta. — American Museum Novitates, No. 89, October 11, 1923.

¹²) In der Figurenerklärung zur Abbildung des Humerus durch OSBORN, l. c., 1906, Fig. 8, pag. 293, ist als Museumsnummer 972 angegeben, doch widerspricht dies der Angabe in derselben Arbeit auf pag. 290, wo es ausdrücklich heißt: „With the type specimen (No. 973) are preserved the left humerus and right scapula.“ Dies entspricht auch den früheren Angaben von H. F. OSBORN (l. c., 1905, pag. 262, l. c., 1906, pag. 282, wo die Liste der zu Nr. 973 gehörigen Skelettelemente veröffentlicht ist) und die Angabe aus dem Jahre 1906, l. c., pag. 293, erweist sich somit zweifellos als ein Druckfehler.

nie auf den Boden gelegt wurde, denn in der dieser Mitteilung beigegebenen Rekonstruktion liegt der (damals noch größtenteils ergänzte) Schwanz dem Boden unmittelbar auf und erscheint nicht in freier Balance, wie dies von L. DOLLO für *Iguanodon* nachgewiesen worden war. Bei Betrachtung der Rekonstruktion OSBORN'S aus dem Jahre 1906 gewinnt man allerdings den Eindruck, daß das Übergewicht des Körpers im vorderen Körperabschnitt liegen muß, so daß diese Stellung unmöglich erscheint. Der Schwerpunkt müßte in die Linie zwischen den beiden Hinterfüßen fallen, um das Umfallen des Tieres nach vorne zu verhindern; das Gewicht des riesigen Schädels, des starken Halses und Rumpfes erscheint aber in dieser Rekonstruktion durch den relativ kurzen Schwanz nicht ausgeglichen, ein Fehler, der ja in so vielen anderen Rekonstruktionen bipeder Dinosaurier immer wiederkehrt¹³⁾.

In dem vierten Rekonstruktionsversuche OSBORN'S, der im Jahre 1913 veröffentlicht worden ist, ist bei den beiden in gegenseitiger Angriffsstellung dargestellten Skeletten von *Tyrannosaurus* die Lage des Schwerpunktes des Körpers richtig berechnet worden, denn sie fällt zwischen die beiden Hinterfüße.

Die beiden rekonstruierten Skelette sind im Kampf um ihre Beute dargestellt. Die geöffneten Kiefer deuten auf den Moment vor dem Ansprung und dem konvulsiven Zuschnappen der Kiefer hin, das nach DITMARS den Kampf zwischen Reptilien von dem aller Säugetiere unterscheidet.

¹³⁾ Ein typisches Beispiel für derartige Rekonstruktionen bipeder Dinosaurier, in denen der Körperschwerpunkt so weit nach vorne verlegt erscheint, daß die Tiere niemals in dieser Stellung hätten auf den Hinterbeinen gehen können, ist die erste Rekonstruktion von *Anchisaurus colurus* Marsh aus der Trias von Manchester, Conn. (O. C. MARSH: Restoration of *Anchisaurus*. — American Journal of Science. — Vol. XLV, February, 1893, pag. 169, Pl. VI.)

Auch die aus früherer Zeit stammenden Rekonstruktionen bipeder Dinosaurier, die F. VON HUENE entworfen hat, leiden vielfach an demselben Fehler. Wir hatten uns lange Zeit an die Vorstellung einer relativ kleinen Schrittweite dieser Reptilien gewöhnt, wie sie zuerst von MARSH in der oben zitierten Rekonstruktion von *Anchisaurus* zur Darstellung gebracht worden ist. Bei einer so kleinen Schrittweite wäre ein bipedes Schreiten ganz unmöglich gewesen. HUENE ist daher durchaus im Rechte, wenn er in seinen neueren Rekonstruktionen bipeder Reptilien eine bedeutend größere Schrittweite zum Ausdrucke bringt (F. VON HUENE: Eine neue Rekonstruktion von *Compsognathus*. — Centralblatt f. Min. usw., Jahrgang 1925, Abt. B, Nr. 5, pag. 159).

In eingehender Weise hat sich zwei Jahre später (1915) WILLIAM DILLER MATTHEW¹⁴⁾ mit dem Problem der Bewegungsart und der Nahrungsweise von *Tyrannosaurus* beschäftigt.

Zunächst erörterte MATTHEW die Bewegungsart eines der Vorläufer von *Tyrannosaurus*, des *Allosaurus* (oder, wie er jetzt aus Prioritätsgründen genannt wird, *Antrodemus*). MATTHEW gelangte durch sorgfältige Untersuchungen über den Mechanismus des Skeletts dieses Theropoden zu der Überzeugung, daß der Schwanz lang und schwer gewesen sein müsse und als Gegengewicht für den relativ kurzen und kompakten Rumpf und Schädel gedient habe. Das Tier ist nach dieser Auffassung auf den Hinterbeinen gestanden, so daß der Schwanz frei balancierte. Die Knie müssen nach vorne gestanden haben, nicht, wie bei den meisten modernen Reptilien, nach außen. Die Gelenkverbindungen der Metapodialknochen beweisen einwandfrei, daß nicht, wie den meisten lebenden Reptilien, die ganze Sohle einschließlich der Metapodien dem Boden aufruhete, sondern daß nur die Distalenden der Metatarsalia nebst den Phalangen die Standfläche bildeten, während die Proximalenden der Metatarsalia über dem Boden standen, wie dies bei den Vögeln und bei den meisten Säugetieren der Fall ist.

Weiters zeigte die Untersuchung der Wirbelsäule, daß der kurze kompakte Rumpf nicht in einem ebenso hohen Grade wie etwa bei den Krokodilen oder Eidechsen beweglich gewesen sein kann, sondern daß die Beweglichkeit im Rumpfabscnitte der Wirbelsäule ziemlich eingeschränkt gewesen sein muß.

Auch der Schwanz konnte nach den Untersuchungen von MATTHEW bei *Antrodemus* weder geringelt noch nach oben gekrümmt werden, sondern verblieb in der Hauptsache in der Achse des Körpers, abgesehen von seitlichen Schwingungen und dem Auf- und Abwippen, wie es zur Erhaltung des Gleichgewichtes des auf den Hinterbeinen balancierenden Körpers erforderlich war.

Die Biegung der Rippen läßt erkennen, daß der Rumpf lateral komprimiert und relativ hoch gewesen sein muß, ganz im Gegensatz zu dem Körperquerschnitte eines Krokodils oder einer normal gebauten Eidechse.

Das weit hinten gelegene Kiefergelenk beweist, daß die Kiefer

¹⁴⁾ WILLIAM DILLER MATTHEW: Dinosauers. With Special Reference to the American Museum Collections. — New York, 1915, pag. 46—55.

sehr weit geöffnet werden konnten, was übrigens auch aus den Ansatzstellen der Unterkiefermuskeln zu erschließen ist.

W. D. MATTHEW kam bei seinen Studien über die wahrscheinliche Lebensweise von *Antrodemus* zu folgenden Schlüssen:

Alle Anzeichen sprechen dafür, daß *Antrodemus* ein räuberisches, aktives und kräftiges Reptil gewesen ist, das an die terrestrische Lebensweise angepaßt war. Seine Angriffsmethoden und seine Kampfart werden jenen der modernen Reptilien ähnlicher gewesen sein als jenen der räuberischen Säugetiere. Das Gehirn von *Antrodemus* repräsentierte eines von gleich tief stehendem Typus wie das eines modernen Krokodils oder einer Eidechse, und die Intelligenz eines *Antrodemus* muß weit hinter der eines Vogels oder Säugetieres zurückgeblieben sein. Das feine Geruchsvermögen der Säugetiere und das scharfe Sehvermögen der Raubvögel haben *Antrodemus* ebenso gefehlt wie einem Krokodil oder einer Eidechse. MATTHEW ist daher zu der Schlußfolgerung gelangt, daß *Antrodemus* seine Beute kaum durch andauernden Lauf oder wiederholten Ansprung erreicht haben kann, sondern daß er seine Opfer belauerte und wartete, bis sie sich in so große Nähe begaben, daß er sie durch einen plötzlichen, rasch erfolgenden Ansprung erfassen konnte. Ein festes Zuschnappen der weit geöffneten Kiefer und ein wilder Angriff mit Zähnen und Fingerkrallen mußte das Opfer in seine Gewalt bringen. Das sachte und vorsichtige Anschleichen, das für die meisten räuberischen Säugetiere bezeichnend ist, ist eine Jagdmethode, die für *Antrodemus* nicht angenommen werden kann.

Im Anschluß an diese Darlegungen hat sich MATTHEW mit der Frage beschäftigt, zu welchen Schlüssen wir bezüglich der Bewegungsart, des Aufenthaltsortes und der Nahrungsweise von *Tyrannosaurus* gelangen können.

