© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

5. Muscovit.

Die elastische Deformierbarkeit von Muscovit erscheint unvermindert, so daß weder dicke noch dünne Blättchen sich zerbrechen lassen. Die Schlagfigur ist deutlich und von der gewöhnlichen Beschaffenheit, ebenso die Druckfigur, die nach dem Wetzelschen[1] Stanzverfahren hergestellt wurde. Die Spaltung // (001) erfolgt leicht und vollkommen.

Notizen über Dinosaurier.

5. Beiträge zu ihrer Evolution.

Von Dr. **Franz Baron Nopcsa.**

Nachdem im ersten Teile dieser Notizen eine Übersicht eines Teiles Dinosauriersystematik gegeben und in den Teilen 2—4 verschiedene biologische Beobachtungen mitgeteilt wurden, soll die Serie dieser Notizen mit Betrachtungen über die Evolution und Abstammung der Dinosaurier beschlossen werden.

Aufschlüsse über die Abstammung der Dinosaurier erhalten wir am zweckmäßigsten dadurch, daß wir zuerst die gemeinsamen Züge der beiden Hauptgruppen der Dinosaurier fixieren, dann, um die Entwicklungsrichtung der beiden Hauptgruppen der Dinosaurier zu erkennen, die Parallelismen innerhalb der beiden Hauptgruppen ergründen. — Nach dem Erkennen der Entwicklungsrichtung können wir uns durch Rückwärtsprojektion naturgemäß die hypothetischen Stammformen der beiden Dinosaurier-Gruppen rekonstruieren. Durch Vergleiche der hypothetischen Stammformen miteinander, sowie Betrachtungen über deren eventuelle systematische Stellung, kommen wir schließlich in die Lage, die Frage des monophyletischen oder diphyletischen Ursprungs der Dinosaurier zu entscheiden.

Abgesehen von den durch die Mastikationsvorgänge hervorgerufenen Differenzen im Schädelbau, auf die ich schon im Jahre 1902 gewiesen habe, unterscheiden sich die Orthopoden von den Saurischiern hauptsächlich dadurch, daß sie verknöcherte Rückensehnen und gegen rückwärts gerichtete Pubes haben, wogegen bei den Saurischia verknöcherte Rückensehnen fehlen, die Pubes mit ihren unteren Enden gegen vorne schauen, ferner aber fallweise auch Bauchrippen angetroffen werden.

Gemeinsam ist beiden Gruppen der Dinosaurier, daß sich in jeder Gruppe vierbeinige und zweibeinige Formen finden, gemeinsam ist dann der Mangel einer Clavicula, gemeinsam, daß sich bei den zweibeinigen Formen beider Gruppen im Laufe der Entwicklung an Stelle der biconcaven oder biplanen Hals- und Rücken-

[1] W. Wetzel, N. Jahrb. f. Min. etc. 1914. I. 145.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wirbel convexoconcave Hals- und Rückenwirbel einstellen und endlich die Tatsache, daß sich sowohl bei den Ornithopoden als auch den Theropoden nebst Formen, wo das Femur kürzer ist als die Tibia, auch solche finden, die das umgekehrte Verhältnis zeigen.

Der allgemeinen Femurentwicklung entsprechend verändert sich naturgemäß auch der Trochanter quartus; bei den bipeden Formen ist er oft flügelartig entwickelt, bei den quadrupeden ist er hingegen meistens reduziert. Die einzigen quadrupeden Dinosaurier, die noch einen wohlentwickelten vierten Trochanter zeigen, sind *Scelidosaurus* und *Stegosaurus durobrivensis*. Auf die Funktion des vierten Trochanter soll später zurückgegriffen werden, vorerst genügt es, wenn wir diese Verschiedenheit seiner Entwicklung dermaßen fixieren.

Wichtig ist, daß bei den zweibeinigen Typen beider Gruppen der Dinosaurier nicht nur die Scapula und das Coracoid gleich sind, sondern daß sich neben Formen mit vogelartiger Schädelbasis ohne basioccipitalen Höckern auch solche mit basioccipitalen Höckern finden; letztere müssen sich aus ersteren entwickelt haben.

Das Hirn von Hypsilopoden ist uns leider nicht bekannt, doch spricht manches dafür, daß es nicht röhrenförmig war, wie bei den Trachodontiden. Der über der Fenestra ovalis breite Hirnbau von *Struthiosaurus* zeigt im Verein mit der vogelähnlichen Schädelbasis dieses Tieres, daß auch der röhrenförmige Bau der Hirnhöhle von *Stegosaurus* eine Neuerwerbung resp. Reduktionserscheinung darstellt. Bei den Theropoden und Sauropoden ist der Hirnraum nie so röhrenförmig wie bei *Trachodon* oder *Stegosaurus*.

