Über die Beziehungen der Bogengänge zu den Kopfbewegungen beim Parasuchier *Machaeroprosopus*.

Von

J. Versluys
(Wien).

Mit 5 Abbildungen.

(Eingelangt am 6. November 1935.)

Es ist ein unvergängliches Verdienst von O. Abel, daß er uns, klarer und allgemeiner als jeder andere Forscher, gezeigt hat, wie aus allerlei Einzelheiten im Baue eines Tieres auf seine Lebensweise geschlossen werden kann und wie sich dadurch bei ausgestorbenen Tieren oft ein genaues Lebensbild derselben entwerfen läßt.

So hat Abel sich auch (1922) mit den eigenartigen Knochenwucherungen auf der langen Schnauze der Parasuchier, dieser an Krokodilier erinnernden, aber primitiveren Archosaurier, befaßt. Er zeigte, daß diese Callusbildungen sind, die auf geheilte Verletzungen zurückgehen müssen, vielfach Bißverletzungen, welche sich diese Tiere in Paarungskämpfen der Männchen, aber auch zwischen Männchen und Weibchen beigebracht haben dürften. Ähnliches ist auch von Krokodiliern und Walen bekannt. Nach der allgemeinen Verbreitung der Callusbildungen bei den Parasuchiern, besonders bei solchen Formen, die man als Männchen betrachten kann, scheinen bei diesen Tieren die Kämpfe besonders häufig und schwer gewesen zu sein. Einmal fand Abel auch einen verheilten Bruch eines Oberkiefers. Nach der Schwere der Verletzungen zu schließen, scheinen bei diesen Kämpfen besonders kräftige Kopfbewegungen stattgefunden zu haben. Nun zeigen die Parasuchier im Skelettbau deutliche Hinweise auf eine ganz auffallend kräftige dorsale Nacken-

muskulatur, wie sie kaum anderswo vorkommen dürfte. Im Vergleich mit den Krokodiliern haben sie erheblich verlängerte Dornfortsätze der Halswirbel. Bei *Machaeroprosopus* sind die Halswirbel nach Camp (1930) mehr differenziert als bei anderen Parasuchiern. Die Halsrippen sind auch kräftig ausgebildet, besonders auffallen muß aber der eigenartige Bau der hinteren Schädelpartie bei den (meisten) Parasuchiern. Die posttemporalen Knochenspangen sind schwach ausgebildet und liegen sehr tief, oberhalb der sehr kleinen posttemporalen Fenster (Abb. 1). Dagegen ist die äußere dorsale

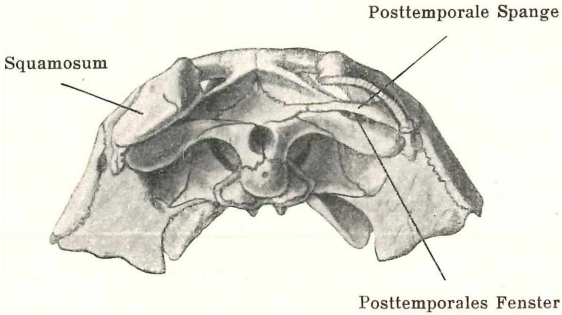


Abb. 1. Hintere Ansicht des Schädels von *Machaeroprosopus adamanensis* Camp, $\times$ 1/7. Nach Camp, 1930, Taf. 2, Fig. e/1. Rechts ist ein Teil des Squamosum entfernt, um die posttemporale Spange zu zeigen.