Verglichen mit seinem Vorgänger *Antrodemus* war *Tyrannosaurus* weitaus plumper und massiver gebaut. Der Schädel war weit größer und schwerer, die Kiefer bedeutend kräftiger, dagegen die Arme viel kleiner und der Schwanz kürzer, die Hinterbeine geradegestreckter und die Mittelfußknochen so angeordnet, daß die Gangart von *Tyrannosaurus* geradezu als eine digitigrade anzusprechen wäre, die sich in diesem Punkte den Straußen angenähert zeigt.

Einem so schweren und massiven Raubdinosaurier mußte der etwa noch bei *Antrodemus* mögliche Grad von Beweglichkeit gefehlt haben.

Daher ist MATTHEW zu der Ansicht geführt worden, daß es *Tyrannosaurus* nur möglich gewesen sein kann, die gleichfalls schwer beweglichen, langsamen gepanzerten Dinosaurier als Beute zu ergreifen. Als solche kommen, nach der Ansicht von MATTHEW, die zahlreichen gehörnten Triceratopsiden und die verschiedenen Panzerdinosaurier in Betracht, die Zeitgenossen von *Tyrannosaurus* waren. Als Beispiele kommen *Ankylosaurus*, *Palaeoscincus* und *Scolosaurus* aus der oberen Kreide Nordamerikas in Betracht, die zwar zum Teil älteren Abteilungen der Kreideformation angehören, aber, wie *Ankylosaurus* zeigt, doch noch in den oberen Kreideschichten (*Ankylosaurus* gehört dem Edmonton Cretaceous an) vertreten waren, in denen sich ja auch andere große Raubdinosaurier vom Typus des *Tyrannosaurus*, wie der ihm sehr nahe verwandte *Gorgosaurus* (Belly River Cretaceous vom Red Deer River, Alberta, Canada), gefunden haben.

MATTHEW war also (1915) der Ansicht, daß *Tyrannosaurus* auf lebende Beutetiere Jagd gemacht hat¹⁵). Indessen hebt er ausdrücklich hervor, daß die Bewegungen von *Tyrannosaurus*, entsprechend seiner massiven Gestalt, sehr langsam, träge und schwerfällig gewesen sein müssen, so daß ihm ein rasches Zufahren auf die Beute kaum möglich war.

„We cannot doubt indeed“, fährt MATTHEW fort, „that the Carnivorous Dinosaurs developed, along with their elaborately perfected mechanism for attack, an equally elaborate series of instincts guiding their action to effective purpose; and a complex series of automatic responses to the stimulus afforded by the sight and action of their prey might very well mimic intelligent pursuit and attack, always with certain limits set by the inflexible character of such automatic adjustments. But no animal as large as *Tyrannosaurus* could leap or spring upon another, and its slow stride quickening into a swift resistless rush, might well end in unavoidable im-

¹⁵) An dieser Ansicht hat W. D. MATTHEW auch noch später festgehalten, denn auch nach der Publikation von L. M. LAMBE, in der der letztere nachdrücklich für die Aasnahme von *Gorgosaurus* eintrat, haben W. D. MATTHEW und B. BROWN eine Rekonstruktion von E. C. CHRISTMAN (gezeichnet 1921) veröffentlicht, in der dargestellt ist, wie ein Exemplar dieses großen Raubdinosauriers auf drei im Wasser befindliche Corythosaurier Jagd macht und mit großen Schritten dem Ufer zueilt. (American Museum Novitates, No. 89, 1923, Fig. 3, die in der vorliegenden Studie in Fig. 5 reproduziert ist.)

palement upon the great horns of *Triceratops*, futile weapons against a small and active enemy, but designed no doubt to meet just such attacks as these. A true picture of these combats of titans of the ancient world we cannot draw; perhaps we will never be able to reconstruct it. But the above considerations may serve to show how widely it would differ from the pictures based upon any modern analogies.“

Am Schlusse seiner Betrachtungen über die wahrscheinliche Lebensweise von *Tyrannosaurus* bemerkt MATTHEW:

„The suggestion has also been made that these giant carnivores were carrion-eaters rather than truly predaceous. The hypothesis can hardly be effectively supported nor attacked. It is presented as a possible alternate.“

Wir werden später zu erörtern haben, daß diese Theorie eine weitaus größere Wahrscheinlichkeit besitzt als die Annahme, daß *Tyrannosaurus* auf lebende Tiere Jagd gemacht hat.

Zwei Jahre nach dem Erscheinen des kleinen Buches „Dinosaurs“ von W. D. MATTHEW hat sich LAWRENCE M. LAMBE gelegentlich der Beschreibung des prächtigen Skeletts von *Gorgosaurus libratus* aus der Belly-River-Formation vom Red Deer River, Alberta, Canada, sehr eingehend mit dem Problem der Lebensweise dieses Theropoden beschäftigt. Da *Gorgosaurus* dem gleichen Anpassungstypus wie *Tyrannosaurus* angehört, so müssen wir diesen Ausführungen LAMBE's besondere Beachtung schenken.

Wenn bei einem eingehenderen Vergleiche zwischen *Gorgosaurus* und *Tyrannosaurus* eingewendet werden sollte, daß das Skelett des ersteren eine Länge von 29 Fuß aufweist, das eines *Tyrannosaurus* dagegen 47 Fuß, so ist darauf zu sagen, daß ja die beiden Skelette, die von *Tyrannosaurus* bekannt sind, sehr alten Tieren angehörten und daß diese Größendifferenz, wie sie zwischen den bisher bekanntgewordenen Vertretern der beiden Gattungen besteht, bei einer Beurteilung der Lebensweise nicht in die Waagschale fallen kann, da ja zweifellos jüngere Exemplare von *Tyrannosaurus* nicht nur dieselben Dimensionen wie *Gorgosaurus libratus*, sondern, soweit sie noch jünger waren, selbstverständlich noch viel geringere aufgewiesen haben müssen. Der Größengegensatz kann also bei einer Analyse der Lebensweise in diesem Falle keine Rolle spielen.

LAMBE geht von folgenden Grundlagen für seine Darlegungen aus:

Zunächst geht aus dem Anpassungstypus des Gebisses hervor, daß *Gorgosaurus* ein karnivores Tier war.

Aus der Gestalt der Hinterfüße ergibt sich, daß der Aufenthaltsort von *Gorgosaurus* ausschließlich das Land war.

Die außerordentlich weitgehende Reduktion der Arme, die vollständig bekannt sind, verbietet entschieden jede Annahme einer Funktion derselben als Lokomotionsapparate.

Die Struktur des Schwanzes, seine relative Länge und sein Verhältnis zum übrigen Körper sprechen nach LAMBE dafür, daß die Aufgabe des Schwanzes in der Hauptsache darin bestand, für den vor der Beckenlinie gelegenen Teil des Körpers das Gegengewicht herzustellen. Er soll also, nach der Ansicht LAMBE's, „principally as a support and balance“ gedient haben.

Bei *Gorgosaurus* sind die Gastralrippen sehr kräftig ausgebildet gewesen und sie standen in der Medianlinie in auffallend fester Verbindung untereinander, etwa so, wie wenn wir die Finger beider Hände ineinanderschieben. Von diesem Bauchpanzer ist nur die rechte Hälfte bekannt, da die linke der Verwitterung ausgesetzt gewesen und bereits zerstört worden war, als das Skelett entdeckt wurde. Die 17 Gastralrippen der rechten Seite umfassen jedoch allem Anscheine nach nicht den ganzen Gastralpanzer, sondern es werden wahrscheinlich, wie LAMBE betont, zwischen dem Sternum und dem Vorderrande der Pubes 19 Gastralrippenpaare vorhanden gewesen sein.

Zur Beurteilung der Frage, die sich an die Ausbildung dieses starken Gastralpanzers bei *Gorgosaurus* knüpft, ist es aber auch wichtig festzustellen, daß auch bei *Tyrannosaurus* ein aus starken Gastralrippen gebildeter Bauchpanzer vorhanden gewesen ist, den OSBORN schon 1906 beschrieben hat¹⁶⁾.

Die Ausbildung dieses ungewöhnlich starken Bauchpanzers

¹⁶⁾ H. F. OSBORN: l. c., 1906, pag. 295, Fig. 12. „One of the most surprising characters discovered in this fossil is the presence of an abdominal series of ribs, consisting of double-pointed central ribs and single-pointed short lateral ribs, as in *Sphenodon*. As shown in Fig. 12 the ribs are asymmetrical and sometimes double. They mostly exhibit a double anterior and posterior rough surface attachment to the preceding and succeeding ribs. The median arched part of the rib extended forward and the free ends pointed backward.“

muß nach LAMBE in kausaler Beziehung zur Lebensweise des Tieres gestanden sein. Wir werden zu dem Schlusse geführt, daß diese großen Raubdinosaurier in der Regel¹⁷⁾ auf dem Boden gelegen sind, wobei das Gewicht des massiven Rumpfes auf dem Geflecht der Gastralrippen aufruhte.

Mit der Ausbildung dieses Bauchpanzers steht aber ferner die sehr auffallende Verdickung und Verbreiterung des Distalendes der Pubes in Einklang, die beim Liegen auf dem Boden beim Tragen der gewaltigen Last mithalfen, die in der Beckenregion des Körpers ihr Maximum erreicht haben muß.