Interessant sind die parallelen Veränderungen, die man im Wirbelbau der zweibeinigen Gruppen der Orthopoden und Saurischier antrifft.

Beim Gehen eines jeden zweibeinigen Tieres ist stets eine Entlastung des vorzusetzenden Fußes nötig, und da sich beim Stehen eines zweibeinigen Tieres die Körperlast normalerweise auf beide Füße gleichmäßig verteilt, so ist zu so einer Entlastung des einen Fußes eine Verlegung des Schwerpunktes nötig. Bei zweibeinigen Tieren, bei denen die Rückenwirbelsäule schräge oder fast horizontal liegt, ist eine Schwerpunktverlegung auf doppelte Weise möglich, und zwar entweder seitwärts oder gegen vorne. Sie verlangt naturgemäß Bewegungen des Halses, des Rumpfes und eventuell des Schwanzes. Das Prinzip des Seitwärtsverlegens des Schwerpunktes finden wir heutzutage durch *Chlamydosaurus*, das des Vorwärtsverlegens durch die Lauf- und Hühnervögel vertreten. Das Seitwärtsverlegen des Schwerpunktes läßt sich bei *Chlamydosaurus*-artigen Tieren am einfachsten durch ein seitliches Abbiegen der Hals- und Schwanzwirbel erzielen. Je weiter die Füße auseinanderstehen, desto größere Körperbewegungen sind nötig. Bei der Durchführung der Abbiegung wirken naturgemäß in erster Linie die lateralen Muskeln. Einer der diese lateralen Bewegungen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

hervorrufenden Muskeln, und zwar jener, dem die Lateralkrümmung des Schwanzes zufällt, ist, wie schon Dollo betonte, der Caudofemoralis, und daß so ein Muskel bei den zweibeinigen Formen stärker ist als bei den quadrupeden Formen, ist aus dieser seiner Verwendung ohne weiteres erklärlich; nebenbei mußte der Caudofemoralis auch als Anfrichter des Körpers gute Dienste leisten. Als andere, die Schwanzkrümmung regulierenden Muskeln kommen die seitlichen Schwanzmuskeln in Betracht.

Das Seitwärtskrümmen des Rumpfes mußten natürlich die lateralen Rumpf- und Beckenmuskeln besorgen. Da das Seitwärtskrümmen des Rumpfes insoferne unabhängig von der Fußbewegung erfolgen muß, als diese keine Retraktion des Rumpfes nach sich ziehen darf, können die bei solcher Krümmung in Betracht kommenden postfemoralen Muskeln zwar am Femur, die präfemoralen aber nicht am Femur, sondern bloß am Rumpfe inserieren. Als Seitwärtskrümmer des Rumpfes sind infolge dieses Umstandes nur die Intercostoidales und dann die von den Rippen zu den Beckenelementen ziehenden Muskelgruppen verwertbar.

Der T-förmige Querschnitt der Rippen der spezialisierteren Ornithopoden, der *Hypsilophodon* und *Rhabdodon* noch völlig abgeht, beweist schon an und für sich, daß die Stärke der intercostoidalen Muskeln bei den Ornithopoden im Laufe der Entwicklung zunahm. Was die Lendenmuskeln betrifft, so ist folgendes zu bemerken: Bei allen den Theropoden mit vorwärts gerichteter Pubis sind Ansatzflächen für die Lendenmuskeln allenthalben vorhanden; bei den primitiven Ornithopoden mit zurückrotierter Pubis fehlt jedoch für die lateralen Lendenmuskeln die Möglichkeit, an der Pubis zu inserieren. Sollte sich auch bei diesen Formen eine starke laterale Rumpfbewegung entwickeln, so mußte sich der vordere Acetabularrand jedenfalls vergrößern. An Stelle eines gerundeten Acetabularrandes oder einer kleinen Spitze erwarten wir bei diesen Formen einen weit vorgetriebenen Acetabularrand.

Tatsächlich finden wir bei allen Ornithopodiden an Stelle des dornartigen Processus pectinealis der Vögel den vollkommen gleichgerichteten, jedoch stärkeren Processus pseudopectinealis.

Alle diese Indizien weisen darauf, daß die bipeden Dinosaurier seitliche Rumpfkrümmungen vollzogen. Außer der horizontalen Rumpfbewegung haben wir nun aber bei jedem zweibeinigen Dinosaurier zum Parieren des bei jedem Schritte entstehenden Stoßes auch noch vertikale Rumpfbewegungen zu erwarten, die Kombination der beiden Bewegungsarten zusammen muß offenbar zur Entwicklung kugelförmiger Wirbelgelenke führen. Am stärksten müssen alle die Wirbelbewegungen an dem, den relativ schweren Kopf tragenden und auch sonst beweglichen Halse zur Geltung kommen, weniger intensiv mußten sie auf den Rumpf wirken, noch weniger mußten sie sich am proximalen und am wenigsten an dem sich gegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hinten verjüngenden, daher bei der Verlegung des Schwerpunktes irrelevanten Schwanzende bemerkbar machen. Infolge dieses Umstandes muß die Entwicklung der convexoconcaven Wirbel bei allen bipeden Dinosauriern craniocaudalwärts schreiten. Untersuchen wir die bisher bekannten Skelette der Theropoden und Ornithopodiden, so sehen wir, daß die Entwicklung tatsächlich in dieser Weise erfolgte.

