ZUR SYSTEMATIK UND BIOLOGIE DER SAUROPODEN.

Von

FRANZ BARON NOPCSA

(Wien).

Durch die letzten Arbeiten von HUENE und JANENSCH ist die in ihren Details noch immer unbefriedigende Systematik der Sauropoden neuerdings in den Vordergrund getreten, und folgende Zeilen versuchen daher, da weder HUENE noch JANENSCH alle hiebei wichtigen Züge voll gewürdigt haben, eine Klärung herbeizuführen.

Betrachtet man vorerst den Zahnbau der Sauropoden, so erkennt man Typen mit starken und Typen mit schwachen Zähnen. Erstere sind: *Apatosaurus*, *Brachiosaurus*, *Camarasaurus*, *Cetiosaurus*, *Helopus* und *Pleurocoelus*; letztere: *Antarctosaurus*, *Barosaurus*, *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* und *Titanosaurus*. In der zweiten Gruppe scheint *Dicraeosaurus* noch die stärksten Zähne zu haben.

An den Kieferknochen der Sauropoden kann man drei Typen unterscheiden. Erstens einen steil abfallenden, oben mit einer großen Grube versehenen Typus (*Camarasaurus-Brachiosaurus*), dann einen vorne weniger steil abfallenden Typus (*Dicraeosaurus-Helopus*), endlich einen schmalen (*Diplodocus-Barosaurus*). Da der Typus *Dicraeosaurus-Helopus* zwischen den beiden anderen steht, ließe sich auf Grund der Bezahnung eine Reihe, *Dicraeosaurus-Diplodocus-Barosaurus*, und eine zweite Reihe, *Helopus-Camarasaurus-Brachiosaurus*, bilden. Ob solchen der Zahnstärke entsprechenden Reihen ein phylogenetischer Wert zukommt, werden die folgenden Zeilen zeigen.

Der Schädelumriß ist, von oben betrachtet, bei *Helopus* und *Camarasaurus* spitz-oval, bei *Diplodocus*, noch mehr aber bei *Antarctosaurus* vorne gerade abgeschnitten.

Eine ganz andere Gruppierung ergibt sich, wenn man daran geht, die Sauropoden nach der Verlängerung der Halswirbel zu ordnen. Im Verhältnis zu den Rückenwirbeln sehr lange Halswirbel

haben: *Brachiosaurus* (3 : 1)¹⁾, *Barosaurus* (2'5 : 1), *Diplodocus* (2'4 : 1) und *Helopus* (2'3 : 1); nicht verlängerte oder nur wenig verlängerte: *Pleurocoelus* (zirka 1 : 1), *Titanosaurus* (zirka 1'2 : 1), *Camarasaurus* (1'3 : 1), *Apatosaurus* (1'3 : 1), *Dicraeosaurus* (1'4 : 1) und *Cetiosaurus* (1'6 : 1). Das Genus *Haplocanthosaurus* steht mit dem Verhältnis 1'9 : 1 ungefähr zwischen beiden Gruppen. Da die Eminentia suprascapularis (= Processus deltoideus bei HUENE) dem Trapezius-Muskel zum Ansatz dient, versteht man, weshalb bei jenen Sauropoden, welche die relativ größten Halswirbel haben, dieser Teil am besten entwickelt ist (*Brachiosaurus*, *Diplodocus*).

Die Gegenüberstellung der Entwicklung der Zähne und der Halswirbel zeigt auf den ersten Blick, daß bei den Sauropoden der Zahnbau und die Halswirbellänge nicht in Korrelation sind. Eine der beiden Modifikationen beruht daher offenbar nur auf Konvergenz, der anderen kommt hingegen phylogenetischer Wert zu. Zeigt sich im Laufe der Untersuchung, daß die Sauropoden auf Grund des Baues irgend eines Teiles, der weder mit dem Gebiß noch mit der Halslänge in Korrelation ist, gleichfalls in eine starkzähniige und eine schwachzähniige Gruppe zerfallen, dann kommt offenbar dem Zahnbau phylogenetischer Wert zu und dann handelt es sich bei der Wirbelmodifikation um Konvergenz, im gegenteiligen Falle beruht jedoch die Gleichheit des Zahnbaues auf Konvergenz, wogegen dann der Halswirbellänge phylogenetischer Wert zukommt.

Untersucht man bei den Sauropoden das Verhältnis vom Humerus zum Femur, so sieht man, daß dieses innerhalb der kurzhalsigen Formen zwischen 9 : 10 (*Pleurocoelus*), 8'5 : 10 (*Camarasaurus*), 8 : 10 (*Titanosaurus?*, *Cetiosaurus*), 7'6 : 10 (*Laplatasaurus*), 6'6 : 10 (*Apatosaurus*) und 6'1 : 10 (*Dicraeosaurus*) schwankt. Innerhalb der langhalsigen Formen findet man solche, bei denen das Verhältnis 10 : 10 ist (*Brachiosaurus*), solche mit dem Verhältnis 7'2 : 10 (*Barosaurus*), aber sogar solche, bei denen es auf 6 : 10 fällt (*Diplodocus*).