LAMBE hebt hervor, daß *Gorgosaurus* im Verhältnisse zu seiner Größe leicht gebaut war und daß namentlich die Hinterbeine verhältnismäßig schlank waren. Auch bei *Tyrannosaurus* beschreibt OSBORN (1906, l. c., pag. 294) das Vorhandensein einer zentralen Höhlung im Femur (l. c., Fig. 10) und betont das relativ geringe Gewicht des Knochens im Verhältnisse zu seiner Länge (1300 mm; Gewicht 180 lbs.). Auch die Tibia von *Tyrannosaurus* weist auf eine bedeutende Erstreckung eine zentrale Höhlung auf, so daß in beiden Fällen von „Röhrenknochen“ gesprochen werden kann. Von *Gorgosaurus* gibt LAMBE auch in den Wirbeln und Phalangen Hohlräume an, die freilich den flachen oder traversenförmigen Skelettelementen fehlen.

Der Schwanz von *Gorgosaurus* erreichte nach LAMBE nur die halbe Körperlänge. Er war im Querschnitte hochoval und seine Stärke nahm nach dem Ende zu gleichmäßig ab. LAMBE gibt an, daß der Schwanz nicht gebogen werden konnte und „served mainly as a counterpoise to the weight in advance of the hip and as a support“. Der Querschnitt des Schwanzes spricht entschieden gegen eine Funktion als Ruderorgan und stimmt somit mit den übrigen Ergebnissen der analytischen Untersuchung der Anpassungsmerkmale überein, die *Gorgosaurus* als ein terrestrisches, aber nicht als ein aquatisches Reptil charakterisieren¹⁸⁾.

LAMBE kommt zu dem Schlusse, daß *Gorgosaurus* kein schnellbewegliches, flinkes und rasch zufassendes Raubtier gewesen sein

¹⁷⁾ L. M. LAMBE: l. c., pag. 80. „The presence of a cuirass of close set abdominal ribs indicates the habitual assumption of a prone attitude.“

¹⁸⁾ Dagegen ist bei den aquatischen Trachodontiden (*Trachodon*, *Edmontosaurus*, *Corythosaurus* usw.) der Schwanz lateral komprimiert gewesen und erweist sich dadurch als Ruderorgan.

kann. Er ist der Ansicht, daß es, trotz der scheinbar schlanken Bauart der Hinterbeine, ein träges, langsames Reptil gewesen sein muß und daß seine Nahrung hauptsächlich aus Aas bestand.

In dem flachen, weiten Gebiete, in dem *Gorgosaurus* in der oberen Kreidezeit lebte, das von Strömen durchzogen und teilweise von Sümpfen und Seen bedeckt war, lebten als Zeitgenossen verschiedene gehörnte Dinosaurier aus der Familie der Ceratopsiden und mehrere gepanzerte Dinosaurier. LAMBE vermutet, daß *Gorgosaurus* diese Tiere als Beute nicht verschmähte, wenn sie sich ihm gerade darbot, daß er aber hauptsächlich in den verendeten und gestrandeten Kadavern der Trachodontiden, die die Gewässer des Gebietes in großer Zahl bevölkert zu haben scheinen, seine Nahrung gefunden hat.

Wir wissen noch nicht allzuviel von den Elementen der damaligen Land- und Wasserfauna. Neben den großen Dinosauriern, die als Fleischfresser angesprochen werden müssen, gab es auch mehrere kleinere, von denen wir aber bis jetzt noch recht geringe Kenntnisse besitzen. Außer den Raubdinosauriern lebten aber zahlreiche andere große herbivore Dinosaurier in dem Gebiete, aus dem uns die Reste von *Gorgosaurus* überliefert worden sind. Freilich dürfen wir nicht für alle Elemente der gleichzeitigen Fauna dieses Gebietes denselben Lebensraum annehmen. Daß Waldgebiete vorhanden waren, geht mit Sicherheit aus den zahlreichen Funden fossiler Stämme und Blätter von Laubbäumen in den Belly-Riverschichten hervor; wir dürfen aber nicht daraus den Schluß ziehen, daß alle Reptilien aus diesen Schichten Waldtiere gewesen sind. Die Trachodontiden waren hochgradig an das Wasserleben angepaßt und haben sicherlich den weitaus größten Teil ihres Lebens im Wasser verbracht. Daneben gab es aber zu derselben Zeit gepanzerte Dinosaurier, die weder als typische Waldformen noch als Wassertiere, sondern als Bewohner arider Landstriche angesprochen werden müssen. Die Kombination von Wald, Sumpf, Seen, Strömen und dicht daranschließenden ariden Gebieten erscheint nur im ersten Augenblicke befremdend. Wir haben aber viele Beispiele aus der Gegenwart, in denen ein wasserreicher Fluß oder Strom mitten durch ein Wüstengebiet zieht; solche Beispiele sind die großen Flüsse in der Karroo in Südafrika oder der Unterlauf des Nil, der mitten durch Wüstenland strömt. Daß unmittelbar an einen Regenwald tropischen Charakters eine baumarme Steppe grenzen kann,

zeigt das Gebiet am Zambesi westlich von den Victoriafällen, wo sich überdies noch weite Sümpfe ausdehnen, wie wir sie zum Teil für die Zeit der Ablagerung der Belly-River-Formation annehmen dürfen, ja müssen, um das Vorkommen der Trachodontiden zu erklären. Nur auf diese Weise wird die sonst unerklärliche Tatsache verständlich, daß die Pseudomorphosen der Trachodonmumien¹⁹⁾ in diesen Gesteinen der oberen Kreide Nordamerikas so vorzüglich erhalten sind. Eine Mumifizierung setzt unbedingt ein arides Klima voraus und kann niemals in einer vegetationsreichen Waldregion stattfinden oder stattgefunden haben.

L. M. LAMBE hat vier Rekonstruktionen von *Gorgosaurus libratus* entworfen, die ich hier wiedergebe (Fig. 1—4). Sie sollen das Tier in schreitender, sitzender, fressender und liegender Körperhaltung darstellen.

Die Rekonstruktion von *Gorgosaurus* in Schreitstellung (Fig. 1) leidet an demselben Fehler wie so viele andere Rekonstruktionen bipeder Dinosaurier: der Schwergewichtspunkt fällt nicht zwischen die Standflächen der beiden Hinterfüße, sondern zweifellos ein gutes Stück vor dieselben. In dieser Stellung könnte sich ein Tier nur bei sehr schnellem Lauf auf den Hinterbeinen allein erhalten; sonst, bei langsamerer Bewegung, muß ein Tier, dessen Schwerpunkt vor die Hinterfuß-Standfläche fällt, unbedingt nach vorne fallen.

Auch die Sitzstellung, in der LAMBE *Gorgosaurus* rekonstruiert hat (Fig. 2), leidet an demselben Fehler. Es ist zwar denkbar, daß sich das Tier aus einer Körperlage, in der die Metapodien in ihrer ganzen Länge dem Boden auflagen, ähnlich wie ein Känguruh mit dem Vorderteile seines Körpers aufzurichten vermochte, aber dann müssen die Metapodien und Zehen viel weiter nach vorne geschoben

¹⁹⁾ Daß es sich in den sogenannten „Trachodon-Mumien“ nicht um „Mumien“ selbst, sondern um Pseudomorphosen, und zwar Sandsteinpseudomorphosen nach Mumien von Trachodon, Edmontosaurus usw. handelt, habe ich zum erstenmal in meiner „Allgemeinen Paläontologie“, Berlin und Leipzig 1917, pag. 48, hervorgehoben und schon damals darauf hingewiesen, daß die Leichen dieser Dinosaurier längere Zeit in einem heißen Wüstenklima gelegen haben müssen, in dem ihre Mumifizierung erfolgte. Später ist erst ihre Umhüllung durch den feinen Sandstein erfolgt, der in Risse und Ritzen der Mumien eindrang und schließlich die Mumie selbst verdrängte und ersetzte, so daß diese sich heute als ein sie in ihren feinsten Einzelheiten kopierendes Gebilde aus feinkörnigem Sandstein darstellt, in dem das Skelett eingeschlossen ist.

sein, wie dies eben bei einem sitzenden Känguruh zu beobachten ist. Eine Durchsicht der mir vorliegenden zahlreichen photographischen und zeichnerischen Darstellungen sitzender Känguruhs, eigene Beobachtungen, endlich die Abbildungen in der letzten Auflage von BREHM's Tierleben lehrt, wie die Stellung eines bipeden Tieres beim

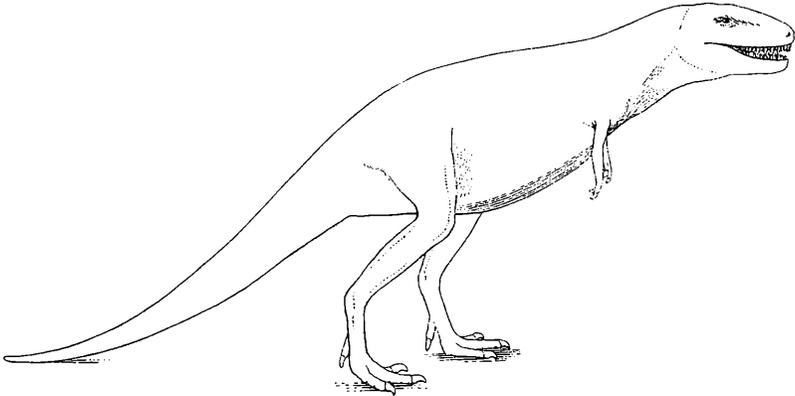


Fig. 1. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Gorgosaurus libratu* Lbe., in schreitender Stellung. (Nach L. M. Lambe, 1917.)