Einen indirekten Beweis für die Richtigkeit dieser Ausführungen bietet uns der Becken- und Wirbelbau der Vögel.

Sowohl infolge der durch das Fliegen bedingten craniocaudalen Verkürzung des Rumpfes, noch mehr aber infolge des Schwanzmangels, ist bei den verschiedenen Laufvögeln eine laterale Verlegung des Schwerpunktes durch horizontale Leibeskrümmung fast gar nicht möglich; die Entlastung des Fußes kann hier nur durch ein Vorwärtsverlegen des Schwerpunktes erfolgen. Ein Vorwärtsverlegen des Schwerpunktes läßt sich am einfachsten durch eine Streckung der dorsalen und cervicalen Wirbelsäule erzielen. Namentlich bei den Hühnervögeln ist es sehr leicht zu bemerken, wie mit jedem Schritte dieser Tiere ein Vorwärtsbewegen des Kopfes mit einhergeht. Statt sich allseits zu bewegen, bewegen sich die Wirbel der meisten Vögel infolge dieser Umstände bei jedem Schritte bloß in vertikaler Richtung und statt zur Entwicklung von Kugelgelenken mußte daher diese Bewegungsart, wenn unsere Deduktionen richtig sind, zur Entwicklung anders gebauten Wirbelgelenken führen. Tatsächlich sind an den Wirbeln der Vögel nicht Kugelgelenke, sondern vertikal gestellte Sattelgelenke vorhanden.

Das Verlegen des Schwerpunktes hat bei zweibeinigen Tieren in weiterer Folge auf Fußstellung und Beckenbau ungemeinen Einfluß. Während das Hin- und Herpendeln des Schwerpunktes bei den Dinosauriern einen gewissen Abstand der Füße voneinander noch immerhin gestattet, ergibt sich bei den Vögeln die Notwendigkeit, beim Gehen die Füße unter den Schwerpunkt, also vor einander, unter die Mittellinie zu bringen. Eine Dinosaurierfährte muß sich daher von einer Vogelfährte durch den größeren Abstand der beiden Füße unterscheiden. Bei den gut laufenden, bei der Lokomotion ausschließlich auf ihre Füße angewiesenen Ratiten bedingt die Fußstellung eine Verringerung des interacetabularen Abstandes. Bei den Schwimmvögeln erfolgt dasselbe, jedoch aus dem nämlichen Grunde wie bei Seehunden und Robben. — Ein völliges Verschwinden der lateralen Körperbewegungen der Vögel ist infolge des Nebeneinanderstehens der Füße niemals möglich und, wie schon Marey betont, ist ein kleines Hin- und Herschwanken sogar bei den im Becken doch sehr schmal gebauten Straußen zu bemerken, wo aber, wie z. B. bei den Enten, das Becken noch ganz besonders breit ist, da muß dieses Hin- und Herschwanken selbstverständlich wachsen. Das Vorhandensein von Caudalbewegungen ist dann eine naturgemäße Folge dieses Zustandes. Offenbar ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

das Hin- und Herpendeln unter anderen auch die eine Ursache für die Entstehung des Processus pectinealis. Bei *Apteryx* zieht sich das intercostoidale Gewebe bis an die Spitze des Processus pectinealis.

Wenn bei irgendwelchen Vögeln die durch den gedrungenen Körperbau notwendige Breite des Beckens die Unmöglichkeit nach sich zieht, die Füße in die Mittellinie zu stellen, verwandelt sich das Gehen dieser Formen naturgemäß in Hüpfen; dies wird naturgemäß in erster Linie bei den quer auf Ästen ruhenden Baumvögeln der Fall sein.

Aber nicht nur die Entwicklung der Wirbelsäule, sondern auch die Entwicklung des Femurs zeigt in beiden Gruppen der bipeden Dinosaurier weitgehende Parallelismen. Um Wiederholungen zu vermeiden, halte ich es für zweckmäßig, gleich hier eine tabellarische Übersicht des Verhältnisses des Femurs zur Tibia der bisher besser bekannten Dinosaurier nach der Formel „Femur : Tibia = x : 1“ zu geben.