Bei den dickzähniigen Formen schwankt dieses Verhältnis zwischen 10 : 10 (*Brachiosaurus*) und 6'6 : 10 (*Apatosaurus*), bei den dünnzähniigen erreicht es bei *Titanosaurus* 8'5 : 10, bei *Diplodocus*, bei *Dicraeosaurus* aber nur 6 : 10. Zu welchen der beiden

¹⁾ Alle folgenden Verhältniszahlen sind nur approximativ!

Gruppen *Tornieria*²⁾ mit dem Verhältnis 7 : 10 gehört, ist fraglich. Aus diesen Angaben geht ganz klar hervor, daß dem Verhältnis vom Humerus zum Femur kein systematischer Wert zukommt.

Viel interessantere Ergebnisse als aus der Untersuchung des Oberarmes ergeben sich aus der Untersuchung der Metacarpalia. Während bei *Apatosaurus* (= *Brontosaurus*) und *Brachiosaurus*, die beide starke Zähne haben (!), die beiden randlichen Metacarpalia stärker sind als die medianen, sind im Gegensatze hiezu bei den mit schwachen Zähnen ausgerüsteten Sauropoden (*Antarctosaurus*, *Diplodocus*), und zwar ohne Rücksicht auf deren Halslänge, deren Schwanzwirbelartikulation oder deren Humeruslänge, die drei medianen Metacarpalia stärker. Diese Tatsache zeigt, daß die mit dünnen Zähnen ausgestatteten Sauropoden eine natürliche Einheit bilden, die wir *Diplodocidae* nennen wollen und die der mit starken Zähnen ausgestatteten Einheit, *Brachiosauridae*, entgegengestellt werden kann.

JANENSCH meinte, bei den Sauropoden in der Form der Schnauze ein Familienmerkmal erkennen zu können, dies ist aber nach dem, was bei *Helopus* bekannt wurde, nicht der Fall. Würde man sich bei der Einteilung von *Helopus* an das von JANENSCH betonte Merkmal

²⁾ Der X. internationale Zoologenkongreß hat es zwar in 1927 als vom ethischen Standpunkte für wünschenswert bezeichnet, daß jeder Autor, der ein Homonym entdeckt, den Schöpfer des zweiten Namens, sofern er noch lebe, hierauf aufmerksam mache, um ihm die Möglichkeit zu geben, an Stelle des präokkupierten Namens einen neuen Namen in Vorschlag zu bringen, und STERNFELD beging daher, als er zu Lebzeiten von FRAAS für den von FRAAS (*Palaeontographica*, Vol. LV) in 1908 verwendeten, aber durch SEELEY seit 1869 (*Index to fossil remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia* ... Cambridge 1869) präokkupierten Namen *Gigantosaurus* den neuen Namen *Tornieria* verwendete, in 1911 etwas, was in 1927 öffentlich beanstandet wurde; dies kann aber eine Ungültigkeitserklärung des Namens *Tornieria* doch nicht begründen. Der Name *Gigantosaurus* mußte in 1908 und 1911 um so mehr als präokkupiert gelten, da ihn auch SEELEY für einen Dinosaurier verwendet hatte und WOODS (*Catalogue of the type fossils in the Woodwardian Museum. Cambridge 1891*) den von SEELEY als *Gigantosaurus* bezeichneten Rest in 1891 ebenfalls unter dem Namen *Gigantosaurus* anführte. Derartig konnte in 1908 der SEELEY'sche Namen nicht einmal als obsolet gelten. Zu allem dem ist der Name *Gigantosaurus* FRAAS keineswegs so allgemein verbreitet, daß man ihn unter die „Nomina conservanda“ stellen könnte und daher hat, sofern internationale Beschlüsse Geltung haben sollen, *Gigantosaurus* FRAAS zu fallen und, so unangenehm es auch ist, durch *Tornieria* STERNFELD ersetzt zu werden.

halten, dann müßte man *Helopus*, obzwar er zu den Formen mit starken Zähnen, also den *Bothrosauropodidae* im Sinne von JANENSCH gehört, doch zu den *Homalosauripodidae* stellen. Im übrigen wird sich zeigen, daß sich die von JANENSCH vorgeschlagene Familieneinteilung mit der hier durchgeführten deckt, doch können die beiden Bezeichnungen von JANENSCH deshalb nicht angenommen werden, denn Familiennamen sind durch Hinzufügen von „idae“ an den Namen des für die Familie typischen Genusnamens zu bilden (X. Internat. Zoolog.-Kongreß, 1927. Beschluß: Comptes Rend., Vol. II; pag. 1583).