Sitzen ist oder sein muß, um das Niederfallen nach vorne zu verhindern. Ferner ist nicht anzunehmen, daß die so hochgradig reduzierten und aller Wahrscheinlichkeit nach durchaus funktionslos gewordenen Arme, die nur mehr als rudimentäre Gebilde in kraftloser Stellung herabgehangen sein dürften, in einer Haltung nach vorne gewendet waren, wie dies in der Rekonstruktion von LAMBE dargestellt erscheint²⁰).

Aus denselben Gründen ist auch die Haltung von *Gorgosaurus* in der Rekonstruktion von LAMBE (Fig. 3), in der das Tier bei der Nahrungsaufnahme dargestellt ist, als verfehlt zu bezeichnen. Da der Schwerpunkt des Körpers auch in diesem Falle vor der Standfläche der beiden Hinterfüße liegt, kann das Tier niemals in der von LAMBE angenommenen Stellung seine Nahrung aufgenommen haben.

²⁰) Diese Rekonstruktion erinnert in der Körperhaltung an die seinerzeit (1910) von O. JAEKEL entworfene, in den Dimensionen sowohl wie in der allgemeinen Haltung durchaus verfehlt Rekonstruktion von *Iguanodon bernissartensis* Blgr. (Vgl. O. ABEL: Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere. — Jena, G. Fischer, 1925, pag. 177, Fig. 117.)

Die einzige Stellung, die aus physiologischen Gründen im allgemeinen als annehmbar erscheint, ist in der vierten Rekonstruktionsskizze von LAMBE (Fig. 4) zum Ausdrucke gebracht, in der *Gorgosaurus* in liegender Haltung gezeichnet ist. Nur ist es schwer, sich vorzustellen, wie sich das Tier aus dieser Stellung in die Schreitstellung hätte emporheben können, und daher ist auch in dieser Rekonstruktion ein Fehler unterlaufen, der freilich erst bei

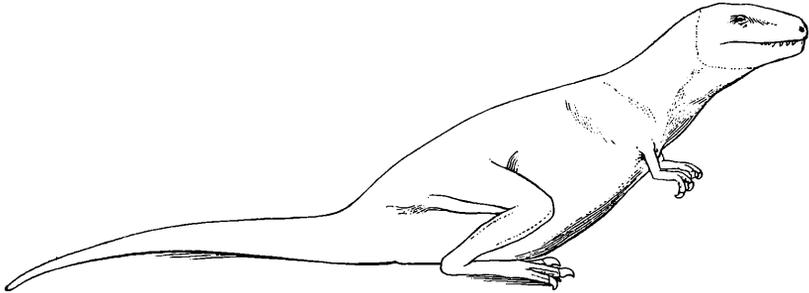


Fig. 2. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Gorgosaurus libratu* Lbe., in sitzender Stellung. (Nach L. M. Lambe, 1917.)

genauerer Analyse der Zeichnung auffällt, nämlich die Stellung der Hinterbeine und die Art der Winkelstellung zwischen den drei Hauptabschnitten derselben. Auch für diese Rekonstruktion gilt dasselbe wie für die drei anderen, daß der Autor übersehen hat, bei der Rekonstruktion der Hinterbeinstellung die Analogiefälle sitzender bipeder Beuteltiere heranzuziehen²¹). Die gleiche Stellung der

²¹) Die Stellung des Unterschenkels mußte beim „Sitz“ ungefähr dieselbe sein, wie sie von R. S. LULL in der Rekonstruktion eines Dinosauriers dargestellt worden ist, von dem wir allerdings nur die Fußspuren kennen, nämlich *Sauropus* (R. S. LULL: *Triassic Life of the Connecticut Valley*. — Bulletin No. 24, State Geol. and Nat. Hist. Survey, State of Connecticut, Hartford, 1915, Fig. 71, pag. 219). Eine Wiedergabe dieser von LULL zuerst 1904 abgebildeten Rekonstruktion (*Sauropus barrattii* Hitchcock = *Fulicopus lyellianus* Hitchcock) findet sich in meiner „Paläobiologie der Wirbeltiere“, 1912, pag. 69, Fig. 26. Es sei erwähnt, daß diese Rekonstruktion des Skeletts der Hinterextremität hinsichtlich der Stellung der Gliedmaßenabschnitte, besonders in der Stellung des Unterschenkels richtig, aber in der Beckenregion unbedingt unrichtig ist, denn ein so langer Metatarsus, wie ihn *Sauropus* besessen haben muß, findet sich niemals bei Ornithischiern, und das Becken von *Sauropus* zeigt in der hypothetischen Rekonstruktion von LULL in dem nach rückwärts gewendeten Pubis die unverkennbaren Merkmale eines Ornithischiers. Das Becken müßte für *Sauropus* nach dem Schema eines Theropodenbeckens rekonstruiert werden.

Hinterbeinabschnitte wie bei sitzenden Känguruhs ist übrigens auch bei sitzenden Straußvögeln zu beobachten, und es ist wichtig, festzustellen, daß in beiden Analogiefällen die Tibia in der Sitzstellung und in der von LAMBE für *Gorgosaurus* supponierten Liegestellung nicht einen Winkel von etwa 45° mit dem Metapodium und den Phalangen gebildet haben kann, sondern daß die Tibia auch bei

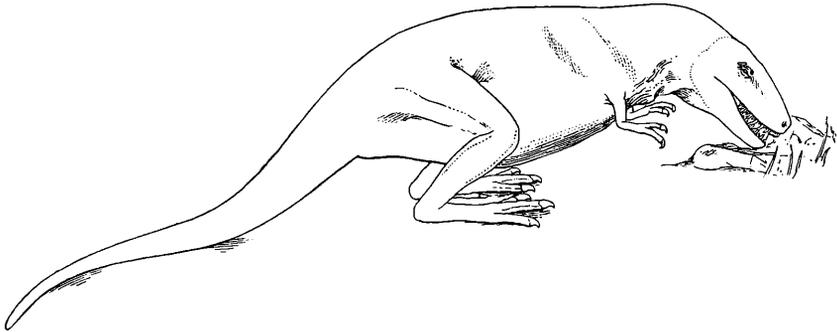


Fig. 3. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Gorgosaurus libratus* Lbe., dargestellt während der Nahrungsaufnahme. (Nach L. M. Lambe, 1917.)

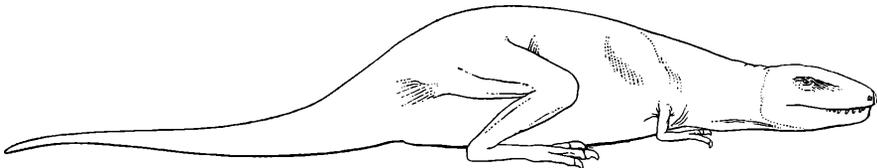


Fig. 4. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Gorgosaurus libratus* Lbe., in liegender Stellung. (Nach L. M. Lambe, 1917.)

Gorgosaurus, ebenso wie bei den Känguruhs und bei den Straußvögeln, in der Sitzstellung senkrecht zum Boden gestanden sein muß, so daß der Winkel zwischen dem Unterschenkel und dem Metapodium in diesem Falle ein rechter gewesen sein muß.

L. M. LAMBE hat als Grund für die starke Abbiegung der Abschnitte der Hinterbeinabschnitte geltend gemacht, daß für diese Auffassung vor allem die Stellung spricht, in der die Gliedmaßenabschnitte in situ anzutreffen waren. Dagegen ist jedoch einzuwenden, daß die Stellungen der Gliedmaßen bei einem fossilen Wirbeltier durchaus nicht immer einen Schluß auf die normale Gliedmaßenstellung während des Lebens zulassen. So kann man bei einer verendeten Gazelle oder Antilope oder einem in freier

Wildbahn verendeten Rehbock Gliedmaßenstellungen antreffen, die beim lebenden Tiere niemals zu beobachten sind. Es kommen weitgehende Verkrümmungen und Verzerrungen vor, die meistens durch das Einschrumpfen der Sehnen und Bänder bedingt sind. Auch der „Opisthotonos“, von dem in den letzten Jahren wiederholt die Rede war, ist fast durchaus auf analoge Vorgänge im Bereiche der dorsalen Halsmuskulatur zurückzuführen. Es ist also stets Vorsicht geboten, wenn man darangeht, aus dem Verhalten der Gliedmaßenabschnitte einen Schluß auf die Normalhaltung beim lebenden Tiere ziehen zu wollen. Aus diesem Grunde kann ich auch die in der Abbildung LAMBE's (l. c., Fig. 6) ersichtliche Knickung der Hinterbeinabschnitte nicht als maßgebend für die Rekonstruktion des Lebensbildes dieses Dinosauriers ansehen²²⁾.