	Orthopoda		Saurischia
Zweibeinige Formen		0,58 : 1	. . . . *Ornithominus*
		0,7 : 1	. . . . *Compsognathus*
	**Hypsilophodon*	0,77 : 1	
	**Nanosaurus*	0,84 : 1	
		0,87 : 1	. . . . *Hallopus**
	Laosaurus	0,91 : 1	
		1,0 : 1	. . . . *Sellosaurus**
		1,02 : 1	. . . . *Anchisaurus**
	Camptosaurus	1,02 : 1	
		1,05 : 1	. . . . *Streptospondylus*
	Iguanodon	1,07 : 1	
	Saurolophus	1,12 : 1	
	Claosaurus	1,13 : 1	
		1,15 : 1	. . . . *Laelaps*
	Trachodon	1,17 : 1	
		1,27 : 1	. . . . *Megalosaurus*
		1,30 : 1	. . . . *Ornitholestes*
Vierbeinige Formen		1,32 : 1	. . . . *Cetiosaurus*
	**Scelidosaurus*	1,33 : 1	
		1,40 : 1	. . . . *Diplodocus*
		1,51 : 1	. . . . *Plataeosaurus**
	Triceratops	1,56 : 1	
		1,62 : 1	. . . . *Apatosaurus*
	Polacanthus	1,72 : 1	
	Stegosaurus	1,8 : 1	

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie aus dieser Übersicht, bei der die primitiven und triadischen Formen mit einem Stern (*) bezeichnet sind, hervorgeht, ist das Femur bei den leichten oder älteren Theropoden stets kürzer als bei den späteren und schwereren, und für alle Ornithopoden gilt genau dasselbe.

Das Längerwerden des Femurs, das sich bei beiden Gruppen der Dinosaurier im Laufe der Entwicklung einstellt, beweist, daß sich bei beiden Gruppen der Schwerpunkt des Körpers allmählich weiter vorschob. Bei den Ornithopoden und Megalosauriern werden wir die Ursache der Schwerpunktverlegung in der stärkeren Entwicklung und Spezialisierung der Kieferpartien erblicken, bei den Thyreophoren werden wir zu deren Erklärung das Anwachsen des Panzers, bei den Sauropoden natürlich die durch das Sumpfleben hervorgerufene Längenzunahme des Halses heranziehen.

Bei den Ornithopoden und Megalosauriern hielt sich dieses Vorschieben des Schwerpunktes infolge seiner Ursache immer in beschränkten Grenzen, ein fortwährendes Anwachsen des Femurs konnte daher das durch die Schädelvergrößerung hervorgerufene Vorwärtsrücken des Schwerpunktes fortwährend recht leicht kompensieren, bei den Thyreophoren und Sauropoden erfolgte jedoch die Schwerpunktverlegung in solchem Maße, daß die Streckung des Femurs mit ihr nicht Schritt hielt. Trotz allen Nachwachsens des Femurs nötigte dieser Vorgang schließlich die Tiere zu vierbeiniger Gangart. Dieser Erklärungsversuch ist nun freilich nur die eine Lösung einer recht komplizierten Frage, denn die Annahme, daß gerade der entgegengesetzte Vorgang zur Verkürzung des Femurs einiger Dinosaurier führte, ist ja, theoretisch genommen, gleichfalls möglich. Wofür wir uns zu entscheiden haben, werden spätere Erörterungen zeigen.

Weniger klar als bei der Femurveränderung sind die Verhältnisse bei den Metatarsen. Schlanke und aneinander gepreßte Metatarsen, die an den Berührungsflächen förmlich ineinandergreifende Rauhigkeiten zeigen, mithin die Art, wie ein Zusammenwachsen erfolgen kann, förmlich demonstrieren, findet man außer bei Theropoden auch bei *Orthomerus*, einem obercretacischen, in Sümpfen lebenden Ornithopoden. Vollkommen verwachsene Metatarsen sind außer bei dem hüpfenden *Alactaga* usw. auch bei vielen gewiß niemals hüpfenden Paarhufern vorhanden. Das Verwachsen der Metatarsen kann daher nicht als Beweis für die hüpfende Gangart eines Tieres gelten.

Daß die Aneinanderpressung der Metatarsen bei den Theropoden in der Regel stärker ist als bei den Ornithopoden, läßt sich ungezwungen aus der festländischen Lebensweise und größeren Agilität der Raubtiergruppe erklären. In der bei den Theropoden bemerkbaren stärkeren Verbindung des Astragalus mit der Tibia ist ein Analogon zu finden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Da Tridactylie vorwiegend bei den bipeden Dinosauriern auftritt, scheint dies ein Beleg dafür zu sein, daß sie sich aus den quadrupeden Formen entwickelt haben.

Vergleichen wir nun nach dieser Erörterung der Parallelismen der Theropoden und Ornithopoden die Ähnlichkeiten zwischen den Sauropoden und Thyreophoren. Diese sind, wie sich bald zeigt, trotz der gleichen Gangart nicht bedeutend. Außer der Streckung des Femurs, der Schwäche des Trochanter quartus und eventuell dem Bau der Füße sind fast gar keine Ähnlichkeiten vorhanden, es sei denn, daß man noch die relativ recht bedeutende Größe der Vorderextremitäten heranzieht.

