

*Nachdruck verboten.*

*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Waren die sauropoden Dinosaurier Pflanzenfresser?

Von

Dr. J. Versluys,  
Privatdozent in Gießen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Gießen.)

Mit Tafel 17 und 10 Abbildungen im Text.

---

Man nimmt beinahe immer an, daß die sauropoden Dinosaurier Pflanzenfresser gewesen seien. Schon 1878 (p. 411) sprach MARSH von den Sauropoden als herbivoren Tieren, und 1883 sagte er von *Brontosaurus* (p. 82): „In habits, *Brontosaurus* was more or less amphibious, and its food was probably aquatic plants or other succulent vegetation“, und 1884, p. 166, von *Diplodocus*: „The teeth show that it was herbivorous, and the food was probably succulent vegetation“. ZITTEL (1887—1890, p. 703) gibt an, die Bezahlung der Sauropoden weise auf Pflanzennahrung hin. Und andere Untersucher haben sich dieser Meinung, mit verschiedenen Abweichungen in Einzelheiten, angeschlossen. Ich finde folgende Angaben.

OSBORN (1899, p. 214) von *Diplodocus*: „Its food probably consisted of some very large and nutritious species of waterplant. The anterior claws may have been used in uprooting such plants, while the delicate anterior teeth were employed for prehensile purposes only. The plants may have been drawn down the throat in large

quantities without mastication, since there were no grinding teeth whatever. It is only by some such means as these, that these enormous animals could have obtained sufficient food to support their great bulk“.

HATCHER (1901, p. 60): „The small, pointed, imperfectly socketed, rake-like teeth of *Diplodocus*, only present in the anterior portion of the mouth, were of little or no use as masticating organs, but would have served the animal very well as prehensile organs useful in detaching from the bottoms and shores the tender, succulent aquatic and semiaquatic plants that must have grown in great abundance in the waters and along the shores of the Jurassic streams and lakes in and about which these animals lived“.

MATTHEW (1905, p. 9): „The teeth of *Brontosaurus* indicate that it was an herbivorous animal feeding on soft vegetable food.“

HOLLAND (1906, p. 240) über *Diplodocus*: „The arrangement of the teeth is rake-like, without distinct provision either for cutting or grinding, and suggests to the mind that they were employed for gathering soft succulent vegetation, which may have grown in masses upon the rocks of the shore. The feeding habits of the creature are, of course, unknown, but such teeth are apparently better adapted to raking and tearing off soft masses of clinging algae than any forms of vegetable food, which now exist in the waters of the world.“

HAY (1908, p. 674 f.) hat sich etwas ausführlicher über diese Frage ausgesprochen. Er glaubt mit HOLLAND, Algen seien wohl die wahrscheinlichste Nahrung des *Diplodocus* gewesen, denn für das Ergreifen und Behandeln größerer Pflanzen seien die Zähne zu schwach gewesen. Doch könnten die Zähne kaum dazu gedient haben, Algen von Gesteinsmassen abzukratzen, denn dann müßte eine deutliche, schnelle Abnutzung der Zähne eingetreten sein, und diese sei an den allein deutlich sichtbaren Zähnen des Oberkiefers an einem *Diplodocus*-Schädel des „National Museum“ in Washington nicht vorhanden. Nach HAY ist es demnach wahrscheinlicher, daß die Nahrung aus schwimmenden Algen und andern Pflanzen bestanden habe, welche nur locker am Boden der Gewässer angewachsen waren. HATCHER hat mitgeteilt, daß in der Nähe der „Marshquarry,“ des Fundortes so vieler Sauropoden, auch zahlreiche Samen und Stengelteile einer *Chara*-Art gefunden worden seien, und es scheint HAY, diese Pflanze sei den Bedürfnissen des *Diplodocus* in ausgezeichneter Weise angepaßt. Es heißt bei HAY (1908, p. 675):

„It [nämlich die Chara-Species] could be easily gathered into the mouth as the reptile swam or crawled lazily about or rested itself and retracted and extended its long neck. The long and highly vaulted palate would have permitted a considerable mass to be collected, out of which, by pressure of the tongue, the superfluous water might have been squeezed between the spaced teeth. In addition to various algae there were probably other floating plants“.

VON HUENE (1907—1908, p. 406) sagt von den Sauropoden: „Die ältesten Vertreter sind nur relativ wenig veränderte Plateosauriden, die zu einer anderen, wohl größtenteils vegetabilischen Ernährung, jedoch ohne richtiges Kauen, übergegangen sind. Wahrscheinlich nährten sie sich von weichen Wasser- und Sumpfpflanzen, vielleicht auch von kleinen Wassertierchen.“

ABEL (1909, p. 119; 121—122) schließt sich ganz an HAY (1908) an.

Die neueste, mir bekannte Betrachtung über diesen Gegenstand rührt von LULL (1910, p. 6) her, den ich hier ziemlich ausführlich zitieren möchte: „During the Triassic, the carnivores“ [d. h. die Theropoden] „had spread to other conditions and had given rise to a new order, the Sauropoda, no longer truly terrestrial, but inhabiting the bayous and swamps of the numerous deltas which fringed the continental shores. This change of habitat was far-reaching in its effects, for rapid locomotion was no longer necessary and a certain degeneracy resulted. . . . Increase in size was accompanied by an elongation of the neck to get a greater range of feeding with as little bodily movement as possible and it necessitated as well a diametric change in diet, for with increasing bulk, no longer finding the animal food of their forbears adequate or readily obtainable, they took to an herbivorous feeding habit which required but little change in the mouth armament.“

„The modern Iguanidae show a certain parallelism with the Sauropoda, for while the primitive diet is carnivorous (insectivorous) some of the most striking forms are herbivorous, e. g. *Iguana*, *Amblyrhynchus*, and *Basiliscus* (GADOW, 1901, p. 528, 533). Moreover, one finds within the family not only semi-aquatic adaptation, but even semi-marine. The last is shown by *Amblyrhynchus cristatus*, which inhabits the rocky and sandy strips of coast of most of the Galapagos Islands, feeding on certain kinds of algae, which it has to dive for, since these plants grow below tide-marks“. LULL sagt dann, daß „the precise food of the Sauropoda is a matter of doubt“

und bemerkt p. 7, offenbar in Zusammenhang mit den oben zitierten Angaben von HOLLAND und HAY über das Fehlen von Abnutzung an den Zähnen von *Diplodocus*: „The teeth of the Sauropoda, notably *Morosaurus* and *Apatosaurus* (*Brontosaurus*), are much more robust and frequently show decided wear. This wear, however, is along the edges on either side of and sometimes including the apex; which could readily be accounted for by abrasion of the alternating teeth of the opposing jaw and which could not be due to scraping of vegetation from the rocks. The food of these animals may have been more in keeping with the character of that mentioned by OSBORN. It is interesting to note in this connection, à propos of the question of the digestibility of huge masses of unchewed vegetation, the occurrence of ‚stomach stones‘ or ‚gastroliths‘ (WIELAND 1906) which seem to have had an important function in aiding in the trituration of the food. WIELAND records the occurrence of such polished flint pebbles in immediate association with the remains of a large sauropod observed at the northern end of the Big Horn Mountains. Pebbles, presumably gastroliths, were also found by WIELAND with the type of the sauropod-genus *Barosaurus* from near Piedmont, South-Dakota“. Soweit LULL.

Die Auffassung, die Sauropoden seien herbivore Tiere gewesen, wird auch in den Lehrbüchern von DÖDERLEIN (1890, p. 661), ZITTEL (1895, p. 702), A. S. WOODWARD (1898, p. 200) und GADOW (1901, p. 418) vertreten. Abgesehen von der Bemerkung bei VON HUENE (1907—1908, p. 406), daß die Sauropoden sich vielleicht auch von kleinen Wassertierchen genährt hätten, ist mir unter allen Autoren, die sich mit der Frage beschäftigt haben, welche Nahrung die Sauropoden zu sich genommen haben, nur einer bekannt, TORNIER, der diese Tiere, jedenfalls *Diplodocus* und *Morosaurus*, nicht für Pflanzenfresser erklärt. Es heißt bei TORNIER (1909A, p. 205) über *Diplodocus*: „ . . . wenn es von Fluß- und Seeufern aus grundelnd und fischend sich betätigte; denn auf diese Lebensweise des Tieres weist dessen höchst eigenartige Bezahnung — mit Stiftzähnen nur vorn im Mund — als Seihapparat entschieden hin, und nicht etwa auf Pflanzennahrung, wie bisher vermutet wird.“

Bald nachher hat TORNIER (1909B, p. 508—512) seine Ansicht ausführlicher dargelegt. Er weist darauf hin, daß das Gebiß des *Diplodocus* ganz ungeeignet sei zur Bewältigung von Pflanzen und gar von weichen Algen; denn solche zumal ließen sich mit Stiftzähnen nicht festhalten, würden sich ferner sofort in Masse in die

Lücken der Zahnreihen einschieben und dadurch jedes Weiterfressen des Tieres unmöglich machen. Daß die Zähne keine Abnutzungsspuren aufweisen, steht nicht nur im Einklang mit einer aus weichen Pflanzen bestehenden Nahrung; TORNIER hebt hervor (p. 509), daß auch weichhäutige oder glatte Kleintiere, wie Frösche, Fische und Muscheln, die ungekaut verschluckt werden, das Gebiß zu mindest ebensowenig oder vielmehr weit weniger abnutzen als Pflanzen, die abgerissen oder abgeschnitten werden müssen. Es heißt dann weiter bei TORNIER (p. 510): „Dann aber hat der *Diplodocus*-Schädel ein weiteres Merkmal, das ganz sicher beweist, daß er ein Fangapparat für Kleintiere gewesen sein muß:

„Betrachtet man nämlich den Unterkiefer (fig. 1, Copie nach HOLLAND) [von mir in Fig. A, S. 8 kopiert] so zeigt derselbe eine höchst seltsame schöpflöffelförmige Niederbiegung seines Spitzenabschnitts. Ein solcher Unterkiefer bei offenem Mund mit etwas niedergedrückter Zunge und dadurch ausgehöhltem Mundboden durch Wasser oder Schlamm geführt, war ein geradezu vollendeter Schöpfapparat für Tiere von geringer Größe. Man kann sagen, er war ebenso vollkommen für diesen Zweck, wie der des Pelikans. Und dabei war außerdem die Schnauze dieses Tieres entenschnabelartig breit und flach.