Ecke des Schädels, vom Squamosum gebildet, überaus kräftig entwickelt und springt als hohe, feste Knochenlamelle jederseits nach hinten vor, weit über den Hinterhauptscondylus hinaus (Abb. 2, 3). Bei Krokodiliern kommt Ähnliches nicht vor. Es weist dies mit Bestimmtheit darauf hin, daß eine überaus kräftige Nackenmuskulatur zur Bewegung des Kopfes vorhanden war. Besonders die dorsale Nackenmuskulatur, die zur Hebung des Kopfes diente, muß weit über das gewöhnliche Maß entwickelt gewesen sein. Große Beweglichkeit des Kopfes geht aus der Form des Hinterhauptscondylus hervor. Dieser ist sehr kräftig, rundlich, stark gewölbt und springt, von einem kräftigen Stiel getragen, etwas nach hinten vor. Die Gelenkfläche für den Atlas dehnt sich auf der Ventralseite etwas weiter aus als auf der Dorsalseite, ein größeres Ausmaß der Kopfbewegung nach ventral als nach dorsal gestattend (Camp, 1930, Fig. 110; Case, 1929, Fig. 4). Diese Tiere müssen imstande gewesen sein, sehr kräftige Schläge mit ihrer Schnauze zu versetzen, darunter auch solche aus gesenkter Stellung des Kopfes heraus nach oben zu.

Manche Schnauzenverletzung und Callusbildung mag eine Folge des Empfanges solcher Schläge im Kampfe mit Artgenossen gewesen sein, aber auch von Schlägen, die das Tier selbst mit der Schnauze ausgeteilt hatte und wobei es sich geringere Verletzungen zuzog.

Neben den Callusbildungen und den Anpassungen des Skelettes an die Ausbildung einer ganz besonders kräftigen Nackenmuskulatur, zeigen die Parasuchier noch eine Besonderheit. Von zwei Vertretern ist das knöcherne Labyrinth des Gehörorganes beschrieben worden. Einmal von CASE (1928) bei einem großen Parasuchier, wahrscheinlich einer Art der Gattung *Leptosuchus;* ein zweitesmal von CAMP (1930, p. 123) nach Material von verschiedenen Arten der Gattung *Machaeroprosopus*. Beide Untersucher betonen die auffallende Enge des vorderen vertikalen Bogenganges, die auch aus den Abbildungen klar hervorgeht (Abb. 4, 5). Das Modell der Abb. 5 füllt die Hohlräume des knöchernen Labyrinthes ganz aus, das heißt der Durchmesser der Bogengänge im Modell entspricht dem Durchmesser der knöchernen Kanäle. Die häutigen Bogengänge haben ganz allgemein einen wesentlich geringeren Durchmesser als die Knochenkanäle, und für den horizontalen und den hinteren vertikalen Bogengang von *Machaeroprosopus* darf daher gleichfalls ein wesentlich geringerer Durchmesser angenommen werden, als das Modell angibt. Für den so sehr verengten vorderen vertikalen Bogengang besteht die Möglichkeit, daß der häutige Bogengang nicht wesentlich enger war als sein knöcherner Kanal, indem er letzteren nahezu ganz ausfüllte. Der Knochenkanal hat einen elliptischen Querschnitt, ist höher als breit, und der häutige Bogengang könnte z. B. bei rundem Querschnitt an der Innenseite oder Außenseite seines Bogens Raum für einen perilymphatischen Kanal freigelassen haben. Auf alle Fälle aber muß der vordere vertikale häutige Bogengang ganz auffallend eng gewesen sein, auch dann, wenn er den knöchernen Kanal ganz ausfüllte. Von den häutigen Ampullen darf nach Analogie der Verhältnisse bei rezenten höheren Wirbeltieren angenommen werden, daß sie ihren knöchernen Hohlraum bis auf einen geringen perilymphatischen Raum ausfüllten. Ihre Größe, auch die der häutigen Ampulle des vorderen vertikalen Bogenganges, läßt sich also einigermaßen beurteilen. Für den vorderen vertikalen häutigen Bogengang kann als Weite höchstens eine etwas geringere als die seines knöchernen Kanales angenommen werden. Nach den Figuren von CAMP (hier Abb. 5) würde dies ergeben, daß die Weite dieses

Bogenganges (sein Querschnitt) etwa $^1/_{20}$ der Weite der zugehörigen vorderen Ampulle betrug. Sie kann noch viel geringer gewesen sein, falls der perilymphatische Raum des Bogenganges nicht ganz