Als weitere Ähnlichkeit ist die Analogie des Ceratopsiden-Beckens mit jenem der Saurischier zu erwähnen, doch ist dies, wie Dollo bewies, eine sekundäre Erscheinung.

Aus der geringen Ähnlichkeit der vierbeinigen Saurischier und Orthopoden haben wir den Schluß zu ziehen, daß diese Gruppen weiter voneinander abstehen als die zweibeinigen Formen. Gelingt es uns zu beweisen, daß die zweibeinigen Dinosaurier von vierbeinigen stammen, dann ist dies ein Beweis für die diphyletische Abstammung der fälschlich als Dinosaurier zusammengefaßten Tiere, gelingt uns der Gegenbeweis, dann spricht manches für ihre Einheit.

Wir sind nun so weit, daß wir mit phylogenetischen Betrachtungen beginnen können. Halten wir die quadrupeden Dinosaurier für die primitiven Formen, aus denen sich die bipeden entwickelt haben, dann sehen wir, wie wir uns bald in eine Reihe von Widersprüchen verwickeln. Die quadrupeden Formen stammen alle aus dem Jura und der Kreide, die bipeden Formen aus der Trias. Schon dieses wirkt bei der Annahme einer Abstammung der zweibeinigen Formen von vierbeinigen recht befremdend, allein es wird noch ärger. Wenn wir den schwachen vierten Trochanter der Sauropoden und oberjurassischen Thyreophoren für ein Orriment[1] halten, dann müssen wir annehmen, daß der starke vierte Trochanter der triadischen Theropoden und des liassischen *Scelidosaurus* dessen Weiterentwicklung bezeichnet, und auch dieses ist naturgemäß unmöglich. Übrigens spricht auch der Mangel eines Sternums und der Claviculen bei den Sauropoden und Thyreophoren gegen deren primitive Stellung. Hält man diese Tiere für ursprünglich quadrupede Formen, dann ist bei der Länge der Vorderfüsse der Verlust dieser Elemente gar nicht zu begreifen, hält man sie hingegen für Abkömmlinge zweibeiniger Tiere, dann wird er viel leichter erklärlich. Gar vieles zwingt uns, wie wir sehen, einen quadrupeden Ursprung der Dinosaurier zu verwerfen.

Wie steht es nun bei Annahme der Hypothese, daß die vierbeinigen Thyreophoren und Sauropoden von zweibeinigen Formen stammen?

[1] Eine sehr glückliche, von O. Abel eingeführte Bezeichnung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die chronologische Reihenfolge des Auftretens aller Dinosaurier spricht nicht gegen diese Hypothese, die Abnahme des vierten Trochanters ist in solchem Falle bei allen quadrupeden Formen als eine durch das Entfallen der lateralen Schwanzbewegungen bewirkte Rückbildung zu deuten, die Reduktion des Brustschultergürtels findet ungezwungen ihre Erklärung, die vogelartige Schädelbasis des *Hypsilophodon*, *Thecodontosaurus* und *Struthiosaurus* erscheint als alter Grundzug und die auffallende Streckung des Femurs der Sauropoden und Thyreophoren scheint in dem konstanten Vorrücken des Schwerpunktes vollkommen begründet.

Gegen die Annahme eines bipeden Ursprungs der Sauropoden und Thyreophoren scheint nur die Länge ihrer Vorderfüße zu sprechen, denn eine sekundäre Verlängerung scheint auf den ersten Blick dem Dollo'schen Gesetz der Irreversibilität der Evolution zu widersprechen. Bei näherem Zusehen ergibt sich, daß auch dies nicht der Fall ist. Geht man von der Annahme aus, daß ein nicht oder nur wenig gebrauchtes Organ sofort der Reduktion anheimfällt, dann ist in dem Wiederwachsen der Vorderextremität allerdings tatsächlich ein Widerspruch gegen das Gesetz der Irreversibilität vorhanden, erblicken wir jedoch in der Entwicklung der Hinterextremität der bipeden Dinosaurier nur eine besondere Beschleunigung des Wachstums infolge der bipeden Gangart, dann kann man das spätere Wachsen der Vorderextremität einfach als „Nachwachsen" erklären; auch bei der Entwicklung des Individuums läßt sich ein ungleichmäßiges und keineswegs gleichzeitiges Wachsen verschiedener Körperteile recht oft demonstrieren. Die früher und stärker gebrauchten Teile wachsen oft schneller als die anderen.