„Dann beweisen ferner Riesengröße und Bauchumfang des *Diplodocus*, daß er niemals allein von Algen und weichen Pflanzen, ja überhaupt nicht von Pflanzen allein gelebt haben kann. Der Bauchumfang ist bei ihm nämlich nur wenig groß, denn seine Rippen sind nur wenig gewölbt, und die Bauchlänge ist im Verhältnis zum Gesamttier gering; dieses Tier hat also auch ein nur verhältnismäßig kleines Gedärm gehabt, und dieses soll nun den Riesenkörper, an dem Hals, Schwanz und die Gliedmaßen enorm waren, mit Nährstoffen ernährt haben, die nicht einmal 20% Nährwert besaßen; d. h. also: wenn sie ausreichen sollten, an Umfang ungeheuer sein mußten, und im Körper selbst einen Riesenraum für Lagerung und Bearbeitung erforderten, der nicht vorhanden war? Nein; für dieses Tier war Fleischnahrung die einzig auskömmliche.

„Wenn nun aber außerdem noch fast alle, zurzeit lebenden Amphibien und Lacertilier, dann alle Schlangen und die weitaus meisten Vögel ihre Nahrung nur unzerkaut hinunterschlingen, warum soll der *Diplodocus* nicht dasselbe getan haben, wenn seine Mundbildung mit aller Entschiedenheit dafür spricht?

„Noch vollendeter als der Mund des *Diplodocus* ist aber —

nebenbei gesagt — der des *Morosaurus*, als Fangapparat für Getier (fig. 2 — Copie nach OSBORN, [von mir in Fig. C, S. 433 kopiert] — und 3) und diese beiden Sauropoden stehen einander recht nahe. Bei *Morosaurus* zeigt nämlich nicht nur der Unterkiefer die bereits erwähnte löffelartige Niederbiegung seines Vorderabschnitts in Vollendung, sondern hier ist außerdem noch der Oberkiefer ganz eigenartig hochgewölbt; was der Verbiegungsscheitel in seinem Mundrand beweist. Dieser Mund war infolgedessen eigentlich dauernd offen und wurde schon durch ein nur ganz winziges Niedergehen des Unterkiefers zu geradezu ungeheuerlicher Weite aufgerissen (wie fig. 3 zeigt, . . .). Und auch dieser geradezu einzigartige Fangapparat für Tiere soll nur dazu dagewesen sein, um flottierende Algen einzusammeln?“

Auch ich habe Bedenken dagegen, mich der herrschenden Auffassung, die Sauropoden seien herbivore Tiere gewesen, anzuschließen. Mir will scheinen, daß der Bau der Sauropoden eher darauf hinweist, daß diese Tiere Fischfresser waren. Ich habe mich hierüber schon einmal (1910, p. 221) in aller Kürze ausgesprochen. Ich bin nämlich zu dem Ergebnis gekommen, daß sowohl *Morosaurus* wie *Diplodocus* wahrscheinlich imstande gewesen sind, beim Öffnen des Maules auch ihren Oberkiefer zu heben (1910, p. 214 u. p. 217). Dies ermöglicht es den Tieren, ihr Maul noch etwas schneller zu öffnen, als es ohne diese Beweglichkeit des Oberkiefers möglich gewesen wäre. Dies wäre aber bei Pflanzenfressern, soweit ersichtlich, von gar keinem Vorteile, und so kam ich dazu, auch eine ganz kurze Bemerkung über die Sauropoden aufzunehmen, und sprach mich darüber in folgenden Worten aus: „Meiner Ansicht nach erbeuteten die Sauropoden ihre aus Fischen bestehende Nahrung durch plötzliches Zugreifen mit dem Maule, was ihnen der überaus kräftige und bewegliche Hals ermöglichte. Dabei könnte dann im Augenblicke des Zugreifens beim Öffnen des Maules eine Hebung des Oberkiefers nützlich sein, weil das Maul dabei mehr nach vorn kommt (wie schon p. 213 für Theropoden angegeben) und auch schneller und weiter geöffnet werden könnte. Näher möchte ich an dieser Stelle auf die Frage nach der Nahrung der Sauropoden nicht eingehen, nur hervorheben, daß sowohl ihr Bau wie ihre Abstammung von den carnivoren Theropoden mir mehr dafür zu sprechen scheint, die Sauropoden seien Fischfresser gewesen, als für die gewöhnliche Auffassung, sie wären herbivore Tiere.“

Ich möchte hier die Gründe näher erörtern, welche mich dazu führen, in den Sauropoden Fischfresser zu sehen.

Daß die Sauropoden nicht, wie ihre wahrscheinlichen Stammformen, die Theropoden, von Landtieren lebten, ist wohl anzunehmen. Ihr Gebiß war viel zu schwach, um größere Wirbeltiere erbeuten und zerkleinern zu können, und wie hätten diese riesigen, wohl nicht sehr gewandten Tiere, die sich doch schon von weitem bemerkbar machen mußten, eine genügende Anzahl kleinerer Landtiere erbeuten können? Auch spricht einiges dafür, daß die Sauropoden amphibische Tiere gewesen seien<sup>1)</sup>; die mehr spezialisierten Formen derselben hielten sich vielleicht sogar tagsüber in untiefen Gewässern auf. Und dann ist es wahrscheinlich, daß sie auch im Wasser ihre Nahrung suchten. Es war denn auch ganz natürlich, daß man, wo die carnivore Lebensweise der Theropoden bei den Sauropoden ausgeschlossen erscheint, zunächst angenommen hat, die Tiere seien herbivor gewesen. Dann könnten auch die Riesengröße mehrerer Sauropoden und die wahrscheinliche Trägheit dieser Tiere in Parallele gebracht werden mit den bedeutenden Dimensionen und mit den langsamen Bewegungen einiger Ungulaten. Wegen der Schwäche des Gebisses kämen dann natürlich nur weiche Pflanzen in Betracht, da ein Kauen offenbar nicht stattgefunden hat. Typisch succulente Pflanzen, wovon MARSH und HATCHER reden, dürften dabei wohl kaum in Frage kommen, denn Succulenz ist eine Anpassung der Pflanzen an andauernde Trockenheit und findet sich besonders bei Pflanzen, die ganz trockene Gebiete bewohnen; sie waren demnach wohl kaum vorhanden in den wasserreichen Gegenden, in denen die Sauropoden lebten, jedenfalls nicht im Wasser. Dagegen können weiche Wasserpflanzen<sup>2)</sup> wohl in genügender Menge vorhanden gewesen sein, wobei es dahingestellt bleiben kann, ob die oft sehr kalkreichen und auch etwas Kieselsäure enthaltenden Characeen nun die Hauptnahrung der Sauropoden bildeten oder nicht. Und ich könnte mir mit OSBORN, HOLLAND, HAY und ABEL wohl denken, eine Verdauung großer Mengen solcher Pflanzen habe im Magen stattfinden können. Das Gebiß der Sauropoden, auch von *Diplodocus*, scheint mir nicht so schwach, daß als Nahrung größere Wasserpflanzen ausgeschlossen wären und nur Algen in Betracht kämen. Auch könnten die Magensteine oder Gastrolithen, die WIELAND

1) Neuerdings hat TORNIER (1909C) sich dagegen ausgesprochen; doch nimmt auch er an, wie aus den schon früher zitierten Stellen hervorgeht, daß die Sauropoden ihre Nahrung im Wasser suchten.

2) Bekanntlich zeichnen viele Wasserpflanzen sich durch die schwache Entwicklung der Gefäßbündel aus.