LAMBE hat ferner die Ansicht ausgesprochen, daß es *Gorgosaurus* unmöglich gewesen sei, stehend seine Nahrung aufzunehmen. Wenn *Gorgosaurus* zu einem Kadaver kam, so mußte er zweifellos seinen Schädel tief zu dem auf dem Boden liegenden Aas herabsenken. Indessen ist aber auch eine andere Auffassung von der Schädelhaltung von *Gorgosaurus* und *Tyrannosaurus* bei der Nahrungsaufnahme möglich, worauf wir später noch zu sprechen kommen werden.

Sicher war LAMBE im Rechte, wenn er vermutete, daß die gewaltigen Krallen der Hinterfüße bei der Nahrungszerkleinerung beteiligt waren. Ich möchte aber noch weiter gehen und es als außerordentlich wahrscheinlich bezeichnen, daß die mit großen, scharfen

²²⁾ Hingegen könnte die Stellung, in der sich der rechte Hinterfuß eines zweiten, 1913 durch die von BARNUM BROWN geleitete Expedition des Am. Mus. Nat. Hist. aufgefundenen Exemplars von *Gorgosaurus libratus* Lambe befindet, als normal für die Sitzstellung angesehen werden. Auch dieses Exemplar zeigt übrigens weitgehende postmortale Dislokationen der Skeletteile, wie z. B. der ganzen Halsregion. W. D. MATTHEW und B. BROWN haben mit Recht darauf hingewiesen, daß diese Verkrümmung nicht im Sinne der Erklärung von ROY L. MOODIE als „Opisthotonos“ zu bezeichnen ist, sondern „the explanation probably lies in the shrinkage of ligaments along the dorsal side of the neck and backbone after death“. Beachtenswert in der dieser Mitteilung beigegebenen Rekonstruktion (Fig. 2 und 3) ist die Annahme einer sehr bedeutenden Schrittweite, die aus den oben dargelegten Gründen zweifellos als richtig erscheint. (W. D. MATTHEW and B. BROWN: Preliminary Notices of Skeletons and Skulls of Deinodontidae from the Cretaceous of Alberta. — American Museum Novitates, No. 89, October 11, 1923.)

Krallen bewehrten Hinterfüße vor allem zum Festhalten der Beute gedient haben, genau wie dies bei den großen Raubvögeln der Fall ist, bei denen die Hinterfußkrallen eine sehr wesentliche Rolle bei dem Festhalten der Beute, aber nur eine ganz untergeordnete Rolle bei der Zerkleinerung derselben spielen. Eine solche Funktion der Hinterfußkrallen konnte nicht nur in der Standstellung, sondern auch in der Hockstellung ausgeübt werden, war aber sicherlich in der Standstellung wirksamer.

LAMBE hat auch der Frage Beachtung geschenkt, ob sich an den Zähnen von *Gorgosaurus* irgendwelche Spuren einer Funktion beobachten lassen und hat dies verneint. LAMBE kam auf Grund dieser Beobachtung zu dem Schlusse, daß die Substanz der Nahrung, von der *Gorgosaurus* lebte, relativ weich gewesen sein müsse und daß es daher wahrscheinlich sei, daß *Gorgosaurus* nicht an frisch erlegten Beutetieren, sondern an bereits in Verwesung übergegangenen Kadavern seine Mahlzeiten hielt. Dabei hat jedoch LAMBE übersehen, daß die Zähne der Raubdinosaurier sehr leicht ausfielen und sehr rasch wieder ersetzt wurden. Für das erste liegen genügend Beweise in den Funden ausgebissener Zähne von Raubdinosauriern neben und an Skeletten herbivorer Dinosaurier vor. Daß jedoch diese Zähne geeignet waren, selbst in den Knochen einzudringen, beweisen zahlreiche Bißspuren an den Wirbeln großer Sauropoden aus den Como Beds Nordamerikas, die nur von den Zähnen großer Raubdinosaurier herrühren können. Und daß anderseits die Erneuerung der Zähne sehr leicht und rasch erfolgte, zeigt jedes gut erhaltene Gebiß eines Raubdinosauriers und so auch jenes von *Gorgosaurus*, wo wir soeben durchgebrochene neben gerade durchbrechenden Zähnen und beide neben weit aus den Kiefern vorstehenden Zähnen ohne regelmäßige Anordnung feststellen können. Die Zähne wurden also wohl ebenso schnell, als sie verloren gingen, wieder ersetzt. Daher finden wir auch keine Abnutzungsspuren an den Zähnen der Raubdinosaurier, die auf eine längere Funktionsdauer hinweisen würden.

Im Jahre 1916 hielt H. F. OSBORN in Washington Vorlesungen über „The Origin and Evolution of Life“, die 1918 veröffentlicht wurden²³⁾. In diesen kam er auch auf die Lebensweise von *Tyranno-*

²³⁾ H. F. OSBORN: The Origin and Evolution of Life on the Theory of Action, Reaction and Interaction of Energy. — Hale Lectures of the National Academy of Sciences, Washington, April 1916. — New York, 1918, pag. 224—225, Fig. 102.

saurus zu sprechen und legte dar, daß nach seiner Ansicht die Klimax des Verteidigungstypus der Ceratopsiden mit der Klimax des Angriffstypus von *Tyrannosaurus* zeitlich und räumlich zusammenfalle. „This is an example of the counteracting evolution of offensive and defensive adaptations...“ „The climax of defense was reached, however, in another line of Predentata, in the herbivorous Dinosaurs, known as *Ankylosaurus*, in which there developed a close imitation of the armadillo or glyptodon type of mammal, with the head and entire body sheathed in a very dense, bony armature.“

Aus diesen Darlegungen OSBORN's geht hervor, daß er sich nicht der Ansicht angeschlossen hat, daß *Tyrannosaurus* ebenso wie *Gorgosaurus* ein Aasfresser gewesen sein dürfte, sondern daß er an der Auffassung festhielt, daß dieser schwerfällige Riese lebende Reptilien angegriffen hat²⁴).

In der monographischen Bearbeitung der karnivoren Dinosaurier des Nationalmuseums zu Washington²⁵) begegnen wir einer für die Beurteilung der Lebensweise der kretazischen Theropoden Nordamerikas sehr wichtigen Feststellung bezüglich des Aufbaues des Abdominalrippenpanzers. Bei *Antrodemus* aus den Como Beds erweist sich jedes rippentragende Segment aus drei bis vier separaten Stücken in der Abdominalregion aufgebaut, so daß „a complete

²⁴) Über die Kampfart der Ceratopsiden hat zuletzt F. VON NOPCSA sehr beachtenswerte Überlegungen veröffentlicht (Dinosaurierreste aus Siebenbürgen. — V. Teil. — Geologia Hungarica, Series Palaeontologica, Fasc. 4, Budapest 1929, pag. 69.) Er ist der Ansicht, daß die Hörner und Nackenschilder teils Angriffs-, teils Verteidigungswaffen der Tiere bildeten und daß sich die Kämpfe im wesentlichen zwischen Artgenossen abgespielt zu haben scheinen. Die schweren Wunden auf der Halskrause sowie die ganz zerbrochenen Hörner verschiedener Exemplare von *Monoclonius* beweisen, daß es zu schweren Kämpfen gekommen sein muß. Bekanntlich finden bei vielen lebenden Reptilien, z. B. bei Krokodilen und Alligatoren, erbitterte Paarungskämpfe statt. Ich habe vor einigen Jahren auf Erscheinungen bei Trachodontiden hingewiesen, die als Beweise solcher Paarungskämpfe anzusehen sind, wie bei *Parasaurolophus* und *Corythosaurus* (O. ABEL: Die neuen Dinosaurierfunde in der Oberkreide Kanadas. — Die Naturwissenschaften, XII. Jahrgang, 36. Heft, 5. September 1924, pag. 709 bis 716, Fig. 10, 11). Ich möchte es für sehr wahrscheinlich halten, daß sich die Nackenschilder und Hörner der Ceratopsiden nicht als Abwehrwaffen gegen Raubdinosaurier, sondern als Anpassungen an solche Paarungskämpfe ausgebildet haben und daß sie zum mindesten auf diesem Wege gesteigert worden sind.