Das Nachwachsen in der Vorderextremität der Dinosaurier erstreckt sich in erster Linie auf die Scapula und das Coracoid, dann auf den Oberarm und den Radius, sonst beschränkt es sich im Schultergürtel auf die beiden paarigen Knochenelemente des Sternums, doch ein Wiederauftreten der schon bei den Dinosaurier-Ahnen verlorengegangenen Knochenelemente des Sternums ist bei keinem der quadrupeden Dinosaurier zu bemerken. — Statt gegen die Irreversibilität zu sprechen, läßt sich die spätere Größenzunahme der Vorderextremität der Sauropoden und Thyreophoren mit dem Gesetz der Irreversibilität ganz gut vereinen. Tornier's Rekonstruktion von *Diplodocus*, die schon wegen des schwachen Brustgürtels dieses Tieres mechanische Unmöglichkeiten voraussetzt, leidet bei der Annahme, daß die Sauropoden-Dinosaurier von bipeden Formen stammen, allerdings besonders glänzend Schiffbruch.

Phylogenetisch wichtig scheint die Beobachtung, daß die vierfüßigen Thyreophoren so wie die primitiven Ornithopoden bloß biplane, die Sauropoden jedoch insgesamt convexoconcave Hals- und Rumpfwirbel besitzen. Es beweist dies, daß sich die Thyreophoren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

von bloß mit biplanen Wirbeln versehenen Ornithopoden, die Sauropoden jedoch von mit bereits convexoconcaven Wirbeln ausgestatteten Theropoden losgelöst haben dürften. Infolge der quadrupeden hochbeinigen Gangart und der Kürze des Rumpfes ist bei den Sauropoden an ein selbständiges Entwickeln convexoconcaver Rückenwirbel doch nicht recht zu denken und das Persistieren der Opisthocölie im Rumpfe der Sauropoden wäre dann auf diese Weise als ererbte, und wenn auch nicht besonders nützliche, doch nicht schädliche Eigenschaft zu deuten.

Die Fußstruktur der quadrupeden Dinosaurier, denen die Zehenreduktion noch abgeht, beweist, daß sich auch die quadrupeden Formen verhältnismäßig bald von den zweibeinigen Formen losgelöst haben müssen, die Kürze ihrer Metatarsen und Metacarpen spricht dagegen, daß ihre Vorfahren schnelle Läufer waren. Auf die akromegalen Veränderungen bei diesen Tieren wurde schon im zweiten Teile dieser Notizen gewiesen, und nun können wir daran gehen, die Ahnen der Orthopoden und Saurischier auf Grund aller dieser Erörterungen im allgemeinen zu rekonstruieren.

Der sicher eher carnivore Ahne der Theropoden verband jedenfalls mit leichtem Knochenbau eine aufrechte Haltung, er hatte eine vogelartige Schädelbasis mit bei dem Gehörorgan relativ breitem Hirn, dann hatte er einen abwärts gerichteten Hinterhauptcondylus, langen Hals, biplane oder biconcave Hals- und Rückenwirbel, die Clavicula fehlte, die Scapula war lang und schmal, das mit einem vierten Trochanter versehene Femur war kürzer als die Tibia. Bauchrippen waren vorhanden, die Pubis war mit dem unteren Ende vorwärts gerichtet, die Haut nackt und, wie die Haut der Sauropoden zeigt, mit polygonalen Schuppen bedeckt. Der herbivore Ahne der Ornithopoden war diesem Tiere äußerlich recht ähnlich. Auch er ging aufrecht, hatte leichten Knochenbau, vogelartige Schädelbasis. Sein Hirn erinnerte an jenes des Ahnen der Theropoden. Er hatte eine schmale lange Scapula, ein mit einem vierten Trochanter ausgestattetes Femur, das kürzer war als die Tibia, biplane oder biconcave Hals- und Rückenwirbel, dann nackte, mit polygonalen Schuppen bedeckte Haut, und auch ihm fehlte die Clavicula, doch fehlten ihm auch die Bauchrippen, ferner schaute aber bei ihm das untere Ende der Pubes gegen rückwärts. Merkwürdig waren bei dieser zweiten Stammform auch die verknöcherten Sehnen längs des Rückens.

Wir wir sehen, sind die Differenzen zwischen den hypothetischen Stammformen der Orthopoden und Saurischier nicht bedeutend. Wir fragen uns nun, ob wir Anhaltspunkte haben, um uns die Differenzen der Merkmale im Baue des primitiven Saurischiers und primitiven Orthopoden von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu erklären. Alle die Differenzen reduzieren sich auf Unterschiede in dem Baue des Beckens, der Bauchrippen und gewisser Sehnen der Wirbelsäule. Ferner zeigen sich, und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dies ist ganz besonders zu betonen, im Gebisse Differenzen, die auf verschiedene Kost weisen. Es scheint gewiß, daß die Ahnen der Saurischier Fleischfresser, die Ahnen der Orthopoden jedoch Pflanzenfresser waren.