(1906) bei Sauropoden gefunden hat, wie LULL hervorhebt (1910, p. 7), eventuell die Zerkleinerung der großen Pflanzenmengen im Magen erleichtert haben. Nur will es mich befremden, daß die Zähne bei *Diplodocus* etwas auseinander stehen (vgl. Fig. A und B)

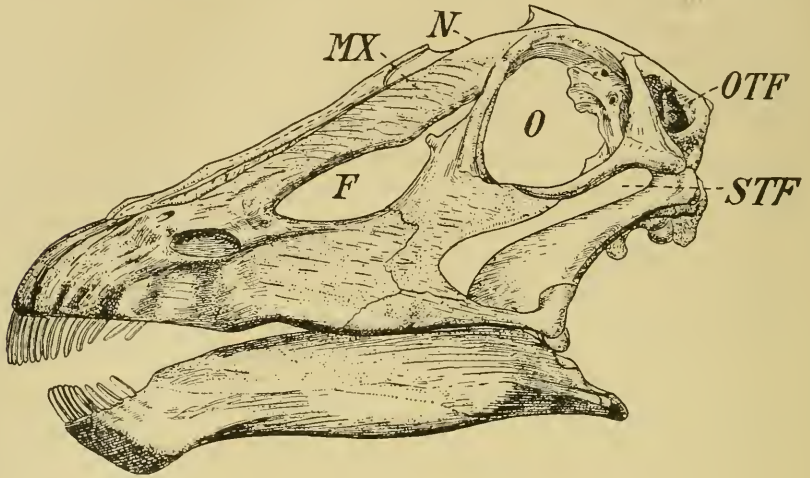


Fig. A.

Schädel von *Diplodocus*, von der Seite gesehen (nach HOLLAND, 1906, fig. 3, p. 230). 1:6.

*F* Foramen antorbitale. *MX* Teil des Maxillares. *N* Nasenöffnung. *O* Augenhöhle. *OTF* obere Temporalgrube. *STF* seitliche Temporalgrube.

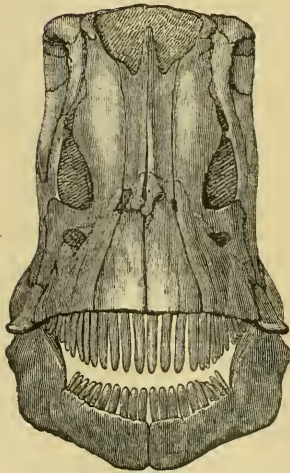


Fig. B.

Schädel von *Diplodocus*, von vorn gesehen (nach MARSH, 1884, tab. 3, fig. 2; auch 1896, tab. 25, fig. 2). 1:6.

und bei *Morosaurus* das Gebiß recht unregelmäßig ist (vgl. Fig. C und D), so daß ein gelegentliches Abbeißen langer Pflanzenstengel nicht möglich erscheint. Besonders bei *Diplodocus* bestand an-



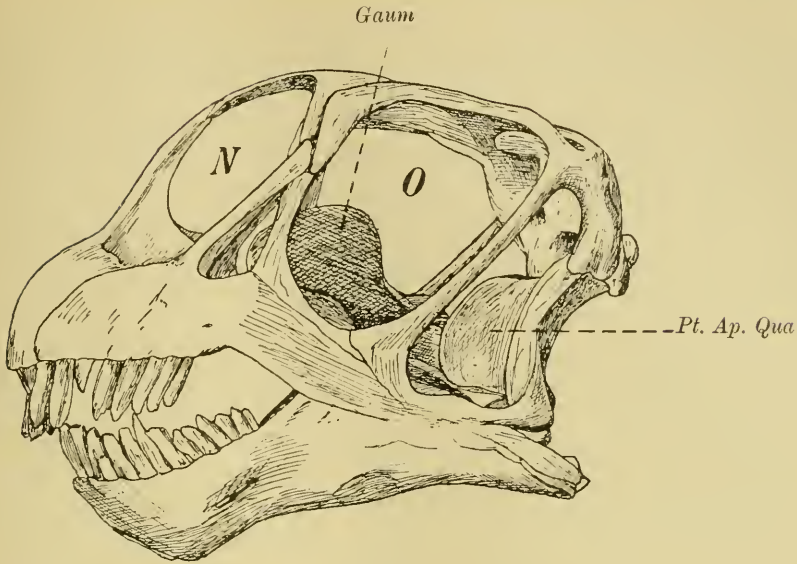


Fig. C.

Schädel von *Morosaurus*, von der Seite gesehen (nach OSBORN, 1906, fig. 2). 1:7.

Gaum Knochen des Gaumens. N Nasenöffnung. O Augenhöhle.

Pt. Ap. Qua pterygoidale Apophyse des Quadratbeins.

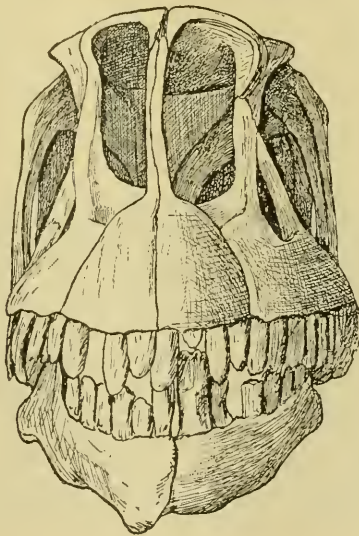


Fig. D.

Schädel von *Morosaurus*, von vorn gesehen (nach OSBORN, 1906, fig. 2). 1:7

scheinend die Möglichkeit, daß Pflanzenstengel zwischen den Zähnen eingeklemmt wurden und dadurch größere Pflanzenteile am Gebiß hängen blieben, die das Tier dann erst wieder mit seiner Zunge entfernen mußte. Ein schneidendes Gebiß wäre doch, so weit ersichtlich, bei pflanzlicher Nahrung viel geeigneter gewesen und hätte sich auch aus dem Gebiß der Sauropoden, deren Zähne oft scharfe Kanten aufweisen, wohl bilden können. Die spezielle Ausbildung des Gebisses bei *Diplodocus* und *Morosaurus* scheint mir bei pflanzlicher Nahrung doch nicht recht verständlich. Ich teile hierin die Bedenken, die TORNIER (vgl. oben S. 4) wegen des Gebisses von *Diplodocus* gegen die herrschende Ansicht, dieses Tier sei ein Pflanzenfresser gewesen, ausgesprochen hat. Allerdings würden meine Bedenken, soweit sie sich auf das Gebiß beziehen, entkräftigt werden, wenn man annehmen wollte, *Diplodocus* habe sich vorwiegend von Pflanzen ernährt, die nicht allzu große, frei auf der Wasseroberfläche schwimmende Blattrosetten bildeten; solche kann es aber nur in stehenden Gewässern gegeben haben. — TORNIER sieht auch im geringen Bauchumfang des *Diplodocus* einen Beweis, daß dieses Tier kein Pflanzenfresser gewesen sei, denn im Bauche wäre kein genügender Platz vorhanden gewesen für den sehr umfangreichen Verdauungstractus, den so große Herbivoren haben müßten, um genügende Mengen der an Nahrungsstoffen sehr armen Wasserpflanzen verarbeiten zu können. Ich vermag mir hierüber kein Urteil zu bilden; so sehr klein finde ich den Bauchumfang des *Diplodocus* nicht, und vielleicht war der Bedarf an Nahrung bei *Diplodocus* relativ geringer als z. B. bei den Ungulaten.

Bei pflanzlicher Nahrung bleibt aber meiner Ansicht nach eine sehr typische Besonderheit der Sauropoden ungenügend erklärt, nämlich ihr nicht nur sehr langer, sondern vor allem auch außerordentlich kräftiger und beweglicher Hals, wodurch der auffallend kleine Kopf sowohl über wie im Wasser in einem großen Umkreise bewegt werden konnte. OSBORN (1896, p. 221) hat diese Beweglichkeit besonders hervorgehoben: „The long neck, similar in structure and almost as flexible as that of an Emeu (*Dromaeus*), could thus pass through a prodigious arc in the search for food either under or above water.“ Diese Angabe OSBORN's bezieht sich zunächst auf *Camarasaurus*, aber OSBORN hebt hervor, daß der vogelähnliche Bau der hintern Halswirbel und vordern Rückenwirbel für alle Sauropoden (Cetiosauria), auch für den *Morosaurus*- und *Diplodocus*-Typus, zutreffe. Aus dem Bau der Wirbelsäule, besonders auch von *Diplo-*

*docus* (vgl. HATCHER, 1901), geht nun nicht nur hervor, daß die Sauropoden ihren Kopf in jeder Richtung und in einem großen Umkreise bewegen konnten, sondern daraus muß auch auf eine außergewöhnlich kräftige Halsmuskulatur geschlossen werden, wodurch die Tiere imstande waren, diese Bewegungen auch sehr schnell und unter Überwindung eines bedeutenden Widerstandes auszuführen. HAY und LULL (vgl. oben S. 427) haben diese Verlängerung des Halses dadurch zu erklären versucht, daß dieselbe es den Tieren ermöglichte, ihre pflanzliche Nahrung auch aus einiger Entfernung zu erreichen, also ein größeres Areal abzusuchen, wobei die Tiere ihren schweren Rumpf nur wenig zu bewegen brauchten. In dieser Weise könnte ja ein sehr langer Hals tatsächlich vorteilhaft sein, und dieser würde auch eine geringe Größe des Kopfes bedingen. Es würden dabei aber doch nur langsame, wenn auch weit ausholende Bewegungen des Kopfes notwendig sein, und diese würden weder die sehr kräftige Halsmuskulatur noch die außerordentlich geringe Größe des Kopfes verlangen. Wenn auch die Angabe von MARSH (1896, p. 174), der Schädel von *Brontosaurus* sei von geringerem Durchmesser gewesen als der 4. oder 5. Halswirbel, nicht ganz zutreffend sein dürfte, so ist doch der Schädel bei *Diplodocus*, *Morosaurus* und anscheinend auch bei *Brontosaurus* im Verhältnis zum Durchmesser des Halses sehr klein gewesen. Man vergleiche das Modell von *Brontosaurus*, welches CHARLES R. KNIGHT nach dem montierten Skelet von *Brontosaurus* im American Museum of Natural History unter Aufsicht von Herrn Professor H. F. OSBOEN angefertigt hat (Fig. E), oder das Modell von *Diplodocus* von KNIGHT (Abbildung



Fig. E.