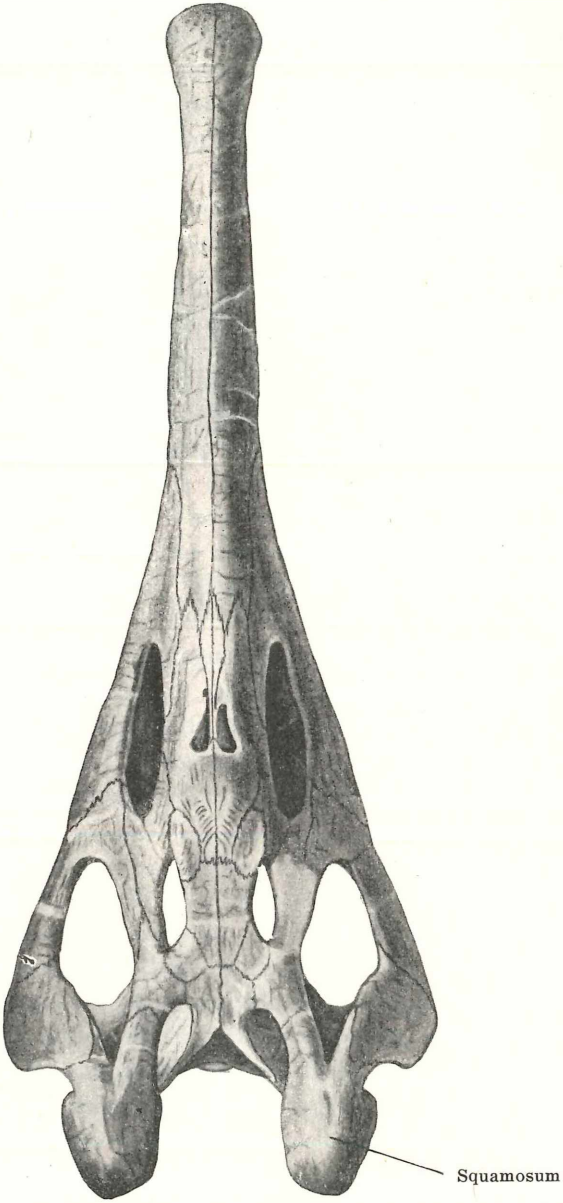


Abb. 2. Schädel von *Machaeroprosopus adamanensis* Camp, von oben gesehen. $\times$ $^1/_7$. Nach Camp, 1930, Taf. 1.

zurückgebildet war, dagegen kaum größer als $^1/_{20}$. Die Weite des hinteren vertikalen und des horizontalen knöchernen Bogenganges war nach den vorliegenden Abbildungen bei Parasuchiern die normale und ihre Ampulen lagen in nur sehr wenig erweiterten Hohlräumen. Es ist nicht möglich, mit Bestimmtheit aus dem Durchmesser dieser beiden knöchernen Bogengänge auf die Weite der darin liegenden häutigen Gänge zu schließen, da das Verhältnis beider recht verschieden ist, je nach der Art; nach WULF (1901, p. 72) ist der knöcherne Kanal bei einigen Arten von Wirbeltieren nur einmal so weit wie der häutige, bei anderen bis zu zwanzigmal so weit. Es wäre also möglich, daß bei *Machaeroprosopus* der horizontale und der hintere vertikale häutige Bogengang auch sehr eng waren, so daß auch bei diesen das Verhältnis der Weite zur Weite der zugehörigen Ampulle sehr niedrig gewesen sei; es wäre dann der perilymphatische Raum dieser Bogengänge sehr weit, während er beim vorderen vertikalen Bogengang so ziemlich gefehlt hätte. Es fehlt aber jede Veranlassung zu einer solchen Annahme; warum sollte beim vorderen vertikalen Bogengang der perilymphatische Raum sehr stark zurückgebildet, bei den anderen dagegen besonders weit sein? Wir müssen vielmehr nach dem Bau des knöchernen Labyrinthes als das weitaus wahrscheinlichere annnehmen, daß nur der vordere vertikale häutige Bogengang hier sehr eng geworden war und dadurch einen im Vergleich zur Weite seiner Ampulle sehr herabgesetzten Querdurchmesser besaß, während dieses Verhältnis bei den zwei anderen Bogengängen ungefähr das normale der Reptilien war. Bei rezenten Reptilien liegt das Verhältnis zwischen Weite des häutigen Bogenganges und seiner Ampulle zwischen $^1/_4$ und $^1/_6$ — und dieses Verhältnis mag auch ungefähr bei dem hinteren vertikalen und dem horizontalen Bogengang bei *Machaeroprosopus* bestanden haben. Für *Testudo* gibt übrigens WULF (1901) für den hinteren vertikalen Bogengang und Ampulle das Verhältnis 1 2,9 an, für den horizontalen 1 3,3. Es ist demnach kaum zweifelhaft, daß der vordere vertikale Bogengang bei *Machaeroprosopus* eine Sonderstellung einnahm, indem er im Verhältnis zur Weite seiner Ampulle eine erheblich unternormale Weite aufwies. Bei dem von CASE beschriebenen Labyrinth *(? Leptosuchus)* muß Ähnliches vorgelegen haben.