Sehr eigentümlich sind die Verhältnisse der Neurapophysen der Halswirbel und vorderen Rückenwirbel beider Gruppen. Ungegabelte, also primitive Neurapophysen finden sich unter den *Brachiosauridae* bei Formen mit kurzen Halswirbeln (*Cetiosaurus*, *Haplocanthosaurus*,) aber auch bei solchen mit langen (*Brachiosaurus*, *Helopus*). Bei den *Diplodocidae* kennt man ungegabelte Neurapophysen nur bei den kurzhalsigen, dabei aber mit opisthozoelen Schwanzwirbeln ausgestatteten Formen (*Antarctosaurus*, *Laplataosaurus*, *Titanosaurus*). Gegabelte, also spezialisierte Neurapophysen findet man unter den starkzahnigen Formen nur bei jenen, die nicht verlängerte Halswirbel haben (*Camarasaurus*, *Apatosaurus*), unter den dünnzahnigen aber nur bei jenen, die, ohne Rücksicht auf die Halswirbellänge, biplane Schwanzwirbel haben (*Barosaurus*, *Dicraeosaurus*, *Diplodocus*). Ein Zusammenhang zwischen der Gabelung der Neurapophysen und der Länge des Oberarmes läßt sich kaum nachweisen, denn obzwar ungegabelte Neurapophysen bei den Formen mit verlängertem Oberarm überwiegen, finden sich gegabelte sowohl bei Formen mit kurzem als auch bei Formen mit langem Oberarm.

Hohe Neurapophysen findet man an den Halswirbeln bei *Barosaurus**, *Diplodocus** und *Dicraeosaurus*, niedrige bei *Haplocanthosaurus*, *Ornithopsis*, *Helopus**, *Camarasaurus* und *Apatosaurus*. Die Höhe der Neurapophyse der Halswirbel ist dermaßen mit ihrer Gabelung nicht in Korrelation, wohl aber mit dem Zahnbau.

Für die Neurapophysen der vorderen Rückenwirbel gilt dies allerdings nicht. Diese sind bei *Helopus**, der starke Zähne hat, zwar einfach aber niedrig, beim *Camarasaurus* mit gleichfalls starken Zähnen gegabelt aber gleichfalls niedrig, hingegen bei *Brachiosaurus**, der starke Zähne besaß, einfach aber hoch, und bei dem

ebenfalls starkzahnigen *Apatosaurus* zwar gegabelt aber gleichfalls hoch. Unter den Formen mit stiftförmigen Zähnen finden sich in dem vorderen Rückenabschnitte hohe Neurapophysen bei jenen Gattungen, bei denen sie zugleich gegabelt sind (*Dicraeosaurus*, *Diplodocus**, *Barosaurus**), niedrige bei jenen, bei denen sie gleichzeitig ungegabelt sind (*Antarctosaurus*, *Titanosaurus*). Eine Korrelation zwischen der Höhe der Neurapophysen und der Länge der Halswirbel läßt sich nicht nachweisen, und um dies hervorzuheben, wurden im Vorangehenden die Formen mit verlängerten Halswirbeln mit einem Sterne (*) bezeichnet.

In der Lendenregion zeigen sich relativ niedrige, oben verdickte, dabei aber in der Vorderansicht abgeschnittene Neurapophysen bei *Haplocanthosaurus*, *Ornithopsis*, *Brachiosaurus** und *Camarasaurus*, mithin bei lauter Formen mit starken Zähnen. Bei den Formen mit dünnen Zähnen (*Barosaurus**, *Diplodocus*, *Dicraeosaurus*) und bei *Apatosaurus* sind die Neurapophysen der Lendenregion, ohne Rücksicht auf die Länge der Halswirbel (*), hoch. Sie haben, von vorne betrachtet, bei diesen Formen meist parallele Ränder, nur bei *Dicraeosaurus* zeigen sie als Spur einer ehemaligen Verbreiterung länglich-blattförmigen Umriß.

Recht interessante Resultate ergeben sich aus einem Studium der etwas mit der Neurapophysengabelung in Korrelation stehenden Costoide der vorderen Schwanzwirbel. Bei allen *Brachiosauridae* enden, wenn man von *Apatosaurus* absieht, die vordersten Costoide in einer mehr oder weniger abgestumpften Spitze, bei allen *Diplodocidae* mit gegabelter Neurapophyse und bei *Apatosaurus* aber in einer breiten, vertikalen Platte. *Titanosaurus*, *Antarctosaurus* und *Laplatosaurus* nehmen eine Zwischenstellung zwischen beiden Gruppen ein: sie haben etwas breitere Costoide als *Camarasaurus*, und bei diesem sind wieder die Costoide distal etwas breiter als bei *Haplocanthosaurus* oder *Cetiosaurus*.