Modell von *Brontosaurus* von CH. R. KNIGHT (nach MATTHEW, 1905, fig. 3, p. 9).

Zool. Jahrb. XXIX. Abt. f. Syst.

29

bei OSBORN, 1906, p. 284); weiter vergleiche man die figg. 3, p. 9, und 4, p. 10, bei MATTHEW (1905) und bei HAY (1910, tab. 1). Bei dem hier auf Taf. 17 abgebildeten Skelet von *Diplodocus* (nach HOLLAND, 1906, tab. 30) sieht man deutlich, wie die Halswirbel mit ihren großen Fortsätzen und mit den umfangreichen Resten der Halsrippen auf eine ungewöhnlich kräftige Halsmuskulatur hinweisen. Etwa der 8. Halswirbel, von vorn ab gezählt, erreicht die Größe des Schädels. Die bei *Haplocanthosaurus* (HATCHER, 1903) noch fehlende, bei *Diplodocus*, *Morosaurus* und *Brontosaurus* vorhandene Teilung der Dornfortsätze der Halswirbel und vordern Rückenwirbel in einen rechten und einen linken Fortsatz dürfte die Wirkung der Halsmuskulatur beim Biegen des Halses nach links und rechts erhöht haben, wenn sie auch vielleicht primär nicht durch die Muskulatur, sondern durch die Ausbildung eines elastischen dorsalen medianen Ligaments bedingt sein könnte. Die mehr ventral liegenden Halsmuskeln fanden zum Teil an den Halsrippen Ansatzflächen, die durch ihre mehr laterale, vom Wirbelkörper entfernte Lage besonders geeignet waren, wenn diese Muskeln vor allem kräftige seitliche Bewegungen des Halses bewirken sollten (vgl. HATCHER 1901, tab. 3, 4, 5, 6, und tab. 7, fig. 3).

Vergleichen wir die Halswirbelsäule eines Straußes mit derjenigen eines Sauropoden, so ist dieselbe bei letzterm auch im Verhältnis zur Kopfgröße ganz erheblich kräftiger gebaut. Bei dem kleinen langhalsigen *Compsognathus* zeigte die Halswirbelsäule relativ zur Kopfgröße bei weitem nicht dieselbe ungewöhnlich starke Entwicklung wie bei den Sauropoden, und doch dürfen wir bei *Compsognathus* schnelle Bewegungen des Halses mit einiger Wahrscheinlichkeit voraussetzen.

Auch die Plateosauriden zeigen die starke Entwicklung der Halswirbelsäule nicht (vgl. v. HUENE, 1907—1908). Die großen Theropoden, wie *Allosaurus* und *Ceratosaurus*, haben zwar einen kräftigen Hals, aber auch einen sehr großen Kopf, der bei diesen Raubtieren mit den kleinen Vordergliedmaßen wohl als wichtigste Angriffswaffe auch von sehr starken Muskeln getragen werden mußte. Verglichen mit andern Tieren zeigen die Sauropoden ein Mißverhältnis zwischen der Kopfgröße und der Entwicklung der Halswirbelsäule. Die Halswirbelsäule weist auf eine viel kräftigere Halsmuskulatur hin, als sie ausreichend gewesen sein würde, wenn es nur ihre Aufgabe gewesen wäre, den Kopf zu tragen und in der beim Ergreifen pflanzlicher Nahrung genügenden ruhigen Weise zu

bewegen, auch unter Wasser. Ich kann mir diese Besonderheit der Sauropoden nur erklären durch die Annahme, daß diese Tiere mit ihrem Kopfe unter Wasser recht schnelle Bewegungen, besonders auch nach beiden Seiten ausgeführt haben. Dann wird die geringe Größe des Kopfes verständlich, weil von ihr vor allem der im Wasser empfundene Widerstand abhängig sein mußte. Bei herbivorer Lebensweise wären die Bewegungen des Kopfes unter Wasser meist nur langsamere gewesen und der dabei zu überwindende Widerstand von so geringer Bedeutung, daß der Kopf der Sauropoden wohl niemals im Verhältnis zur Größe des ganzen Tieres und zum kräftig gebauten Halse so klein geworden wäre, wie er tatsächlich, soweit bekannt, war.

Hals und Kopf der Sauropoden bilden zusammen ein außerordentlich kräftiges Greiforgan, womit sie zweifellos auch unter Wasser schnelle, weit ausholende Bewegungen haben ausführen können. Dies weist aber darauf hin, daß ihre Nahrung aus Wassertieren bestanden haben muß, die sich so schnell bewegen konnten, daß sie nur mittels einer plötzlichen, recht schnellen Bewegung des Kopfes vom Sauropoden erfaßt werden konnten. Dies könnten nur Fische, Amphibien oder Crustaceen gewesen sein. Gegen Crustaceen spricht, daß das Gebiß der Sauropoden zu schwach war (jedenfalls bei *Diplodocus*), um deren Panzer zerbeißen zu können; gegen Amphibien, daß wir nicht berechtigt sind anzunehmen, daß sie in so großer Zahl vorhanden waren, daß sie die Hauptnahrung der Sauropoden bilden konnten, denn aus den Como-Beds sind noch keine Amphibien bekannt. Fische aber dürfte es in genügender Menge gegeben haben (über die Fauna der Como-Beds vgl. HATCHER, 1903, p. 57). Und zum Ergreifen von Fischen erscheint das Gebiß der Sauropoden recht gut geeignet, auch das Gebiß von *Diplodocus* mit den langen stiftförmigen Zähnen, die in einer kleinen Entfernung voneinander stehen. Die Beschränkung der Zähne auf den vordern Teil der Kiefer steht damit in Einklang, da sie nur noch zum Ergreifen der Nahrung dienten, nicht zum Kauen. Denn Fische brauchen nicht zerkleinert zu werden, bevor sie in den Magen kommen. Es würde eine Parallele mit den carnivoren Pinnipediern vorliegen, wo auch bei Fischnahrung das Gebiß nur als Greiforgan dient und die Fische, ohne gekaut zu werden, direkt in den Magen gelangen. Und das Gebiß der Carnivora Pinnipedia zeigt im Vergleich mit demjenigen der Carnivora Fissipedia eine wesentliche Rückbildung, besonders der Backenzähne, ebenso wie das Sauropoden-

Gebiß schwach ist im Vergleich zum Gebisse der Theropoden. Die spezielle Gestaltung des Gebisses der Sauropoden findet eine passende Erklärung durch die Annahme, die Sauropoden seien Fischfresser gewesen. Mit dieser Nahrung steht ihr Gebiß viel besser in Einklang als mit einer vegetabilischen, wo man sich nur aushelfen kann mit der Annahme, es habe die Nahrung der Sauropoden aus so weichen und leicht verdaulichen Pflanzen bestanden, daß dieselben nicht gekaut zu werden brauchten. Und wenn auch der Übergang von einer carnivoren direkt zu einer spezialisierten herbivoren Diät bei den Sauropoden wohl denkbar wäre, so setzt sie doch eine größere Änderung voraus als der Übergang von einer typischen Fleischnahrung (kleinere Reptilien usw.) zu einer Fischdiät, welche letztere wir ja auch unter Säugetieren finden (Fischottern, Pinnipediern; einige Fissipedier, wie der Jaguar, fangen bekanntlich auch Fische vom Ufer aus).

So kommen wir zu dem Ergebnis, daß jedenfalls die Hauptnahrung der Sauropoden aus Fischen bestanden haben dürfte. Daß sie daneben auch andere Tiere, gelegentlich auch kleine Mengen pflanzlicher Nahrung nicht verschmäht haben mögen, erscheint recht gut möglich, ist aber für das Verständnis ihrer Organisation von nebensächlicher Bedeutung. Die Schädel von *Diplodocus* und *Morosaurus* sind so groß, daß man annehmen darf, diese Tiere haben Fische bis zu einer Länge von 40, vielleicht 50 cm bewältigen und verschlucken können, aber es ist natürlich möglich, daß sie sich mit wesentlich kleinern Fischen begnügten.