Nehmen wir an, es hätten sich die in vielen Punkten ähnlichen Dinosaurierahnen aus einer gemeinsamen omnivoren Stammform entwickelt, und untersuchen wir nun, welche Körperteile von der Zweiteilung der Diät in erster Linie beeinflußt werden mußten. Außer dem Gebisse beeinflußte die Zweiteilung jedenfalls in erster Linie auch den Magen und die Gedärme.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß genau so wie bei den pflanzenfressenden Säugetieren auch bei allen pflanzenfressenden Reptilien der Verdauungstrakt länger und komplizierter gebaut ist als bei den entsprechenden fleischfressenden Formen. — Entwickelte sich daher aus einem omnivoren Urdinosaurier eine pflanzenfressende Form, so mußte sich wahrscheinlich auch bei dieser der Darmtrakt vergrößern. Ein Vergrößern des Darmtraktes bedeutet nun aber eine Verlegung des Schwerpunktes gegen vorne, und gesellte sich zu dieser Schwerpunktverlegung noch weiter etwa das Bestreben hinzu, hoch aufgeschossene Farntriebe zu benagen, nun dann konnte sowohl der Wiederherstellung des Gleichgewichtes als auch den Futterbedürfnissen nur eine steilere Aufrichtung des Rumpfes genügen.

Mit einer steileren Aufrichtung des Rumpfes verlegt sich von selbst der Schwerpunkt der in der Bauchhöhle teils hängenden, teils liegenden Gedärme. Sollte trotz der Aufrichtung des Körpers sich die Verteilung der stets zunehmenden Darmlast auf Pubis und Gekröse unverändert erhalten, so mußte sich die Pubis modifizieren. Eine zweckentsprechende Modifikation konnte durch eine abwärts gerichtete Pubisrotation erfolgen. Wahrscheinlich haben wir uns daher das Einsetzen der Pubisrotation der primitiven orthopoden Dinosaurier mit der Aufrichtung ihres Körpers infolge der neuerworbenen Pflanzennahrung zu erklären. Daß eine einmal eingeleitete Pubisrotation auch über die Zweckmäßigkeit hinaus anhielt, ist wohl aus dem bei der Entwicklung vieler Tiere bemerkbaren Trägheitsgesetze zu erklären. Als Beispiele des Trägheitsgesetzes lassen sich alle jene Entwicklungserscheinungen anführen, die zu schließlich den Untergang der Form bewirkender Hypertrophie führen. Als klassisches diesbezügliches Beispiel kann die Entwicklung des Hirschgeweihes gelten, die schon in ihrem jetzigen Stadium eine alljährlich wiederkehrende bedeutende und jedenfalls recht schädliche Schwächung des Hirsches nach sich zieht.

Als Folgeerscheinung der Pubisrotation haben wir wahrscheinlich die bei den Orthopoden gleichfalls bemerkbare Ischiumrotation zu deuten. Wie aus den Abbildungen im vierten Teile dieser Dinosauriernotizen hervorgeht, ist der Winkel zwischen Ischium und Schwanzwirbelsäule bei den Camptosauriern größer als bei den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Iguanodonten, bei den Iguanodonten größer als bei den Trachodontiden. Er nimmt also im Laufe der Stammesgeschichte ab, und da er außerdem beim Männchen kleiner ist als beim Weibchen und die Ausbildung des Ischiocaudalwinkels auf diese Weise scheinbar von sexuellen Differenzen beeinflußt wird, so spielen anscheinend bei der Bestimmung seiner Größe außer der Pubisrotation auch andere, allerdings derzeit noch unbekannte Faktoren eine Rolle; welches aber diese sind, wird wohl erst in Zukunft eine genaue Untersuchung verschiedener Vogelbecken lehren.

Da wir den Beginn der Pubisrotation der Ornithopodiden in einer durch den Übergang zur Pflanzennahrung bedingten Gewichtszunahme des Darmtraktes suchten, haben wir zu untersuchen, ob, abgesehen von der Pubisrotation, auch andere Belege für diese Gewichtszunahme existieren.

Die Zunahme des Gewichtes eines Teiles zeigt sich am Tierkörper stets durch die Zunahme seiner Stützen; vergrößerte sich bei den Orthopoden infolge ihrer Nahrung das Gewicht des vor dem Acetabulum liegenden Körpers, dann mußte sich dies auch in jenem Teile äußern, der den vor dem Acetabulum liegenden Körperteil und sein Gegengewicht, nämlich den Schwanz, verbindet; als solcher Verbindungsteil muß die Zugwirkungen ausgesetzte Neurapophysenreihe der hinteren Dorsal-, der Sacral- und der Caudalwirbel gelten. Das Vorkommen von verknöcherten Sehnen auf allen diesen Neurapophysen führt unwiderleglich den Beweis, daß die Inanspruchnahme dieser Teile schon bei den primitiven Orthopoden ganz besonders groß war. Sie war jedenfalls bedeutend größer als jemals bei den Theropoden, und da nun die verknöcherten Sehnen eben den auf tangentialen Zug eingestellten Sehnen entsprechen, erkennen wir auch daraus, daß unsere bloß aus der Nahrungsänderung deduzierten Ansichten über die Gewichtsverhältnisse der Orthopoden den Tatsachen entsprechen.