Die Frage ist nun: Was konnte dies beim lebenden Parasuchier für eine Bedeutung haben? WULF (1901, S. 69) ist

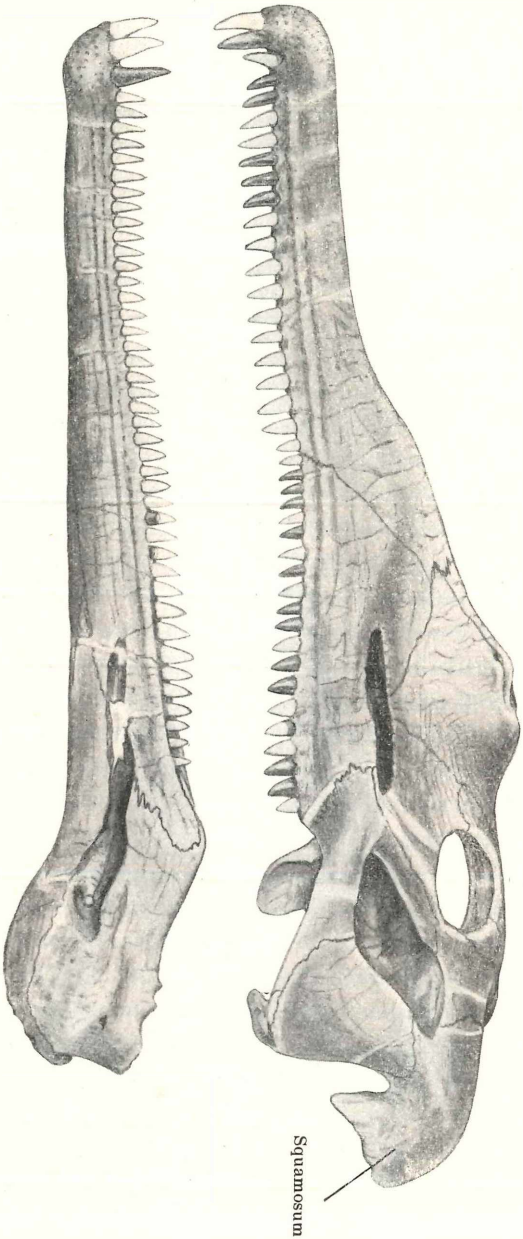


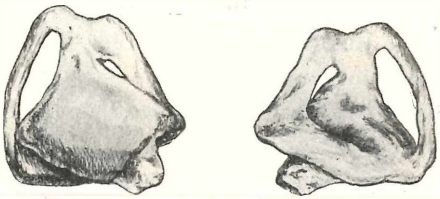
Abb. 3. Schädel von *Machaeroprosopus adamanensis* Camp, von links gesehen. $\times$ 1/7.
Nach Camp, 1930. Taf. 2, Fig. a.