²⁵) Ch. W. GILMORE: l. c., 1920, pag. 55, Fig. 39, pag. 146.

section across the abdomen would consist of either six or eight distinct ossifications, with every probability of there being a single median bone connecting the two lateral series, thus making either seven or nine in all“. Dagegen erscheint die Zahl der Elemente einer solchen aus mehreren Abdominalrippen oder Gastralrippen aufgebauten knöchernen Bauchspange bei *Gorgosaurus* aus der jüngeren Kreideformation (Belly-River-Formation) von Kanada auf im ganzen vier Stücke reduziert und bei *Tyrannosaurus* aus der obersten Abteilung der Kreideformation (Lance-Formation) sind nach GILMORE sogar nur mehr zwei solcher Elemente vorhanden. Ja, aus der Mitteilung OSBORN's aus dem Jahre 1906 geht hervor, daß diese zwei Elemente, wie aus seiner Beschreibung und Abbildung ersichtlich ist (bei dem Exemplar Nr. 973), vollkommen in der Mittellinie miteinander verschmolzen sein können, so daß, an Stelle der Maximalzahl von neun selbständigen Verknöcherungen bei *Antrodemus*, bei sehr alten Individuen von *Tyrannosaurus* nur mehr eine einzige quer über das Abdomen verlaufende Knochen- spange ausgebildet war. Eine solche im Laufe der Stammesgeschichte der Theropoden eintretende Verschmelzung des Bauchrippen- geflechtes scheint mir zu beweisen, daß bei den jüngeren Gliedern dieser Stammesreihe die weitergehende Verschmelzung als die Folge davon anzusehen ist, daß sich die immer größer, schwerer und damit schwerfälliger werdenden Tiere mehr und mehr das Liegen auf dem Boden angewöhnt haben, das zu einer immer mehr sich steigenden Verfestigung des Bauchpanzers geführt hat.

Die Auffassung, daß *Tyrannosaurus* auf lebende Tiere Jagd gemacht hat, kehrt noch einmal in einem populären Buche von F. LUCAS (letzte Auflage: 1922) wieder²⁶⁾, wo es über *Tyrannosaurus* heißt: „Seemingly nothing living could have withstood the attack of such a monster . . .“

Gelegentlich der Beschreibung weiterer Funde von *Gorgosaurus libratus* LAMBE aus der Belly-River-Formation vom Red Deer River, Alberta, Canada, durch W. D. MATTHEW und B. BROWN²⁷⁾ im Jahre 1923 wurde auch eine von E. C. CHRISTMAN

²⁶⁾ F. A. LUCAS: Animals of the Past. — American Museum of Natural History, Handbook Series No. 4. — Sixth and revised Edition, New York, 1922, pag. 188.

²⁷⁾ W. D. MATTHEW and B. BROWN: Preliminary notices of Skeletons and Skulls of Deinodontidae from the Cretaceous of Alberta. — American Museum Novitates, No. 89, October 11, 1923.



Fig. 5. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Gorgosaurus libratu* Lbe., in Angriffsstellung, entworfen von E. C. Christman, 1921. Der Künstler hat den Angriff eines schnell laufenden Gorgosaurus auf eine kleine Herde von *Corythosaurus* dargestellt. (Nach W. D. Matthew und B. Brown, 1923.)

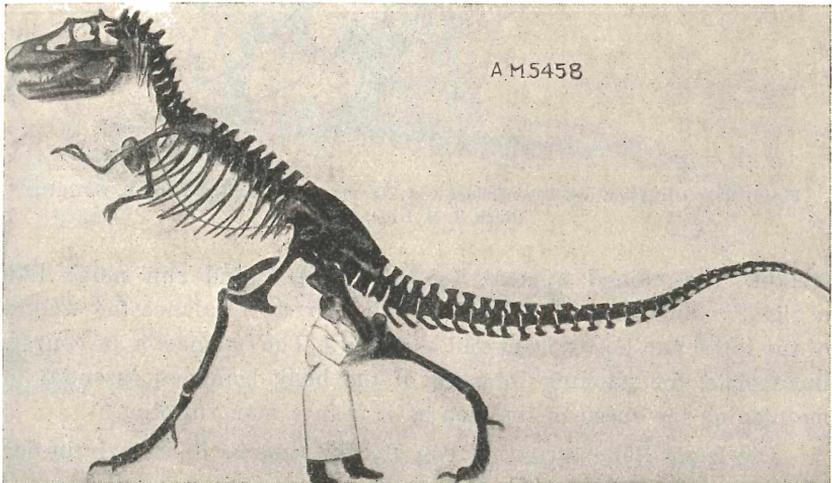


Fig. 6. Skelett von *Gorgosaurus libratu* Lbe., in laufender Stellung montiert. (Nach W. D. Matthew und B. Brown, 1923.)

(1921) entworfene Rekonstruktion des Lebensbildes dieses Dinosauriers veröffentlicht (Fig. 5), die sich in der Hauptsache an das im American Museum of Natural History aufgestellte, von P. KAISEN präparierte und montierte Skelett (Nr. 5458, Am. Mus. Nat. Hist.) anlehnt. Die Rekonstruktion des Skeletts in der in Fig. 2 dieser Mitteilung von MATTHEW und BROWN wiedergegebenen

Abbildung (Fig. 6) ist, wie die beiden Autoren darlegen, im wesentlichen auf Grundlage von Studien an lebenden Eidechsen und unter Berücksichtigung der Fährten aus der Trias des Connecticuttales durchgeführt worden. „It is concluded that the bipedal dinosaurs walked with a comparatively straight step, swinging the hind limb well under the body and with the foot near to the median line of movement of the animal.... The carnivorous dinosaurs.... are fully bipedal even in the Jurassic, and in Gorgosaurus the forelimb is so small as to have no practical influence even in balancing the

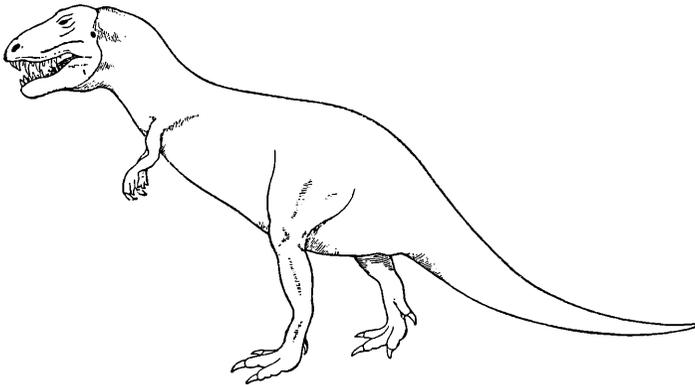


Fig. 7. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Tyrannosaurus rex* Osb., von R. S. Lull.
(Nach R. S. Lull, 1924.)

weight. The animal appears to have walked and run much like a gigantic bird, save that the long tail served to balance the weight of the large and heavy head and shoulders. The balance is, of course, incomplete, the pitching forward of the body being as essential to maintaining the speed of the step as it is in a man running.“

Die letzte Rekonstruktion von *Tyrannosaurus* finden wir in der interessanten Studie von R. S. LULL²⁹⁾ „The Dinosaurian Response“ in dem von M. R. THORPE herausgegebenen Werke „Organic Adaptation to Environment“, der eine von R. S. LULL entworfene Federzeichnung von *Tyrannosaurus* beigegeben ist (Fig. 7). Auch für diese Zeichnung gilt das, was ich über die Rekonstruktionen von L. M. LAMBE gesagt habe, daß nämlich der Körperschwerpunkt vor

²⁹⁾ RICHARD SWANN LULL: Dinosaurian Response. — In: Organic Adaptation to Environment. — New Haven, Yale University Press, 1924, pag. 230—231, Fig. 23.

den Standflächen der Hinterfüße liegt, so daß das Tier nach vorne hätte umfallen müssen. Der Schwanz ist in dieser Rekonstruktion sehr kurz angenommen, während die Rekonstruktionen der beiden Skelette des American Museum of Natural History in New York schon seit 1913 auf Grund der Untersuchungen von H. F. OSBORN eine weit bedeutendere Schwanzlänge aufweisen.

III. Bemerkungen zu der neuen zeichnerischen und plastischen Rekonstruktion von *Tyrannosaurus*.

Wiederholte, schon vor vielen Jahren begonnene Versuche, das Lebensbild von *Tyrannosaurus* zunächst zeichnerisch zu rekon-

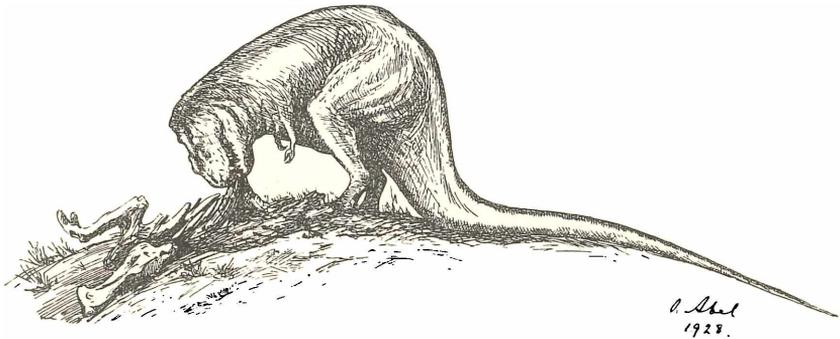


Fig. 8. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Tyrannosaurus rex* Osb., aus der obersten Kreide (Lance-Formation) Nordamerikas, von O. Abel, 1928. (Originalzeichnung.)

struieren²⁰⁾, haben vor kurzem zu einem vorläufigen Abschlusse geführt (Fig. 8).