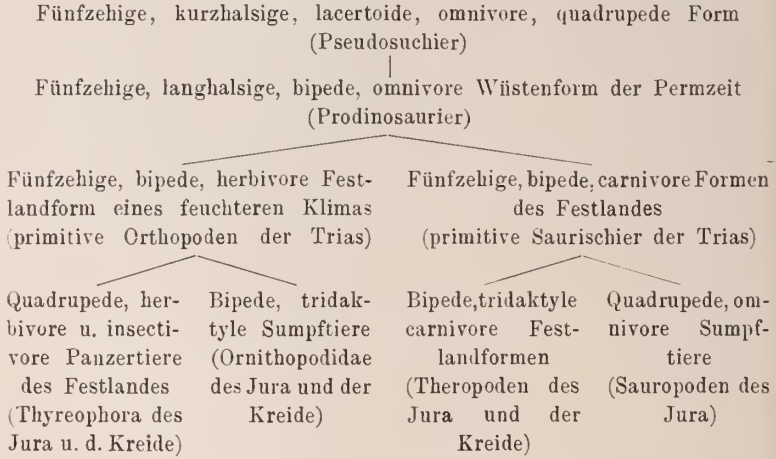
Der merkwürdige Umstand, daß die verknöcherten Sehnen der primitiven Orthopoden im Laufe der Entwicklung nicht wieder verschwinden, findet darin seine Erklärung, daß der Kampf zwischen aufrechter Haltung und Vorwärtsverlegung des Schwerpunktes, wie bereits erörtert, in mannigfacher Weise fast bis zum Erlöschen der Orthopoden anhielt.

Das Verschwinden der Bauchrippen der Orthopoden wird natürlich aus der Pubisrotation erklärbar.

Der allen Dinosauriern gemeinsame Ahne, wie er sich uns auf Grund dieser Erörterungen darstellt, der Prodinosaurier, erinnert in vielem an den hypothetischen Proavis, er unterscheidet sich von ihm nur durch Claviculamangel und durch ein schwaches Sternum. Ob wir den Prodinosaurier einen Pseudosuchier oder Dinosaurier nennen, scheint von untergeordneter Bedeutung, doch wollen wir auch dies entscheiden. Da er sich durch seine Schädel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

basis, seinen langen Hals, seinen konstant aufrechten Gang, den Mangel an Schlüsselbeinen und seinen Trochanter quartus jedenfalls von allen den bisher bekannten Pseudosuchiern unterschieden haben muß, müssen wir ihn zu den Dinosauriern stellen. Von diesem Ahnen, der seine aufrechte Körperhaltung wohl dem Leben in einem ariden Milieu der Permzeit verdankte, mußten die primitiven Ornithopoden und Theropoden und erst von diesen die Thyreophoren und Sauropoden stammen, und zwar werden wir der Entwicklung der herbivoren Gruppe eine größeren Pflanzenwuchs fördernde Zunahme der Luftfeuchtigkeit zugrunde legen. Zunehmende Luftfeuchtigkeit charakterisiert vielerorts das Oberperm und die Trias, und es ergibt sich auf diese Weise nun für die ganze Evolution der Dinosaurier nachfolgendes biologisches Schema:



Für die Beurteilung der Einheit der Dinosaurier ist natürlich diese Auffassung von einschneidender Bedeutung.

Zum Schlusse dieser Notizen sei es mir gestattet, jenen Herren zu danken, die mir bei deren Abfassen geholfen haben. Es waren dies: Prof. G. v. Arthaber, der mir einen Teil der hiezu notwendigen Literatur aus seiner eigenen Bibliothek leihweise überließ; Prof. Ritter von Stejskal, der mich in die der Gesellschaft der Ärzte Wiens einführte, wodurch ich in der Lage war, deren reichhaltige Bibliothek zu benützen; Dr. Toldt in der Zoolog. Abteilung des Wiener Hofmuseums; endlich Prof. Tandler am Wiener Anatom. Institute, bei dem ich das für Vergleiche notwendige rezente Material studierte.

Wien, Dezember 1917.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 1918

Autor(en)/Author(s): Nopcsa Franz [Ferencz] Freiherr Baron von Felsöszilvas

Artikel/Article: Notizen über Dinosaurier. 5. Beiträge zu ihrer Evolution. 236-246