TORNIER (vgl. oben S. 429) sagt vom Unterkiefer des *Diplodocus*, „ein solcher Unterkiefer bei offenem Mund mit etwas niedergedrückter Zunge und dadurch ausgehöhltem Mundboden durch Wasser oder Schlamm geführt, war ein geradezu vollendeter Schöpfapparat für Tiere von geringer Größe“.

Es will mir scheinen, daß Fische oder Amphibien sich in der Weise wohl nicht in genügender Menge fangen ließen und daß Muscheln, wovon TORNIER auch anzunehmen scheint, daß *Diplodocus* sie gefressen hat, lebendig und mit unversehrter Schale in den Magen aufgenommen, ein schwer verdauliches Futter gewesen sein dürften. Es liegt allerdings die Möglichkeit vor, daß die Schalen im Magen mittels der Magensteine (vgl. S. 428) zerkleinert worden sind, falls letztere wirklich vorhanden waren. Aber wir kommen damit doch zu wenig sichern Schlußfolgerungen, und ich möchte deshalb nicht weiter auf diese Ansicht TORNIER'S eingehen und

lieber auf eine andere mögliche Erklärung der schöpflöffelförmigen Gestalt des Unterkiefers bei *Diplodocus* und *Morosaurus* hinweisen. Meiner Ansicht nach erbeuteten die Sauropoden, wie ich schon 1910, p. 221, angegeben habe, Fische durch plötzliche Bewegungen des Kopfes, wobei sie das Maul während der schnellen Bewegung des Kopfes unter Wasser wohl möglichst lange geschlossen hielten. Im letzten Augenblick, wo ein Fisch erfaßt werden sollte, war dann aber ein schnelles und weites Anfreißeln des Maules nützlich, und dies wurde durch die Form des Unterkiefers bei *Diplodocus* und *Morosaurus*, bei letzterem auch durch die Form des Oberkiefers, wie TORNIER (1909B, p. 510) mit Recht hervorhebt, begünstigt.

Von einer solchen Erklärung ist es selbstverständlich ungewiß, ob sie richtig ist, aber sie scheint mir doch wahrscheinlicher als TORNIER'S Auffassung, der Unterkiefer habe als Schöpfapparat gedient.

Ich glaube, die Deutung der Sauropoden als Fischfresser bringt sowohl den Bau wie die Entstehung dieser Tiere aus primitiven Dinosauriern unserm Verständnisse näher. Man kann sich die Entwicklung der Sauropoden aus primitiven Theropoden<sup>1)</sup> (Plateosauriden; vgl. VON HUENE, 1907—1908; 1908; 1909, p. 19) unter dem Einflusse der veränderten Nahrung etwa folgendermaßen denken: carnivore Theropoden nahmen schon in der Trias die Gewohnheit an, vom Ufer der Flüsse aus Fische zu fangen. Dabei mußten sie natürlich ihren Vorderkörper senken, gaben zeitweise die aufrechte Haltung auf den Hinterbeinen und dem Schwanz<sup>2)</sup> auf und stützten sich auch auf die Vorderextremitäten, welche bei diesen primitiven Theropoden vielleicht noch öfters beim Gehen benutzt wurden und

1) Nach NOPSCA (1901, p. 278) waren die Stammformen der Sauropoden wahrscheinlich primitive omnivore Ornithopoden; für unsere weiteren Betrachtungen macht dies aber keinen wesentlichen Unterschied aus.

2) Eine Ableitung der Sauropoden von Dinosauriern mit aufrechtem Gange, aber noch nicht reduzierten Vordergliedmaßen scheint mir wesentlich wahrscheinlicher als die Annahme, der vierfüßige Gang der Sauropoden sei direkt aus einer kriechenden hervorgegangen, wie ihn die Eidechsen und Crocodilier aufweisen. Daß die Sauropoden, jedenfalls *Diplodocus*, noch den kriechenden Gang der Crocodilier und Eidechsen hatten, wie es neuerdings von HAY (1908, p. 676; 1910) und TORNIER (1909A; 1909C) befürwortet wurde, scheint mir weniger wahrscheinlich. Doch ist dies für die Frage, welche Nahrung die Sauropoden zu sich genommen und wie sie diese Nahrung erbeutet haben, nicht wesentlich, und ich brauche deshalb auf diese Frage hier nicht einzugehen.

noch nicht die weitgehende Rückbildung zeigten, welche sie bei spätern Theropoden aufweisen. Die Vorderbeine spielten beim Fangen der Fische keine Rolle; diese wurden durch plötzliches Zugreifen mit dem Maule erbeutet, wobei der schon bei den Theropoden ziemlich lange und bewegliche Hals nützlich war. Indem nun die Tiere sich immer ausschließlicher von Wassertieren ernährten und sich immer mehr zu fischfressenden und dementsprechend amphibischen Tieren ausbildeten, entstanden aus ihnen die Sauropoden. Der Hals mußte möglichst lang und beweglich<sup>1)</sup> werden, der Kopf aber möglichst klein, weil sonst der Widerstand im Wasser bei schnellern Bewegungen zu groß gewesen sein würde. Die Tiere fingen bald an, sich mehr oder weniger weit ins Wasser zu begeben, damit sie die etwas weiter vom Ufer entfernt schwimmenden Fische erreichen konnten; sie werden dabei wohl auf allen 4 Beinen gestanden haben, und in Zusammenhang damit glich sich größtenteils der eventuell bei der Stammform vorhandene Größenunterschied zwischen vordern und hintern Extremitäten aus, indem die vordern wieder an Länge zunahmen. Die aufrechte Haltung wurde wohl nur noch mehr gelegentlich angenommen (vgl. OSBORN, 1899, p. 213). Beim Stehen im Wasser muß ein erhebliches Körpergewicht, besonders ein massiger Bau der Extremitäten, vorteilhaft gewesen sein, da die Tiere dadurch auch in schnellfließenden und tiefen Gewässern ruhig stehen bleiben konnten (MATTHEW, 1905, p. 10—11; HATCHER, 1901, p. 54, hat zwar nachgewiesen, daß die Gliedmaßenknochen nicht solide sind, aber die Gliedmaßen waren doch wohl recht schwer, am wenigsten vielleicht bei *Diplodocus*). Dies begünstigte wohl die Entstehung der bekannten riesigen Dimensionen. So konnten die Tiere, meist in untiefem Wasser stehend oder auch ganz vom Ufer aus die an ihnen vorüberschwimmenden Fische durch weit ausholende Bewegungen des Halses mit den Zähnen erfassen und, nachdem sie wahrscheinlich ihren Kopf wieder über die Wasseroberfläche gehoben hatten, unzerkleinert herunterschlucken.

Da das Gebiß ausschließlich zum Erfassen von Fischen und eventuell andern Tieren diente, hatten nur die im vordern Teil der Kiefer stehenden Zähne Bedeutung; die mehr nach hinten stehenden Zähne gingen verloren.

1) MATTHEW (1905, p. 10) weist darauf hin, daß bei *Brontosaurus* die Gelenke der Halswirbelsäule sehr gut ausgebildet gewesen seien; TORNIER (1909A, p. 206) hebt die sehr große Biegsamkeit der Halswirbelsäule bei *Diplodocus* hervor.



Es scheint mir also, daß einige der wesentlichsten Besonderheiten der Sauropoden: ihr sehr kleiner Kopf, der lange, bewegliche, sehr kräftige Hals, das Aufgeben des aufrechten Ganges auf den Hinterbeinen, das schwache und auf den vordern Teil der Kiefer beschränkte Gebiß und schließlich der Übergang zur amphibischen Lebensweise, mit der Auffassung, diese Tiere seien Fischfresser gewesen, sehr gut in Einklang stehen. Auch scheint es mir, daß die Entstehung fischfressender Tiere aus Landraubtieren sich eher vollzogen haben dürfte als die Entstehung von amphibischen Herbivoren, die sich eine recht spezielle Nahrung im Wasser suchten, wenn auch letzteres selbstverständlich nicht unmöglich ist. Durch die herbivore Nahrung können der sehr kräftige Bau des Halses und der im Vergleich damit sehr kleine Kopf sowie das nicht schneidende Gebiß nicht recht erklärt werden.

Es bleiben noch zwei Eigentümlichkeiten der Sauropoden, von denen es fraglich ist, ob sie diesen Tieren allgemein zukamen (den primitivern Sauropoden wohl nicht), worüber sich in diesem Zusammenhange noch etwas sagen läßt: die Lage der Nasenöffnungen und die Funktion des Schwanzes.