Über die pleurozentralen Höhlen der Wirbel der Sauropoden ist Folgendes zu bemerken. Bei *Cetiosaurus* finden sich pleurozentrale Höhlen nur an den Rückenwirbeln und sogar an diesen sind sie nur schwach entwickelt. An den Halswirbeln schwach, an den Rückenwirbeln hingegen gut entwickelt, kommen sie bei *Helopus* vor. Bei *Dicraeosaurus* finden sie sich zwar an den Halswirbeln, fehlen aber an den Rückenwirbeln. In diesem Punkte läßt sich also zwischen einem primitiven Brachiosauriden (*Helopus*) und einem primitiven

Diplodociden (*Dicraeosaurus*) ein genetischer Gegensatz erkennen. Am Halse und am Rücken gleichmäßig gut entwickelt findet man die pleurozentralen Höhlen bei *Bothriospondylus*, *Camarasaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Ornithopsis* und *Pleurocoelus*. Am Rücken und am Halse gut, am Schwanze hingegen nur schwach entwickelt, kommen sie bei *Brachiosaurus* und *Titanosaurus* vor. Auf der ganzen Wirbelsäule gut entwickelt kann man sie bei *Apatosaurus*, namentlich aber bei *Barosaurus* und *Diplodocus* antreffen. Aus dieser Aufzählung zeigt sich, daß die Genese der pleurozentralen Höhlen vielleicht mit der Zahnentwicklung, aber weder mit der Halswirbellänge, noch der Gabelung der Neurapophysen in Korrelation ist. Eben dieser fortwährende Mangel an Korrelationen hat bisher die Systematik der Sauropoden wesentlich erschwert.

Trotz dieses scheinbaren Mangels an Korrelationen läßt sich auch in der Entwicklung der vorderen Schwanzwirbel der *Brachiosauridae* und *Diplodocidae* eine entgegengesetzte Tendenz verfolgen. Bei *Cetiosaurus* und *Morosaurus* beträgt die Höhe eines vorderen Schwanzwirbelzentrums etwa das Doppelte seiner Länge (Verhältnis 2 : 1), bei *Haplocanthosaurus* und *Apatosaurus* ist das Verhältnis ungefähr 1'8 : 1, bei *Brachiosaurus* aber bloß 1'6 : 1 und bei *Pleurocoelus* gar nur 1'5 : 1. Im Gegensatze hiezu bleibt das Verhältnis bei den Formen mit dünnen Zähnen stets unter 1'6 : 1 und sinkt bei *Dicraeosaurus* auf 1'3 : 1 und bei *Tornieria* vielleicht noch tiefer (1'2 : 1?). Die primitiven *Brachiosauridae* mit ungegabelter Neurapophyse haben mithin sehr kurze, alle kurzhalsigen *Diplodocidae* aber relativ lange vordere Schwanzwirbel.

Alles zusammenfassend ergibt sich, daß wir in den beiden Familien der Sauropoden zwei Unterfamilien unterscheiden können. Bei den *Brachiosauridae* sind dies die *Brachiosaurinae* und die *Camarasaurinae*, bei den *Diplodocidae* die *Titanosaurinae* und die *Diplodocinae*. Die *Brachiosaurinae* umfassen die Formen mit starken Zähnen und ungegabelter Neurapophyse, daher *Brachiosaurus*, *Cetiosaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Helopus* und *Pleurocoelus*; die *Camarasaurinae* die Formen mit starken Zähnen und gegabelter Neurapophyse, mithin *Camarasaurus* und *Apatosaurus*. Bei den *Diplodocidae* verhält es sich ähnlich, denn die *Titanosaurinae* zeigen zwar procoele Schwanzwirbel, aber primitive Neurapophysen und primitive Costoide, die *Diplodocinae* mit *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* und *Barosaurus* hingegen zwar biplane Schwanzwirbel, jedoch spezialisierte Neura-

pophysen und spezialisierte Costoide. Sieben Unterfamilien zu unterscheiden, wie dies JANENSCH vorschlägt, scheint mir derzeit noch nicht nötig.

Da nun sowohl bei den *Brachiosaurinae* als auch den *Diplodocinae* die Länge der Halswirbel den Rückenwirbel gegenüber bedeutend zunimmt (Verhältnis bei *Brachiosaurus* und bei *Barosaurus* 3 : 1, hingegen nur 1'6 : 1 bei *Cetiosaurus* und nur 1'4 : 1 bei *Dicraeosaurus*), so erkennt man, daß diese Veränderung eine offenbar bloß biologisch bedingte Konvergenzerscheinung ist.