seinerzeit nach einer genauen sich über verschiedene Klassen der Wirbeltiere erstreckenden, aber doch wohl an einem viel zu geringen Material durchgeführten Untersuchung zum Schluß gekommen, daß freilich das Verhalten einiger Dimensionen, vor allem der Weiten, bemerkenswert sei, fährt aber dann fort: „Aber doch zeigt das Bogengangsystem bei den verschiedenen Tierspecies keine so gleichartigen Dimensionen, daß wir deren Größe als besonders wichtig für die physiologische Akustik hinstellen könnten. Wir müssen vielmehr den Schluß ziehen, daß die Dimensionen des Bogengangsystems nicht von grundlegender Bedeutung für seine physiologische Akustik sind." — Statt „Akustik" müßte man hier natürlich „Funktion" lesen. Da aber die Bewegungen der Endolymphe in den Bogengängen für die Reizung der Cristae der Ampullen entscheidend sein dürften, so muß doch wohl die Weite eines Bogenganges, besonders im Verhältnis zur Weite der Ampulle, für die Stärke des Reizes von Bedeutung sein. Bei ROHRER und MASUDA (1926) heißt es denn auch S. 992: „Die Endolymphverschiebung erleidet durch die Querschnittvergrößerung in der Ampulle eine Abschwächung auf etwa $^1/_{10}$ der Größe im häutigen Bogengang. Die ampulläre Erweiterung hat für den Sinnesapparat die Bedeutung einer Schutzvorrichtung vor zu intensiver mechanischer Beanspruchung (BREUER, SCHILLING)." Hier ist wohl speziell auf die Dimensionen des menschlichen Labyrinthes Bezug genommen worden. SCHILLING's Arbeit datiert von 1922. Daß bei verschiedenen Tierarten, wie es WULF hervorgehoben hat, keine so gleichartigen Dimensionen gefunden werden, als nach seiner (WULF's) Ansicht vorausgesetzt werden müßte, falls diese Dimensionen wichtig seien, findet wohl darin seine Erklärung, daß die Tiere sich eben sehr verschieden bewegen und damit einerseits die Anforderungen, die an das Labyrinth gestellt werden, anderseits die Intensität der Endolymphstöße in den Bogengängen sehr verschieden sein müssen. Man braucht doch nur das Labyrinth eines Chamäleons, wo die Bewegungen des Kopfes und Körpers sehr langsame sind, mit dem Labyrinth von *Lacerta* oder *Iguana* zu vergleichen, um sich über das Vorhandensein eines Zusammenhanges klar zu werden.

Bei *Machaeroprosopus* haben wir nun in der auffallenden Verengerung des vorderen vertikalen Bogenganges gegenüber der anscheinend normal weiten zugehörigen Ampulle, im Sinne der Auffassung von BREUER und SCHILLING, eine besondere Schutzvorrich-

tung der Crista zu sehen. Dies aber muß seinen Grund haben und dieser kann nur im Auftreten äußerst heftiger Bewegungsstöße in der Endolymphe dieses Bogenganges liegen, die die Crista der Ampulle oder doch die Cupula derselben bedrohen könnten. Bewegungsstöße der Endolymphe müssen aber in sehr plötzlichen und schnellen Bewegungen des Tieres selbst ihre Ursache haben[1]).

Und so liegt die Frage vor, welche Bewegungen hier etwa als Erklärung angenommen werden könnten. Es kann sich bei diesen krokodilartig gebauten Tieren wohl gewiß nicht um Bewegungen der ganzen Tiere handeln, sondern nur um Kopfbewegungen. Nun



a b

Abb. 4. Ausguß des knöchernen Labyrinthes eines Parasuchiers *(?Leptosuchus)*. *a* Rechtes Labyrinth von innen, *b* dasselbe von außen. $\times$ 4/5. Nach Case, 1928. Fig. 7, 8.