Die äußern Nasenöffnungen waren bei *Morosaurus* und noch mehr bei *Diplodocus* nach hinten verschoben; bei *Diplodocus* liegen sie ganz oben auf dem Kopfe (vgl. Fig. A u. C, S. 432 u. 433). Hierin muß man in diesem Falle wohl eine Anpassung an das Wasserleben sehen (MARSH, 1884, p. 166); die Nasenöffnungen schauten jedenfalls bei *Diplodocus* durch diese Verlagerung mehr nach oben als nach vorn, und dies hatte den Vorzug, daß bei den schnellen Bewegungen, welche diese Tiere mit ihrem Kopfe beim Greifen nach Fischen unter Wasser ausführen mußten, nicht so leicht Wasser in die Nasenöffnungen eindringen konnte, jedenfalls der wohl sicher vorhandene Verschlußapparat derselben weniger starkem Drucke ausgesetzt wurde. Vielleicht hat aber bei der Verlagerung der Nasenöffnungen bei *Diplodocus* ganz oben auf den Schädel zuletzt noch etwas anderes mitgewirkt. Es ist nämlich klar, daß es wegen der an der Wasseroberfläche stattfindenden Strahlenbrechung für die Sicherheit des Zugreifens nach etwas tiefer unter Wasser schwimmenden Fischen vorteilhaft sein mußte, wenn die Tiere schon von vornherein mit den Augen unter Wasser auf Beute lauerten. Dabei ermöglichte die dorsale Lage der Nasenöffnungen bei *Diplodocus* und vielleicht auch bei *Morosaurus* es diesen Tieren zu atmen, ohne die Augen über den Wasserspiegel erheben zu müssen, oder

jedenfalls war beim Atmen nur eine so geringe Hebung des Kopfes nötig, daß dabei keine störenden Bewegungen des Wassers hervorgerufen wurden. Vielleicht hielten *Diplodocus* und *Morosaurus* den Kopf nur so tief, daß die Atmung ungestört weitergehen konnte, indem die Nasenöffnungen die Oberfläche des Wassers erreichten, die Augen aber unter Wasser waren. Dann brauchten die Tiere nicht zum Zwecke der Atmung das Lauern auf Beute immer wieder zu unterbrechen.

Sehr eigentümlich gebaut ist auch die Schwanzwirbelsäule von *Diplodocus*, worüber wir durch die Arbeiten von OSBORN (1899), HATCHER (1901) und HOLLAND (1906) eingehend unterrichtet sind. Man kann in diesem Teile der Wirbelsäule 3 verschiedene, natürlich nicht scharf getrennte, Regionen unterscheiden: eine vordere, eine mittlere und eine hintere (vgl. Taf. 17).

Die vordere Region (vgl. OSBORN, 1899, p. 205—208) umfaßt die Schwanzwirbel 1 bis etwa 10 und ist beim Skelet des *Diplodocus carnegiei* im Carnegie Museum, Pittsburgh, ca. 2,25 m lang. Die Wirbelkörper (vgl. Fig. F und Taf. 17) sind kurz, d. i. bei den vordern Wirbeln höher als lang, bei Wirbel 6—8 so lang wie hoch, bei Wirbel 9—10 etwas länger; sie sind deutlich procöl, mit ziemlich stark gewölbter hinterer Gelenkfläche. Die Dornfortsätze und Chevrons sind sehr lang, und jederseits vom Wirbelkörper ragt eine sehr kräftige vertikale Knochenlamelle vor (*a* in Fig. F u. G). Aus-

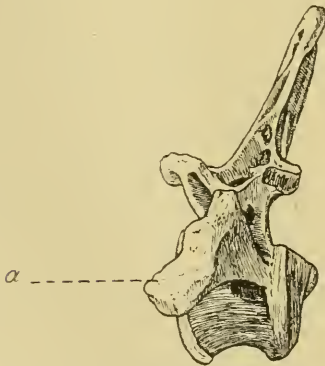


Fig. F. 5. Schwanzwirbel von *Diplodocus longus*, von der linken Seite gesehen (nach OSBORN, 1899, Textfig. 13, p. 207. 1 : 15.  
a lateralwärts vorragende Lamelle.

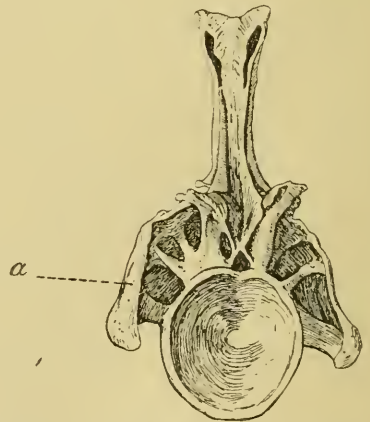


Fig. G. 5. Schwanzwirbel von *Diplodocus longus*, von vorn gesehen (nach OSBORN, 1899, Textfig. 12, p. 204). 1 : 15.  
a lateralwärts vorragende Lamelle.

gedehnte raue Flächen für den Ansatz von Muskeln weisen darauf hin, daß die Basis des Schwanzes sehr muskulös war. Dies hing wohl mit der Fähigkeit des *Diplodocus* zusammen, gelegentlich noch die aufrechte Haltung des Körpers anzunehmen, welche Theropoden und viele Ornithopoden aufweisen, denn dazu waren kräftige Muskeln an der Schwanzbasis erforderlich (vgl. OSBORN, 1899, p. 192). Aber daß die Wirbelkörper kurz und deutlich procöl sind, weist auf eine erhebliche Biegsamkeit der Schwanzwurzel hin; und die lateralen Knochenlamellen (*a* der Fig. F u. G) weisen auf das Vorhandensein von sehr kräftigen Muskeln, welche den Schwanz in seiner Wurzel sehr weit und kräftig seitlich umbiegen konnten. Wir müssen aus dem Bau der Schwanzbasis schließen, daß *Diplodocus* mit seinem Schwanz sehr kräftige Schläge nach rechts und links ausführen konnte (vgl. OSBORN, 1899, p. 213).

Der mittlere Abschnitt des Schwanzes, die Wirbel 11 bis etwa 29 umfassend und bei *Diplodocus carnegiei* über 5 m lang (vgl. Taf. 17 und OSBORN 1899, Fig. 13, p. 207), weist Wirbelkörper auf, die ca.  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$  länger sind als hoch, also wesentlich länger als im vordern Abschnitt der Schwanzwirbelsäule, und welche auch viel weniger ausgesprochen procöl sind (vgl. Fig. H). Die kleinern Fortsätze der Wirbel weisen auf eine bedeutend schwächere Muskulatur hin; besonders fehlen die eigentümlichen lateralen Knochenlamellen der vordern Schwanzwirbel (vgl. Fig. J mit Fig. G). Dies alles be-

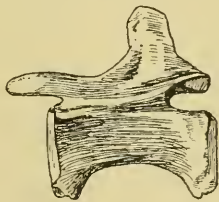


Fig. H.



Fig. J.

Fig. H. 20. Schwanzwirbel von *Diplodocus longus*, von der linken Seite gesehen (nach OSBORN, 1899, Textfig. 13, p. 207). 1:15.

Fig. J. 20. Schwanzwirbel von *Diplodocus longus*, von vorn gesehen (nach OSBORN, 1899, Textfig. 12, p. 204). 1:15.

deutet im Vergleich mit dem vordern Abschnitte der Schwanzwirbelsäule eine wesentlich herabgesetzte Biegsamkeit (längere Wirbelkörper und weniger gewölbte Gelenkflächen) und auch sehr viel

schwächere Muskulatur; vielleicht haben sich hier größtenteils Endsehnen von den Muskeln der Schwanzwurzel angesetzt (OSBORN 1899, p. 213). Und die Biegsamkeit, besonders nach links oder rechts, wurde, wie es mir scheinen will, noch wesentlich verringert durch die in dieser Region des Schwanzes zu horizontalen Knochenstäben umgebildeten Chevrons (vgl. Taf. 17). Diese sind, auch durch ihre eigentümliche Doppelspangenform, sehr wenig biegsam gewesen, und da die aufeinanderfolgenden Chevrons nur kurze Zwischenräume zwischen sich lassen, die mit den Wirbelgelenken immer abwechseln, so können diese Chevrons nur eine recht geringe seitliche Durchbiegung des Schwanzes gestattet haben. Besonders zwischen Wirbel 16 und 26 muß die Biegsamkeit des Schwanzes sehr gering gewesen sein.

An diesen starren mittlern Schwanzabschnitt schließt sich ein bei *Diplodocus carnegiei* über  $4\frac{1}{2}$  m langer Endabschnitt an (vgl. Taf. 17 und HOLLAND, 1906, p. 252, 254 und tab. 29). Die vordern Wirbel desselben nähern sich noch denen des vorhergehenden Abschnittes, haben aber keine Chevrons mehr. Nach hinten zu ändert sich aber bald die Form der Wirbel; die obern Bogen werden immer kleiner und verschwinden schließlich, so daß vom Wirbel nur ein dünner, länglicher Körper übrigbleibt. Die 30 letzten Wirbel sind klein, von Stabform (Fig. K), zusammen ca. 3,8 m lang, vom 48. Wirbel



Fig. K.