In dieser Zeichnung sind die Vorstellungen zum Ausdrucke zu bringen versucht worden, die wir uns auf Grundlage der strukturellen Eigentümlichkeiten dieses größten aller bisher bekannten Theropoden machen müssen. Ich selbst habe Gelegenheit gehabt, im Frühjahr 1925 verschiedene Studien an den im New Yorker Museum aufgestellten Skeletten zu machen, und diese sind die

²⁰⁾ Über den wissenschaftlichen Wert von Rekonstruktionsversuchen des Lebensbildes vorzeitlicher Tiere ist in letzter Zeit ein abfälliges Urteil geäußert worden, das von FRANZ BARON NOPCSA eine verdiente Würdigung erfuhr: F. VON NOPCSA: Dinosaurierreste aus Siebenbürgen, V. — Geologia Hungarica, Series Palaeontologica, Fasc. 4, Budapest 1929, pag. 55.

wesentlichen ergänzenden Grundlagen für meine neue Rekonstruktion, die von den bisherigen in einigen Punkten abweicht.

Zunächst scheint es mir, als ob bisher vielfach übersehen worden ist, was ich im vorstehenden bereits mehrmals betont habe, daß bei einem bipeden Wirbeltier der Körperschwerpunkt nicht vor den Standflächen der beiden Hinterfüße liegen darf, sondern bei einem ruhig stehenden Individuum zwischen dieselben fallen muß, wenn der vordere und hintere Teil des Körpers ausbalanciert sein soll. Eine solche Balance ist z. B. in vollkommener Weise bei *Iguanodon* und allen jenen Ornithischiern zu beobachten, bei denen der Schwanz nicht auf dem Boden schleift, sondern beim Schreiten und Laufen, wie dies zuerst von L. DOLLO³⁰⁾ überzeugend nachgewiesen worden ist, in freier Balance getragen wurde.

Es gibt aber auch bipede Wirbeltiere, bei denen der Körperschwerpunkt während des Stehens nicht zwischen die Standflächen der beiden Hinterfüße fällt, sondern sogar in einiger Entfernung hinter dieselben zu liegen kommt. Dies ist z. B. der Fall bei den Springmäusen (*Jaculus*), da das Tier im ruhigen Stande nicht allein auf den Sohlenflächen der beiden Hinterfüße, sondern auch noch auf dem Schwanzende aufruht, wie auf einem Dreifuße.

Liegt bei einem bipeden Tiere der Körperschwerpunkt hinter den Standflächen der beiden Hinterfüße, so ist es dem betreffenden Tiere möglich, einen relativ großen Bewegungsspielraum für den Vorderteil des Körpers in Anspruch nehmen zu können. Mit anderen Worten, ein derart gebautes Tier kann seinen Schädel viel freier bewegen, ohne gezwungen zu sein, durch Umstellung seiner Hinterbeine und seines Schwanzes eine Stütze für den Körper zu finden.

Für ein so schweres und schwerfälligcs Tier, wie es *Tyrannosaurus* ohne Zweifel gewesen sein muß, war es daher sicherlich von bedeutendem Vorteil, seinen Körperschwerpunkt nicht an einer Stelle gelagert zu haben, wie es bei einem schnellfüßigen, schlank und leicht gebauten Tiere von der Bauart eines *Compsognathus*, *Ornitholestes* oder *Struthiomimus* der Fall war, sondern wenn der Körperschwerpunkt etwas weiter hinten lag. Dann aber muß die

³⁰⁾ L. DOLLO: Troisième Note sur les Dinosauriens de Bernissart. — Bulletin du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique. Tome II, Bruxelles 1883, pag. 117.

Schwanzwurzel viel stärker gewesen sein, als sie in den bisherigen Rekonstruktionen des Lebensbildes von *Tyrannosaurus* angenommen worden ist. Auch die Länge des Schwanzes, der kaum jemals die Rolle eines Balancierorganes gespielt haben kann, da sich *Tyrannosaurus* wahrscheinlich niemals durch schnellen Lauf fortbewegt hat, wird mit dieser Auffassung in Einklang zu bringen sein. Die von OSBORN durchgeführten Skelettreakonstruktionen aus dem Jahre 1913, mehr noch die aus dem Jahre 1917, weisen ja eine sehr beträchtliche Schwanzlänge auf, was einer durchaus richtigen Einführung in den ganzen Mechanismus des Tieres entspricht. Ein so kurzer Schwanz, wie er von LAMBE für *Gorgosaurus* oder von LULL auch noch 1924 für *Tyrannosaurus* angenommen wurde, würde einem Läufer mit Balancierschwanz entsprechen, kann aber nicht wohl mit dem ganzen Bilde, das wir uns von dem vor der Beckenlinie liegenden Körperabschnitt von *Tyrannosaurus* machen müssen, in Einklang gebracht werden.

Der Querschnitt des Rumpfes wird durch die im vorstehenden besprochene Abflachung des Bauches bei verhältnismäßig stark komprimierten Körperflanken bestimmt worden sein. Diese laterale Kompression des Thorax ist auch in den Skelettreakonstruktionen von OSBORN gut zum Ausdruck gebracht, ebenso wie die sehr eigenartige Stellung der beiden Hinterbeine, die durch den außerordentlich geringen Acetabularabstand bestimmt wird. Der letztere ist als ein Erbteil aus der Zeit anzusehen, in der die Vorfahren von *Tyrannosaurus* noch schnelle Läufer gewesen sind³¹).

Die Haut auf der Unterseite des Halses muß in der Stellung, die ich dem an einem Trachodonkadaver fressenden *Tyrannosaurus* gegeben habe, in Falten gelegt gewesen sein. Bei der Rekonstruktion der großen Dinosaurier wird ja meist übersehen, daß bei großen Reptilien vom Typus der Leguane oder der großen Varane die Haut durchaus nicht prall zu sein pflegt, sondern im Gegenteil viele Falten aufweist und sozusagen „schlottert“.

Der kurze Hals muß sehr kräftig und muskulös gewesen sein und der ungewöhnlich schwere und massive Schädel kann nicht als auf einem schwachen Hals aufsitzend rekonstruiert werden.

³¹) Ein sehr kleiner Acetabularabstand ist ein Charakteristikum für alle schnellaufenden, allerdings auch für die rasch schwimmenden Vögel. (N. G. LEBEDINSKY: Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vogelbeckens. — Jenaische Zeitschrift, 50. Band, 1913, pag. 723.)

In der Modellierung des Abdomens ist die bei *Tyrannosaurus* das Maximum unter den Theropoden erreichende Verfestigung und Verschmelzung der Gastralrippen insofern berücksichtigt worden, als die Ventralseite des Rumpfes abgerundet dargestellt ist. Diese Abrundung ist bei der plastischen Rekonstruktion des Lebensbildes deutlicher zum Ausdruck gebracht worden.

Die Stellung der Hinterbeine, besonders der Femora, und der sehr geringe Acetabularabstand ist entsprechend den Skelettreakonstruktionen im Museum zu New York durchgeführt worden.

Die Arme, die in manchen Rekonstruktionen von *Tyrannosaurus* nach vorne gerichtet dargestellt wurden, habe ich in durchaus schlaffer Haltung sowohl in der zeichnerischen wie in der plastischen Rekonstruktion wiedergegeben. Es ist kaum anzunehmen, daß die Hände noch irgendeine wesentliche Funktion bei der Nahrungsaufnahme zu versehen hatten. Wahrscheinlich ist auch die Muskulatur der Arme hochgradig rudimentär gewesen. Die Zahl der Finger und die Krümmung der noch vorhandenen Krallen des ersten und zweiten Fingers ist nach Analogie von *Gorgosaurus* rekonstruiert worden, da ja vom Armskelett des *Tyrannosaurus* einstweilen noch nicht mehr als der Humerus bekannt ist.

Der Schwanz wurde, wie schon erwähnt, als ziemlich lang angenommen, da seine mechanische Bedeutung als Gegengewicht für den schweren Kopf und Rumpf zu dieser Annahme zwingt. Im Zusammenhang damit steht auch die Annahme einer starken Ausbildung der Schwanzbasis.

Obwohl es wahrscheinlich ist, daß *Gorgosaurus* und *Tyrannosaurus* einen großen Teil ihres Lebens auf dem Bauche liegend zubrachten, so habe ich sowohl in der zeichnerischen wie in der plastischen Rekonstruktion das Tier stehend dargestellt. Eine solche Stellung wie die angenommene erscheint mir durchaus möglich. Vielleicht, ja sogar sehr wahrscheinlich, hat *Tyrannosaurus*, wie schon oben besprochen wurde, beim Fressen die mächtigen Krallen der Hinterfüße in derselben Weise verwendet, wie wir dies bei den großen Raubvögeln beobachten können, aber diese Möglichkeit ist in den beiden Rekonstruktionen nicht zum Ausdruck gebracht worden, da es sich bei dem Kadaver, an dem die Tiere fressend dargestellt sind, um einen sehr schweren und großen Leichnam handelt, dessen Gewicht allein genügt, um eine Nahrungsaufnahme,

die im Losreißen der Muskeln und Weichteile bestand, auch ohne Zuhilfenahme der Hinterfußkrallen zu ermöglichen.