unterrichtet der vordere vertikale Bogengang das Tier vorwiegend über Drehbewegungen des Kopfes nach vorne-unten zu; die Crista wird dabei dadurch gereizt, daß die Endolymphe von der Crista abfließt; ein Endolymphstrom auf die Cupula zu reizt zwar auch, aber in viel geringerem Maße. Letztere Stoßrichtung kommt hier deshalb nicht in Betracht, da bei Bewegungen des Kopfes von unten nach oben, die einen so gerichteten Endolymphstrom hervorrufen, diese Strömung auch im hinteren vertikalen Bogengang auftreten müßte und die Crista der hinteren Ampulle dabei unbedingt noch viel stärker gereizt werden würde. Eine Schutzvorrichtung gegen zu heftigen Endolymphstoß müßte dann also vor allem in einer Verengerung des hinteren vertikalen Bogenganges vorhanden sein; dieser zeigte aber, soweit aus dem knöchernen Labyrinth geschlossen werden kann, normale Verhältnisse! So wäre zunächst der Grund

[1]) Auch eine erhebliche Verengerung des perilymphatischen Raumes eines Bogenganges könnte eine Bedeutung haben; doch ist es wohl unwahrscheinlich, daß hierin die Hauptbedeutung der Anpassung bei Parasuchiern liegt.

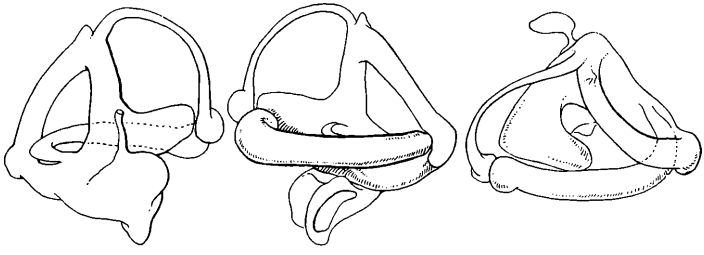
der Schutzvorrichtung in außergewöhnlich schnellen Kopfbewegungen von oben nach unten zu suchen. Aber es erscheint doch zweifelhaft, ob solche Bewegungen so plötzlich eine so große Geschwindigkeit erreichen könnten, daß ein für die Crista gefährlicher Endolymphstoß entstehen könnte. Trotz der besonders starken Ausbildung der Nackenmuskulatur scheint mir dies nicht wahrscheinlich. Auch war, so weit ersichtlich, die dorsale Nackenmuskulatur ganz besonders kräftig entwickelt, weniger die ventrale. Die dorsalen Muskeln aber heben den Kopf und die Tiere müssen denn auch imstande gewesen sein, den zunächst vielleicht etwas gesenkten Kopf plötzlich mit größter Wucht zu heben und dadurch mit der Schnauze sehr kräftige Schläge von unten nach oben durchzuführen. Trifft ein solcher Schlag einen Feind bzw. einen Artgenossen oder eine größere Beute, etwa einen Stegocephalen, so wird die Kopfbewegung ganz plötzlich zum Stehen gebracht und dann entsteht ein sehr heftiger Stoß der Endolymphe im vorderen vertikalen Bogengang von der Crista weg! Ein solcher Endolymphstoß müßte kräftiger, plötzlicher sein als jede Bewegung der Endolymphe am Anfang einer Kopfdrehung. Bei ihm könnte man schon annehmen, daß er die Cupula oder Crista gefährdete und daher eine Schutzvorrichtung verlangte, derart, wie sie offensichtlich vorhanden war.

Bei einer solchen Schlagrichtung müßte aber die Oberseite der Schnauze, die ja immer wieder mit großer Gewalt auf den Feind oder die Beute aufprallen würde, vielfachen Verletzungen ausgesetzt sein, die zu Callusbildungen führen könnten, neben solchen Callusbildungen und Verletzungen (auch Bißwunden, wie Abel betont hat), die dem Tiere von einem Feind zugefügt wurden. Die Unterseite des Kopfes, besonders der Unterkiefer, zeigt keine Verletzungen oder Callusbildungen, die ein Hinweis auf von oben nach unten durchgeführte Schläge sein könnten. Selbstverständlich werden im Kampfe auch solche Schläge ausgeteilt worden sein, aber die wuchtigsten und häufigsten Schläge scheinen nach dem Bau des Labyrinthes und des Hinterhauptes von oben nach unten durchgeführt worden zu sein.