Schwanzwirbel 49 und 70 von *Diplodocus carnegiei*, von links gesehen  
(nach HOLLAND, 1906, tab. 29). 1:4.

ab mit kaum angedeuteten, vom 62. ab ohne obere Bogen. Die Länge eines Wirbels war etwa 13 cm, beim letzten bekannten Wirbel, dem 73., nur noch 10 cm. Muskeln werden nur noch im vordern Teile dieses Schwanzabschnittes entwickelt gewesen sein, dürften aber etwa vom 50. Wirbel ab gänzlich oder beinahe gänzlich gefehlt haben, da von da ab den Wirbeln jede Fortsatzbildung abgeht; um diese Wirbel herum kann nur noch etwas Bindegewebe mit ganz wenig Muskulatur und dann die Haut gelegen haben. Dieser Abschnitt war wohl recht dünn, aber dabei sehr biegsam, denn die darin befindlichen Wirbelkörper sind sehr stark bikonvex; sie stoßen mit sehr stark gewölbten Gelenkflächen aneinander (vgl. Fig. K).

Welchen Zweck, welche Bedeutung im Leben hatte nun wohl dieser eigentümliche Bau des Schwanzes bei *Diplodocus*, der so verschieden von dem Bau der Schwanzwirbelsäule bei Theropoden und Ornithopoden ist?

Aus den oben erörterten Eigentümlichkeiten der Schwanzwirbelsäule des *Diplodocus* geht hervor, daß dieselbe einige Ähnlichkeit mit einer Peitsche aufweist. Der ca. 2 m lange vordere Abschnitt diente zur Bewegung des Schwanzes nach links und rechts. Der über 5 m lange mittlere Teil des Schwanzes war seitlich wenig biegsam und bildete den ziemlich starren Stiel der Peitsche. Der dritte,  $4\frac{1}{2}$  m (oder noch mehr) lange Endabschnitt des Schwanzes war sehr dünn und biegsam und bildete die Schnur der Peitsche. Bei diesem Bau des Schwanzes konnte *Diplodocus* durch eine plötzliche Bewegung der Schwanzbasis nach links oder rechts den Endabschnitt des Schwanzes auf einmal in sehr schnelle Bewegung versetzen. Ich möchte nun auf die Möglichkeit hinweisen, daß der Schwanz vom Tier beim Fangen von Fischen benutzt worden ist<sup>1)</sup>, indem es vom Ufer aus, vielleicht auch mit dem Schwanze unter Wasser, durch plötzliche Schläge mit seinem Schwanzende Fische betäubte. Dazu scheint der Schwanz durchaus geeignet. Er war über  $2\frac{1}{2}$  mal so lang wie der Rumpf, und der aus 10 Wirbeln bestehende, basale Abschnitt des Schwanzes dürfte ein Umbiegen des Schwanzes nach vorn gestattet haben, wobei das Schwanzende nicht weit vom Kopfe entfernt blieb.

Dieser Schwanz könnte gegen nicht zu kräftige Angreifer auch eine recht wirksame Verteidigungswaffe gewesen sein (HOLLAND 1906, p. 255). Doch dürfte der bewegliche Endabschnitt, die Schnur der Peitsche, nicht schwer genug gewesen sein, um größere Feinde (Theropoden wie *Creosaurus* und *Allosaurus*) damit abhalten zu können (der Durchmesser des Endabschnittes wird etwa 3—4 cm gewesen sein, vielleicht weniger); auch scheinen mir dabei die Vorteile der „Peitschenform“ vor einem mehr normal gebauten, kräftigen und überall biegsamen Schwanze nicht erheblich. Dagegen müssen große Geschwindigkeit der Bewegung und möglichst geringer Querdurchmesser besonders dann wichtig gewesen sein, wenn mit dem Schwanz-

---

1) Die Anregung dazu, zu prüfen, ob vielleicht der eigentümliche Bau des Schwanzes bei *Diplodocus* in irgend einer Beziehung zum Fangen der Fische stehen könnte, verdanke ich einer Unterredung mit meinem Kollegen Herrn Dr. DEMOLL, Gießen.

ende Schläge im Wasser ausgeführt werden sollten, wohl nur zum Betäuben von Fischen.

Mit einer schwimmenden Fortbewegung (OSBORN 1899, p. 213) glaube ich die „Peitschenform“ des Schwanzes nicht in Zusammenhang bringen zu können; die sehr herabgesetzte Biegsamkeit des mittlern Schwanzabschnittes muß dabei eher ungünstig als günstig gewesen sein, und der dünne Endabschnitt war dabei natürlich wertlos. Natürlich wird der kräftige Schwanz den Tieren beim Passieren tieferer, auch schneller strömender Gewässer, sehr nützlich gewesen sein, aber die Spezialisierung des mittlern und hintern Schwanzabschnittes kann damit, scheint mir, nicht in Zusammenhang stehen.

Die eigentümliche Form der Chevrons des mittlern Schwanzabschnittes bei *Diplodocus*, ihre Umbildung zu Knochenstäben, welche der Längsachse der Wirbelsäule parallel liegen, hat für die Bildung der Peitsche, soweit ersichtlich, erst eine größere Bedeutung haben können, nachdem die Chevrons schon beinahe vollkommen in dieser Weise umgebildet waren; denn erst dann konnten sie erheblich zur Verringerung der Biegsamkeit des mittlern Schwanzabschnittes beitragen. Für die Umbildung des Chevrons, jedenfalls für den Anfang desselben, muß also nach einer andern Erklärung gesucht werden.

OSBORN (1899, p. 213) bringt die eigentümliche Umbildung des Chevrons vom 13. Schwanzwirbel ab nach hinten zu in Zusammenhang mit der Funktion des Schwanzes, den Körper zu stützen, wenn die Tiere sich auf den Hinterbeinen aufrichteten, indem der Schwanz, der dabei einen ziemlichen Teil des großen Körpergewichts zu tragen hatte, auf den verbreiterten Chevrons ruhte. Ich kann mich dieser Erklärung wohl anschließen, möchte aber darauf hinweisen, daß Chevrons mit ähnlich verbreitertem Unterende bei einigen Säugern auftreten, bei Känguruhs, bei *Myrmecophaga* und *Tamandua* und an einigen vordern Schwanzwirbeln auch bei *Nasua socialis*, so daß wir durch Studium jener Säuger vielleicht über diese abweichende Form der Chevrons nähern Aufschluß erhalten können. Daß nur eine Anpassung an eine kräftige Entwicklung der ventralen Schwanzmuskulatur vorläge, ist nicht anzunehmen, denn dann könnten die Chevrons unter einfacher Zunahme ihrer Größe die typische Form beibehalten haben, wie es bei Theropoden und Ornithopoden der Fall ist.

Wieweit andere Sauropoden dieselbe Differenzierung der Schwanzwirbelsäule besaßen wie *Diplodocus*, kann aus Mangel an Material noch nicht entschieden werden. Von *Cetiosaurus* sind 10 hintere

Schwanzwirbel bekannt, welche dieselbe Stabform mit stark konvexen vordern und hintern Gelenkflächen aufweisen wie die Wirbel im dritten Abschnitte des Schwanzes bei *Diplodocus* (vgl. HOLLAND, 1906, p. 254). Von *Brontosaurus* sind auch solche Schwanzwirbel bekannt (MARSH, 1896, tab. 34; OSBORN, 1904, p. 190; HOLLAND, 1906, p. 255).

RIGGS (1903, p. 191; tab. 52 u. 53) hat bei *Brontosaurus* (*Apatosaurus* nach RIGGS) gefunden, daß die Chevrons des mittlern Teiles des Schwanzes sich am freien Ende verbreitern und sich denen von *Diplodocus* nähern; allerdings ist die Verbreiterung der Enden wesentlich geringer als bei *Diplodocus* und können die Chevrons, soweit bekannt, deswegen die Biegsamkeit des mittlern Schwanzabschnittes nicht so erheblich herabgesetzt haben, wie es vermutlich bei *Diplodocus* der Fall war. Bei *Cetiosaurus leedsi* sind die Chevrons des mittlern Abschnitts des Schwanzes in ganz derselben Weise umgebildet wie bei *Diplodocus* (WOODWARD, 1905, p. 239 und fig. 39, p. 233) und zeigt die Schwanzwirbelsäule eine weitgehende Annäherung an den oben beschriebenen Zustand bei *Diplodocus*.

Ganz isoliert steht demnach *Diplodocus* in der eigentümlichen Differenzierung des Schwanzes sicher nicht, wenn auch noch bei keinem andern Sauropoden eine gleich vollkommene Differenzierung nachgewiesen worden ist.