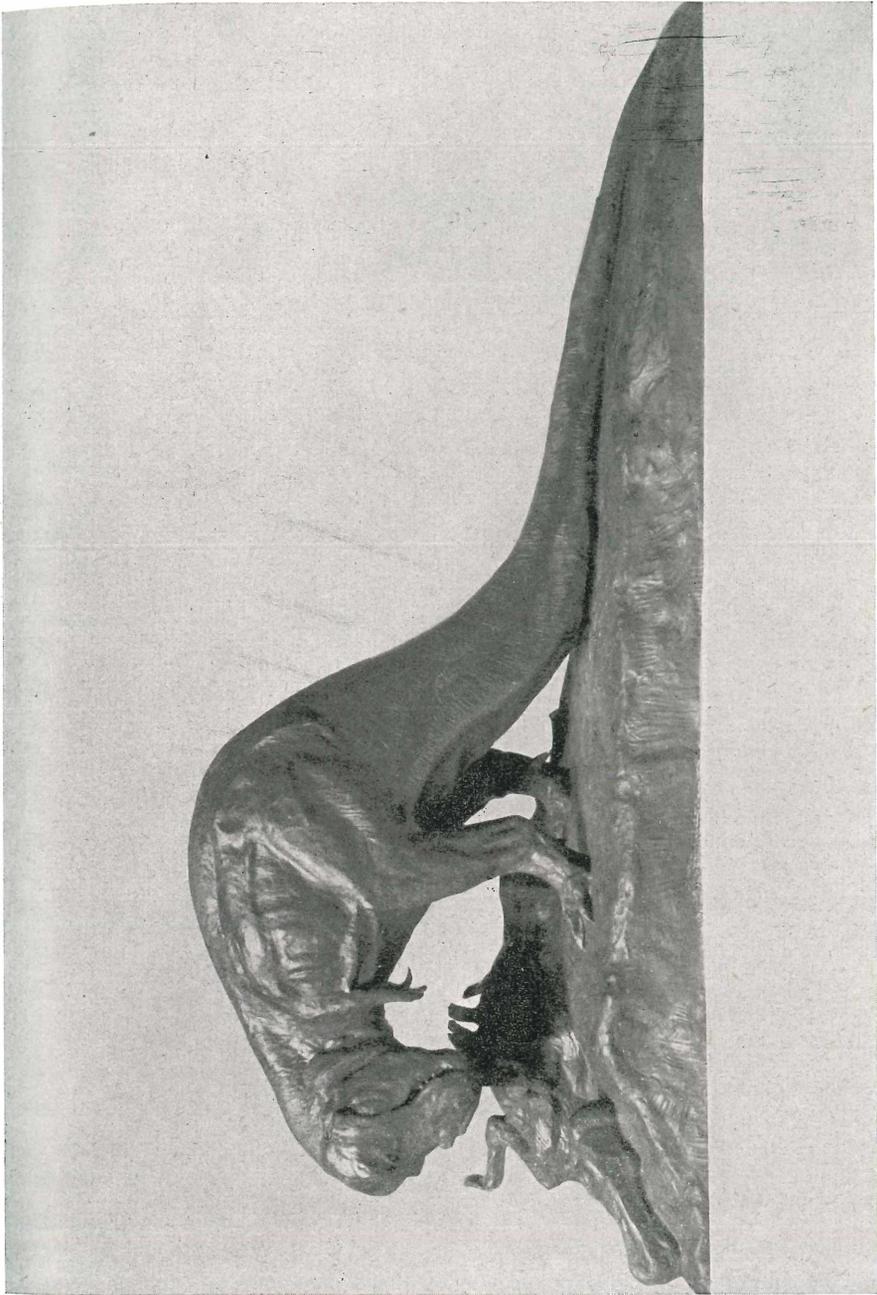
Die plastische Rekonstruktion (Taf. XIII u. XIV) ist unter meiner Leitung vom akademischen Maler FRANZ ROUBAL im Paläontologischen und Paläobiologischen Institute durchgeführt worden. Die reiche Erfahrung dieses ausgezeichneten Künstlers ist bei der Rekonstruktion zahlreicher Einzelheiten des Modells in vorzüglicher Weise zur Geltung gekommen. Die Ausmaße der Standfläche des Modells betragen 20×83 cm.

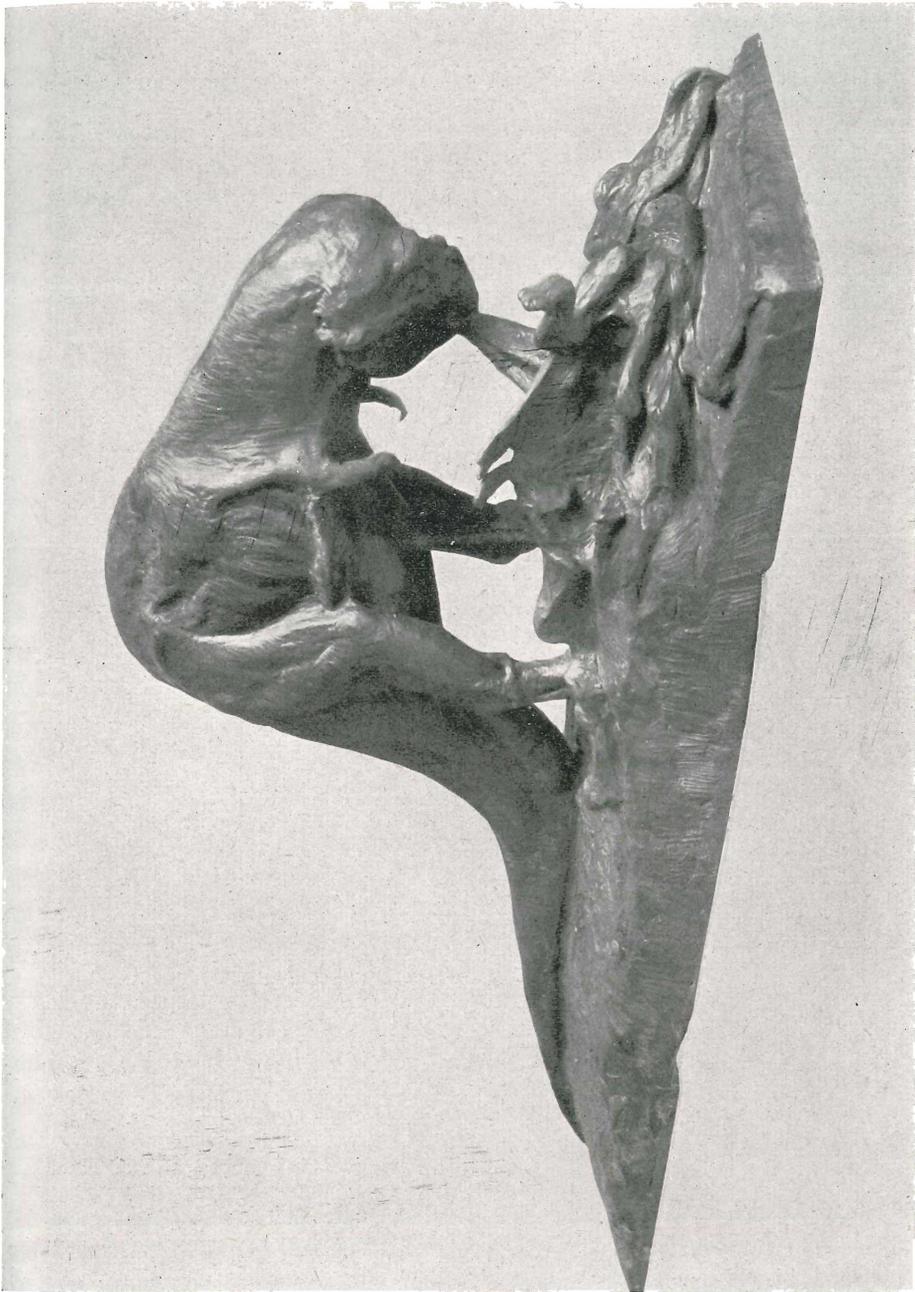
Tafelerklärung.

T a f e l XIII und XIV.

Plastische Rekonstruktion des Lebensbildes von *Tyrannosaurus rex* OSB., an einem Trachodonkadaver fressend dargestellt. Ausgeführt unter der Leitung von O. ABEL von akad. Maler FRANZ ROUBAL im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien, 1930.

Standfläche des Modells: 20×83 cm.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: [3](#)

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

Artikel/Article: [Plastische Rekonstruktion des Lebensbildes von Tyrannosaurus rex Osborn. 103-130](#)