Für die pleurozentralen Höhlen ergibt sich in den einzelnen Unterfamilien eine parallele Entwicklung, doch beginnt sie bei den *Diplodocidae* am Halse, bei den *Brachiosauridae* jedoch am Rumpfe. Außerdem schreitet diese Spezialisierung bei den *Diplodocinae* weiter vor als bei den *Titanosaurinae* und den *Brachiosaurinae*.

Wie aus der nachfolgenden Tabelle hinlänglich klar hervorgeht, ist auch die Humerusvergrößerung nur als eine der Halswirbelvergrößerung ganz analoge und ebenfalls auf eine Elevation des Kopfes hinauslaufende Konvergenzerscheinung zu deuten. Sie erreicht ihr Maximum bei den *Brachiosaurinae*. Die Formen mit verlängerten Halswirbeln sind in der Tabelle mit einem Sterne (*) bezeichnet, jene mit gegabelter Neurapophyse der Rumpfwirbel mit einem V.

Humerus : Femur = x : 10.

<i>Brachiosauridae</i>		<i>Diplodocidae</i>	
<i>Brachiosaurinae</i>	<i>Camarasaurinae</i>	<i>Titanosaurinae</i>	<i>Diplodocinae</i>
<i>Cetiosaurus</i> 8:10	V <i>Apatosaurus</i> 6'6:10	<i>Laplatasaurus</i> 7'6:10	V <i>Dicraeosaurus</i> 6:10
<i>Pleurocoelus</i> 9:10	V <i>Camarasaurus</i> 8'5:10	<i>Titanosaurus</i> 8'0:10	V <i>Diplodocus</i> * 6:10
<i>Brachiosaurus</i> * 10:10			V <i>Barosaurus</i> * 7'2:10

Für die einzelnen systematischen Einheiten der Sauropoden ergeben sich aus obigen Zusammenstellungen folgende Differentialdiagnosen:

1. Familie *Brachiosauridae*: Zähne kräftig, lingual ausgehöhlt. Laterale Metacarpalia verstärkt. Halsrippen nicht besonders verlängert. Mittlere Schwanzwirbel biplan.

- a) Unterfamilie *Brachiosaurinae*: Neurapophysen ungegabelt. Costoide nie verbreitert. Humerus lang. Sicher hierher gehörende Genera: *Cetiosaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Pleurocoelus*, *Brachiosaurus*, *Helopus*. Wahrscheinlich hierher gehörend: *Elosaurus*.
- b) Unterfamilie *Camarasaurinae*: Neurapophysen gegabelt. Costoide etwas verbreitert. Sicher hierher gehörendes Genus: *Camarasaurus*. Wahrscheinlich hierher gehörend: *Apatosaurus*.
2. Familie *Diplodocidae*: Zähne stiftförmig. Mittlere Metacarpalia verstärkt. Halsrippen sehr lang.
- a) Unterfamilie *Titanosaurinae*: Neurapophyse ungegabelt. Vordere Costoide distal zugespitzt. Mittlere Schwanzwirbel prozöl. Sicher hierher gehörende Genera: *Antarctosaurus*, *Laplatasaurus*, *Titanosaurus*.
- b) Unterfamilie *Diplodocinae*: Neurapophysen gegabelt. Vordere Costoide distal breit. Mittlere Schwanzwirbel biplan. Genera: *Dicraeosaurus*, *Diplodocus*, *Barosaurus*.

Bei der genaueren Unterscheidung der einzelnen Gattungen innerhalb der einzelnen Unterfamilien kommen am besten die Form der Wirbelbögen, die relative Länge der Halswirbel und die relative Länge des Oberarmes in Betracht; wie aber die verschiedenen, hier nicht erwähnten und bisher nur ungenügend bekannten Sauropoden (z. B. *Ornithopsis* und *Tornieria*) innerhalb der hier aufgestellten Unterfamilien unterzubringen sind, muß einer späteren Detailforschung überlassen werden.

Phylogenetisch lassen sich die Resultate der neuen Systematik gut verwerten. Da die *Titanosaurinae* und *Brachiosaurinae* noch ungeteilte Neurapophysen haben, müssen die *Brachiosauridae* und die *Diplodocidae* schon frühzeitig, das heißt vor der Gabelung der Neurapophysen die in bezug auf Gebiß und Metacarpalia charakteristische Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben. Die Trennung erfolgte sicher schon vor dem Wealden, denn Titanosaurier mit dem sie charakterisierenden Wirbel- und Alveolarbau (*Titanosaurus* und *Regnosaurus*)³⁾ liegen schon aus dem Wealden vor. Wahrscheinlich steht *Apatosaurus* dieser Stammform nahe, denn sein Zahnbau

³⁾ Zu den Orthopoden kann der *Regnosaurus* genannte Oberkieferrest deshalb nicht gestellt werden, weil ihm auf der Innenseite die diese Gruppe charakterisierenden großen Foramina nutritiva fehlen.

charakterisiert ihn als Brachiosaurier; der Ansatz zu einer Prozölie, die breiten Costoide und die pleurozentralen Höhlen der vorderen Schwanzwirbel bringen ihn aber in die Nähe der Diplodocidier.