### Zusammenfassung.

Die herrschende Auffassung, daß die Sauropoden, besonders *Diplodocus*, herbivore Tiere gewesen seien, die vorwiegend von weichen, leicht verdaulichen Wasserpflanzen gelebt haben, scheint mir nicht die wahrscheinlichste Hypothese zu sein. Zwar stehen die riesigen Dimensionen (Analogie mit großen herbivoren Säugetieren) und die aus dem wenig vollkommenen Bau der Gliedmaßen-gelenke (mit ihren stark überknorpelten Gelenkflächen) zu folgernde Trägheit dieser Tiere<sup>1)</sup> damit in Einklang und schließen die Schwäche des Gebisses, der sehr kleine Kopf und das Fehlen von Angriffswaffen eine carnivore Lebensweise nach Art der großen Theropoden aus, während die wahrscheinlich amphibische Lebensweise auch auf eine andere Nahrung hinweist. Aber alle diese Besonderheiten sprechen auch dafür, daß die Sauropoden Fischfresser gewesen seien, die vom Ufer ab oder mehr oder weniger weit im Wasser stehend die

1) OSBORN (1899, p. 213) ist der Meinung, daß jedenfalls *Diplodocus* nicht träge und ungeschickt in seinen Bewegungen war.

vorbeischwimmenden Fische erbeutet haben. Dann sind auch der sehr kleine Kopf und der lange, sehr bewegliche und muskulöse Hals erklärlich, die zusammen ein mächtiges Greiforgan bildeten, womit die Tiere imstande gewesen sein dürften, auch unter Überwindung eines erheblichen Widerstandes, also unter Wasser, schnelle Bewegungen auszuführen. Wegen des Widerstandes im Wasser mußte der Kopf möglichst klein sein; das Maul blieb immer noch groß genug, um Fische von einigen Decimeter Länge erbeuten zu können, die noch ganz herunter geschluckt werden konnten. Der Hals mußte dann die ungewöhnlich kräftige Muskulatur besitzen, auf deren Vorhandensein der Bau der Wirbelsäule mit Gewißheit hinweist; es mußten die Gelenke der Halswirbel sehr vollkommen sein und eine starke Biegung des Halses gestatten, wie es eben der Fall ist. Damit steht auch die starke Verlängerung des Halses in Einklang. Bei Pflanzenfressern wären weder die sehr geringe Größe des Kopfes noch die große Länge und die ungewöhnlich kräftige Muskulatur des Halses verständlich, denn zum Erfassen ihrer Nahrung brauchten die Tiere in diesem Falle keine schnellen Bewegungen unter Wasser auszuführen. Das Gebiß paßt sehr gut zu der Annahme, die Sauropoden seien Fischfresser gewesen, denn es ist nur zum Ergreifen gebaut; bei pflanzlicher Nahrung wäre viel eher ein schneidendes Gebiß zu erwarten und wären auch die Lücken zwischen den Zähnen bei *Diplodocus* befremdend.

Die Sauropoden haben sich vielleicht beim Fischfange ihres Schwanzes bedient, indem sie mittels kräftiger Schläge desselben im Wasser Fische betäubten. Darauf weist der an eine Peitsche erinnernde Bau der Schwanzwirbelsäule bei *Diplodocus* hin.

---



### Literaturverzeichnis.

- ABEL, O. (1909), Neuere Anschauungen über den Bau und die Lebensweise der Dinosaurier, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Jg. 1909, Ber. Sektion f. Paläozool., p. 117—123.
- DÖDERLEIN, L. (1890), in: STEINMANN-DÖDERLEIN, Elemente der Palaeontologie, Leipzig.
- GADOW, HANS (1901), Amphibia and Reptiles, in: The Cambridge Natural History, Vol. 8.
- HATCHER, J. B. (1901), Diplodocus MARSH. Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton, in: Mem. Carnegie Mus., Vol. 1, p. 1—63.
- (1903), Osteology of Haplocanthosaurus, *ibid.*, Vol. 2, p. 1—75.
- HAY, O. P. (1908), On the habits and pose of the Sauropodous Dinosaurs, especially of Diplodocus, in: Amer. Naturalist, Vol. 42, p. 672—681.
- (1910), On the manner of locomotion of the Dinosaurs, especially Diplodocus, with remarks on the origin of the birds, in: Proc. Washington Acad. Sc., Vol. 12, p. 1—25.
- HOLLAND, W. J. (1906), The osteology of Diplodocus MARSH, in: Mem. Carnegie Mus., Vol. 2, p. 225—264.
- v. HUENE, F. (1907—1908), Die Dinosaurier der europäischen Triasformation, in: Geol. paläont. Abh., Suppl. 1.
- (1908), Zur Beurteilung der Sauropoden, in: Monatsber. Deutsch. geol. Ges., Vol. 60, p. 294—297.
- (1909), Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier, in: Ctrbl. Min. Geol. Palaeont., Jg. 1909, p. 12—22.
- LULL, R. S. (1910), Dinosaurian Distribution, in: Amer. Journ. Sc. (4), Vol. 29, p. 1—39.
- MARSH, O. C. (1878), Principal characters of American Jurassic Dinosaurs, Part 1, in: Amer. Journ. Sc., Vol. 16, p. 411—416.
- (1883), *ibid.*, Part 6: Restoration of Brontosaurus, *ibid.*, Vol. 26, p. 81—85.
- (1884), *ibid.*, Part 7: On the Diplodocidae, a new family of the Sauropoda, *ibid.*, Vol. 27, p. 161—168.
- (1896), The Dinosaurs of North America, in: 16. Ann. Rep. U. S. geol. Survey 1894—1895, Part 1, p. 133—414.
- MATTHEW, W. D. (1905), The mounted skeleton of Brontosaurus in the American Museum nat. Hist., in: Amer. Mus. Journ., Vol. 5, p. 1—12 (Guide Leaflet No. 18).

- NOPCSA, F., jun. (1901), Synopsis und Abstammung der Dinosaurier, in: Suppl. zu Földtani Közlöny, Vol. 31, p. 247—279.
- OSBORN, H. F. (1898), Additional characters of the great herbivorous Dinosaur *Camarasaurus*, in: Bull. Amer. Mus. nat. Hist., Vol. 10, p. 219—233.
- (1899), A skeleton of *Diplodocus*, in: Mem. Amer. Mus. nat. Hist., Vol. 1, p. 191—214.
- (1904), Manus, sacrum, and caudals of Sauropoda, in: Bull. Amer. Mus. nat. Hist., Vol. 20, p. 181—190.
- (1906), The skeleton of *Brontosaurus* and skull of *Morosaurus*, in: Nature, Vol. 73, p. 282—284.
- RIGGS, E. S. (1903), Structure and relationships of Opisthocoelian Dinosaurs, Part 1: *Apatosaurus* MARSH, in: Field Columbian Mus., Publication 82, Geol. Ser., Vol. 2, p. 165—196.
- TORNIER, GUSTAV (1909A), Wie war *Diplodocus carnegii* wirklich gebaut?, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, Jg. 1909, p. 193—209.
- (1909B), Ernstes und Lustiges aus Kritiken über meine *Diplodocus*-arbeit, *ibid.*, p. 505—536.
- (1909C), War der *Diplodocus* elefantenfüßig?, *ibid.*, p. 536—557.
- VERSLUYS, J. (1910), Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat., p. 175—260.
- WIELAND, G. R. (1906), Dinosaurian gastroliths, in: Science (N. S.), Vol. 23, p. 819—821.
- WOODWARD, A. SMITH (1898), Outlines of vertebrate Palaeontology, Cambridge.
- (1905), On parts of the skeleton of *Cetiosaurus leedsi*, a Sauropodous Dinosaur from the Oxford Clay of Peterborough, in: Proc. zool. Soc. London, 1905, Vol. 1, p. 232—243.
- ZITTEL, KARL A. (1887—1890), Handbuch der Palaeontologie, 1. Abt. Palaeozoologie, Vol. 3, München und Leipzig.
- (1895), Grundzüge der Paläontologie, München und Leipzig.

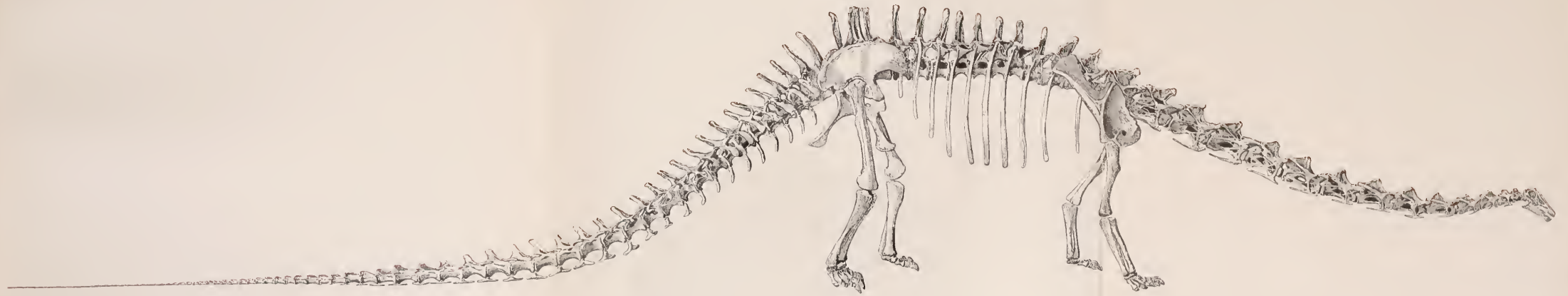
---

## Erklärung der Abbildungen.

---

### Tafel 17.

Restauration des Skelets von *Diplodocus carnegiei* HATCHER (nach HOLLAND, 1906, tab. 30). 1 : 60.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Versluys Jan

Artikel/Article: [Waren die sauropoden Dinosaurier Pflanzenfresser? 425-450](#)