Die schnellen, wuchtigen Bewegungen des Kopfes dieser großen Tiere (der Kopf ist oft zirka 1 m lang) in der vertikalen Ebene können sehr wohl mit der Erbeutung der Nahrung (größere Fische, Stegocephalen, Reptilien) in Zusammenhang gestanden sein, da diese Nahrung vielleicht ebensogut oder besser mittels eines kräfti-

gen Schlages mit der Schnauze erbeutet werden könnte als durch schnelles Zubeißen.

Diese Überlegungen über die Frage, welche Bewegungen des Tieres eine Erklärung für die auffallende geringe Weite des vorderen vertikalen Bogenganges geben könnten, können naturgemäß nicht zu gesicherten Ergebnissen führen. Wesentlich ist aber, daß wir, nach dem Bau des Hinterhauptes und nach den Schnauzenverletzungen und Callusbildungen zu urteilen, hier eine Reptilgruppe vor uns



a b c

Abb. 5. Versuch einer Rekonstruktion des häutigen Labyrinthes von *Machaeroprosopus*. Nach einem Plasticin-Modell, hergestellt nach knöchernen Teilen von vier Individuen. Linkes Labyrinth, *a* von innen, *b* von außen, *c* von oben. Das Modell geht von der Auffassung aus, daß das häutige Labyrinth die Hohlräume ganz ausgefüllt hat, vernachlässigt daher die perilymphatischen Räume und ist nicht ganz richtig. $\times$ 3/5. Nach Camp. 1930. Textfig. 45.

haben, die sehr wuchtige Schläge mit der Schnauze austeilen konnte — und daß daneben der vordere vertikale Bogengang so auffallend verengt ist, daß der Gedanke einer Schutzvorrichtung gegen zu starken Endolymphstoß naheliegt, wie er mit solchen Kopfbewegungen verknüpft sein könnte. Es schien interessant zu versuchen, dabei eine Beziehung zu einer bestimmten Schlagführung zu finden. Die Hauptbedeutung der beschriebenen Verhältnisse liegt darin, daß hier Beziehungen zwischen Weite eines Bogenganges und Lebensgewohnheiten einer Tiergruppe vorliegen dürften — und daß solche besondere Fälle es uns ermöglichen, die Beantwortung der Frage in Angriff zu nehmen nach der funktionellen Bedeutung von Weite und Länge der Bogengänge der Wirbeltiere überhaupt, und was daraus wieder für die Bewegungen ausgestorbener Tiere geschlossen werden kann.

Literatur.

ABEL, O., 1922. Die Schnauzenverletzungen der Parasuchier und ihre biologische Bedeutung. Palaeont. Ztschr., Vol. 5.

CAMP, CH. L., 1930. A Study of the Phytosaurs. Mem. Univ. of California, Vol. 10.

CASE, E. C., 1928. An endocranial cast of a Phytosaur. Journ. Compar. Neurol., Vol. 45.

— 1929. Description of the Skull of a new form of Phytosaur. Memoirs Univ. of Michigan Museums, Palaeontology, Vol. 2.

ROHRER und MASUDA, 1926. Physik des Bogengangs- und Statolithenapparates. Handb. d. normalen und pathologischen Physiologie, Vol. 11.

SCHILLING, R., 1923. Über die Strömung der Endolymphe im Vestibularapparat. Arch. Ohren-, Nasen-, Kehlkopfheilkunde, Vol. 110.

WULF, 1901. Über die Dimensionen der Bogengänge bei den Wirbeltieren. Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Palaeobiologica

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: 6

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

Artikel/Article: Über die Beziehungen der Bogengänge zu den Kopfbewegungen beim Parasuchier machaeroprosopus. 401-411