Bei den *Brachiosaurinae* erfolgte die Spezialisierung hauptsächlich durch die besondere Streckung der Vorderextremität und die Kürzung des Schwanzes (?), wogegen die Wirbelsäule relativ primitiv blieb, bei den *Titanosaurinae* erfolgte sie nach der für alle *Diplodocidae* maßgebenden Modifizierung des Gebisses bei allgemeiner Persistenz eines relativ primitiven Wirbelbaues durch die Entwicklung prozöler Schwanzwirbel, bei den *Diplodocinae* wurden endlich bei einer Streckung der Halswirbel, aber bei gleichzeitiger Persistenz einer kurzen Vorderextremität und der Beibehaltung einer biplanen Wirbelartikulation hauptsächlich der Wirbelbau selbst modifiziert (starke Bifidie der Wirbel, breites Costoid, starke Entwicklung der kaudalen pleurozentralen Höhlen). Man sieht, daß eine bedeutende Streckung des Oberarmes bei jenen Formen, die bifide Wirbel entwickelten, stets unterblieb. Den aus den Schädel- und Kieferformen am Anfange dieser Arbeit erschlossenen Reihen kommt also phylogenetischer Wert zu.

Auch für die Erkenntnis der Biologie der Sauropoden ist die neue Klassifikation nicht belanglos.

Da sich namentlich bei den Formen, die stiftartige Zähne haben, durch die langen Halsrippen eine, zuerst von HUENE erkannte, ganz bedeutende Versteifung der Halswirbelsäule einstellt, so etwas aber bei langhalsigen, nach Fischen schnappenden Wirbeltieren immer fehlt, so muß die Annahme von VERSLUYS und HUENE, daß *Titanosaurus* und daher auch *Diplodocus* Fischfresser gewesen wären, gleich bei Seite geschoben werden. Gegen diese Annahme spricht übrigens auch der rechteckige Umriß der Schnauze, denn dieser, wie HOLLAND zeigte, schon bei *Diplodocus* angedeutete Umriß ist bei *Antarctosaurus* in einem ganz ungewöhnlichen Ausmaß entwickelt. So ein Umriß fehlt nun allen fischfressenden Formen. Bei den *Brachiosauridae* hat die Schnauze ihre primitive, vorne oval zugespitzte Form behalten (*Helopus*, *Camarasaurus*).

Merkwürdigerweise fällt die durch die verschiedene Entwicklung der Halsrippen bedingte verschiedene Bewegungsmöglichkeit des Halses der Sauropoden zwar mit der Verschiedenheit des Zahnbaues dieser Tiere auffallend zusammen, die Bewegungsmöglichkeit des Halses selbst ist aber mit der Verlängerung der Halswirbel doch

nicht in Korrelation. Dieser Gegensatz zeigt, daß zwar das Erfassen der Nahrung bei den *Brachiosauridae* anders erfolgte als bei den *Diplodocidae*, daß aber die Längsentwicklung der Halswirbel und der Humera dieser Tiere dennoch durch einen anderen Faktor hervorgerufen wurde als durch das Bestreben, die Nahrung zu erfassen.

Camarasaurus konnte die mit seinen kräftigen Zähnen erfaßte Nahrung durch eine sehr kräftige Bewegung der ganzen Halswirbelsäule von ihrer Unterlage entfernen, für *Diplodocus* hingegen war so ein kräftiges Entfernen von der Unterlage schon wegen des viel schwächeren Zahnbaues nicht möglich. Dementsprechend erfolgte bei ihm die Entfernung der Nahrung durch eine weniger kräftige Bewegung des dünnen, vordersten Abschnittes des Halses.

Nun muß zur Erörterung der biologischen Bedeutung der Humerusverlängerung übergegangen werden. Langhalsige und dabei vorne hochgestellte Tiere sind bisher nur als ausgesprochene Bewohner des festen Landes bekannt geworden; es sind dies die Giraffen und *Baluchitherium*. In beiden Fällen dient diese auffällige Modifikation dem Tiere zur Erreichung der Nahrung. Da nun das Erreichen der Nahrung biologisch etwas ganz anderes ist als deren Erfassen, könnte man zwar sofort den Gegensatz verstehen, den man in bezug auf Halswirbelgröße und Bewegungsmöglichkeit des Halses bei den Sauropoden antrifft, in einem Punkt ist aber zwischen den allmählich hochbeinig werdenden, langhalsigen, Sauropoden und den analog gebauten Säugetieren doch ein sehr großer Unterschied bemerkbar. Dieser Punkt betrifft den Lebensraum der Tiere.

Wie es ja bei der hochgradigen Verknorpelung der Extremitätengelenke ohnehin zu erwarten war, zeigte das Vorkommen junger Titanosaurier in den Sumpflagerungen von Szentpéterfalva in unzweideutiger Weise, daß die Titanosaurier Sumpfbewohner gewesen waren. Für die Brachiosauridier gilt, da sie im wesentlichen gleich gebaute Gelenke haben, sicher wohl das Gleiche. WIMAN wies als erster darauf, daß die sogenannte Klaue am Fuße der Sauropoden eigentlich dazu diente, um ein Versinken des sonst elefantenartig gebauten Fußes dieser Tiere in den weichen Untergrund zu verhindern, und analoge Veränderungen lassen sich auch an den Füßen der Rinder der Shetland-Inseln konstatieren. Bei den letzteren erfolgt die basale Verbreiterung dadurch, daß die Hornbekleidung der Zehen infolge des Unterbleibens jeglicher Abwetzung ununterbrochen in

einer annähernd horizontalen Ebene fortwächst und sich hierbei krümmt, wodurch sich bei diesen Tieren, allerdings ganz zwecklos, eine, unter den gegebenen Verhältnissen äußerst zweckmäßige Anpassung einstellt. Etwas ganz analoges scheint auch bei den Sauropoden eingetreten zu sein, denn sogar bei *Diplodocus*, bei dem die Endphalange der ersten Zehe im Wesentlichen noch ihre Krallenform bewahrt hat, berührt sie den Boden doch nicht mehr in normaler Weise nur mit ihrer unteren Fläche, sondern etwas auch mit ihrer äußeren Seite.

Dieser biologische Unterschied zwischen Sauropoden und Giraffen nötigt, die Frage zu untersuchen, ob die durch Streckung der Oberarme und der Halswirbel bewirkte Elevation des Kopfes tatsächlich auch bei den Sauropoden ebenso dazu diente, die Nahrung zu erreichen, wie bei den Giraffen, denn möglicherweise hatte sie ja vielleicht einen ganz anderen Grund.

Da die Lage der Nasenöffnung der Sauropoden auf der Oberseite des Kopfes darauf hinweist, daß diese offenbar am Grunde tiefer Seen lebenden Tiere zum Atemholen häufig nur ihre Nasenöffnung aus dem Wasser hoben, so ist es ganz gut denkbar, daß auch die Streckung der Halswirbel und der Oberarme ebenso zur Erleichterung des Atmens als zum Heranreichen an die Nahrung gedient haben. Nimmt man dies an, so hat man sofort auch einen Anhaltspunkt gefunden, wo die Nahrung der Sauropoden zu suchen sei. Da es die Versteifung des Halses der *Diplodocidae* für unwahrscheinlich erscheinen läßt, daß diese Tiere zum Atemholen ihren Kopf zwar aus dem Wasser hoben, ihre Nahrung aber etwa sechs Meter unter der Wasseroberfläche gesucht hätten, sieht man, daß die Nahrung auf der Wasseroberfläche lag. Die Anpassung der Sauropoden ist also jener der Giraffen analog.

Dermaßen fragt es sich nunmehr um die Natur der Nahrung. F. A. BATHER betonte schon vor Jahren, daß sich die Sauropoden wahrscheinlich von den zusammengetriebenen Pflanzen schwimmender Inseln nährten. Diese Annahme läßt sich endlich anatomisch begründen. Nur bei der Voraussetzung, daß sich die *Brachiosauridae* von den Rhizomen schwimmender Pflanzen nährten, läßt sich ihr kräftiges Gebiß erklären, das diese ziemlich feste und gleichzeitig hochwertige Nahrung faßte; des weiteren ist aber die Annahme nicht gewagt, daß die einmal erfaßten Rhizome durch ein vom Hals ausgehendes kräftiges Hin- und Her-

bewegen des Kopfes aus ihrem Verbande gelöst wurden. Außerdem findet durch so eine Hypothese auch die gegen vorne schräge Lage der Zähne aller *Brachiosauridae* ungezwungen ihre Erklärung, es war nämlich das leichte Loslassen solcher Rhizome, die aus ihrem Verbande nicht gelockert werden konnten, ebenso wichtig, wie deren Erfassen. So etwas verlangt gegen vorne gerichtete Zähne.

Im wesentlichen war die Nahrung der *Titanosauridae* wohl jener der *Brachiosauridae* ähnlich, wahrscheinlich handelte es sich aber bei ihnen mehr um grasartige oder fadenförmige Pflanzen als um knorrige Rhizome. Vor allem waren die grasartigen Gewächse schwimmender Inseln jedenfalls miteinander viel weniger verfilzt als knorrige Rhizome und daher in Paketen leichter voneinander zu isolieren, außerdem scheint die heurechenartige Zahnreihe von *Antarctosaurus* zum Sammeln von auf der Wasseroberfläche schwimmenden Gräsern ganz besonders geeignet.

Leider sind nun zwar die typischen Sumpfpflanzen des mittleren Mesozoikums sozusagen nicht bekannt (ich möchte zur Illustration unserer Unkenntnis besonders auf die fossil noch unbekannt, in bezug auf Organisation aber „mittelmesozoischen“ Relikte *Ephedra*, *Gnetum* und *Welwitschia* weisen), da aber bekannt ist, daß im allgemeinen in der unteren Kreide ein großer Umschwung in der Vegetation eintritt und dieser Umschwung sicher auch die Sumpfpflanzen betraf, da ferner dieser Umschwung zeitlich einerseits mit dem Zurücktreten der *Brachiosauridae*, andererseits aber mit dem relativ schnellen Emporblühen der *Titanosauridae* koinzidiert, so kann man vielleicht auch den Umschwung innerhalb der Sauropoden als durch die Veränderung der Sumpfpflanzenvegetation jener Periode bedingt ansehen.

Literatur.

Um ein fortwährendes Zitieren der Literatur im Texte zu vermeiden, wurden die in den einzelnen Arbeiten beschriebenen Genera, sofern dies aus dem Titel der Arbeit nicht ersichtlich ist, in Klammer () angeführt.

HATCHER, J. B., Structure of forelimb and manus of Brontosaurus. Annals Carnegie Museum; Pittsburgh, Vol. I.

— Diplodocus, its Osteology taxonomy and probable habits. Memoirs Carnegie Museum; Pittsburgh, Vol. I.

— Osteology of Haplocanthosaurus. Memoirs of Carnegie Museum; Pittsburgh, Vol. I.

- HOLLAND, W. J., The skull of *Diplodocus*. *Memoirs of Carnegie Museum*; Pittsburgh, Vol. IX.
- HUENE, Fr., Über einen Sauropoden im oberen Malm des Berner Jura. *Eclogae geologicae Helvetiae*; Vol. XVII, Basel 1922. (*Cetiosaurus*.)
— Los Saurisquios y Ornitisquios del cretaco argentino. *Anales Museo de la Plata*; (ser. 2), Vol. III, Buenos Aires 1929. (*Antarctosaurus*, *Laplata-saurus*, *Titanosaurus*.)
- JANENSCH, W., Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguru-Schichten. *Archiv für Biontologie*; Vol. III, Berlin 1914. (*Brachiosaurus*.)
— Das Handskelett von *Gigantosaurus robustus* und *Brachiosaurus Brancai*. *Centralblatt f. Min., Geolog. u. Paläontolog.*; Stuttgart 1922. (*Tornieria* = *Gigantosaurus*.)
— Material und Formengehalt der Sauropoden. *Palaeontographica, Supplement VII*; Stuttgart 1929. (*Barosaurus*, *Brachiosaurus*, *Dicraeosaurus*, *Gigantosaurus*.)
— Die Wirbelsäule der Gattung *Dicraeosaurus*. *Palaeontographica, Supplement VII*; Stuttgart 1929.
- LULL, R. S., Systematic Palaeontology of the lower cretaceous deposits of Maryland. *Maryland Geological Survey*; 1911. (*Pleurocoelus*.)
— The Sauropod Dinosaur *Barosaurus*. *Memoirs Connecticut Acad. of Arts and Science*; Vol. VI, New Haven 1919.
- OSBORN, H. F., et MOOK, C. C., *Camarasaurus*, *Amphicoelias* and other Sauropods. *Memoirs Amer. Museum Natural History (new ser.)*, Vol. III.
- RIGGS, E. S., Structure and relation of Opisthocoelian Dinosaurs. Part 1 and 2. *Field Columbian Museum*; Vol. II, Chicago 1903—1904. (*Apatosaurus*, *Brachiosaurus*.)
- VERSLUYS, J., Waren die Sauropoden Pflanzenfresser? *Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Systematik*; Vol. XXIX, Jena 1910.
- WIMAN, C., Die Kreide-Dinosaurier aus Shantung. *Palaeontologia Sinica*; Vol. VI, Peking 1929. (*Helopus*.)
- WOODWARD, A. S., On parts of a skeleton of *Cetiosaurus Leedsi*. *Proc. Zoolog. Soc.*; London 1905.
-

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): Nopcsa Franz [Ferencz] Freiherr Baron von Felsöszilvas

Artikel/Article: [Zur Systematik und Biologie der Sauropoden. 40-52](#)