37

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

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
JUN 16 1986
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 113	7 S.	Stuttgart, 31.12.1985

Ein *Steneosaurus* (Crocodylia, Mesosuchia) mit regeneriertem Schwanzende aus dem Lias Epsilon (Toarcium) von Schwaben

A *Steneosaurus* (Crocodylia, Mesosuchia) with regenerated tail from the Toarcian of Swabia

Von E. Buffetaut, Paris

Mit 2 Tafeln und 1 Abbildung

Abstract

Description of a specimen of *Steneosaurus bollensis* (Jaeger) from the Upper Liassic (Toarcian) of Ohmden (Baden-Württemberg), which exhibits an amputation of the tip of the tail. This amputation was followed by the formation of a cartilaginous regenerated tip. Very similar cases of regeneration of the tip of the tail have been described in living crocodilians.

Résumé

Description d'un spécimen de *Steneosaurus bollensis* (Jaeger) du Lias supérieur (Toarcien) d'Ohmden (Baden-Württemberg), qui montre une amputation de l'extrémité de la queue. Cette amputation fut suivie de la formation d'une extrémité régénérée cartilagineuse. Des cas tout à fait similaires de régénération de l'extrémité de la queue ont été décrits chez des Crocodiliens actuels.

Zusammenfassung

Ein Exemplar von *Steneosaurus bollensis* (Jaeger) aus dem Lias Epsilon (Toarcium) von Ohmden (Baden-Württemberg), das eine Amputation des Schwanzendes zeigt, wird beschrieben. Der Amputation folgte die Bildung eines knorpeligen Regenerates. Ganz ähnliche Fälle von Regeneration des Schwanzendes sind bei rezenten Krokodiliern bekannt geworden.

Einleitung

Steneosaurus (mehrfach in der älteren Literatur als *Mystriosaurus* bezeichnet) ist die häufigste Krokodilier-Gattung im Posidonienschiefer (Lias Epsion, Toarcium) von Schwaben, und viele gut erhaltene Skelette sind seit dem 18. Jahrhundert in der Umgebung von Holzmaden gefunden worden. Die Art *Steneosaurus bollensis* (Jaeger 1828) kann

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

nach der umfassenden Revision von WESTPHAL (1962) als gut bekannt gelten. Daher würde die Entdeckung eines zusätzlichen Skelettes im Posidonienschiefer von Schwaben kaum eine besondere Veröffentlichung rechtfertigen. Das hier beschriebene Exemplar zeigt jedoch eine durch Regeneration verheilte Verletzung des Schwanzendes, wie sie bisher bei fossilen Krokodiliern noch nicht beschrieben worden ist. Dieser Befund erlaubt Vergleiche mit Regenerationsvorgängen bei rezenten Krokodiliern.

Dank

Ich danke Herrn Dr. Rupert Wild (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart) für das freundliche Entgegenkommen, dieses *Steneosaurus*-Exemplar studieren zu können. Ich bin auch Herrn Dr. Michel Martin für seine Hilfe dankbar. Die Photographie fertigte H. Lumpe, Stuttgart. Diese Arbeit wurde durch ein Stipendium des Deutschen Akademischen Austauschdienstes ermöglicht.

Erhaltungszustand und kurze Beschreibung

Das Skelett stammt aus dem Schwarzjura ε II, 12, und zwar aus dem Übergangsbereich zu ε II, 11 (Toarcium). Es wurde im Schieferbruch von J. Fischer im Staatswald Ohmden gefunden und ist in der paläontologischen Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart unter der Nummer 51555 aufbewahrt. Das Stück liegt, wie üblich, leicht gekrümmt auf einer Schieferplatte und ist in Dorsalansicht sichtbar, obwohl der größte Teil der Wirbelsäule auf der rechten Seite liegt (Taf. 1). Das Skelett ist nahezu vollkommen im Verband erhalten. Seine größte Länge beträgt 307 cm. Einige Teile, wie z.B. das linke Vorderbein bzw. Elemente des Dorsalpanzers, sind vor der Einbettung etwas zerlegt worden.

Ein Mageninhalt, der vielleicht aus Knochen eines großen Fisches besteht, ist in der Bauchgegend vorhanden. Zwei Gerölle in der Nähe des linken Femur sind sehr wahrscheinlich Magensteine.

Auch unverknöcherte Skelettelemente sind erhalten: In der Halsgegend liegen 17 Ringe der Luftröhre. Solche Tracheal-Ringe sind bei liassischen Krokodilierfunden aus dem Posidonienschiefer Schwabens von WESTPHAL (1962) mehrmals erwähnt worden.

Alle Merkmale und Proportionen des Schädels und des postcranialen Skelettes stimmen bei dem Fund mit denjenigen überein, die von WESTPHAL (1962) in seiner Revision für die Art *Steneosaurus bollensis* (JAEGER, 1828) angegeben wurden. Die Gestalt des Schädels, die Länge der Schnauze, die Verhältnisse der Augenhöhlen und der Supratemporalöffnungen sowie die Merkmale des Panzers sind für diese Art charakteristisch.

Das regenerierte Schwanzende

Der Schwanz des vorliegenden Exemplares von *Steneosaurus bollensis* erscheint auffallend kurz: normalerweise findet man nach WESTPHAL (1962) bei dieser Art fast 50 Schwanzwirbel (größte beobachtete Zahl: 48). Bei vorliegendem Skelett sind nur 27 Schwanzwirbel vorhanden. Offenbar fehlt ein großer Teil des Schwanzendes. Daß dies nicht ein Ergebnis des Fossilisationsvorganges ist, sondern die Folge einer vor dem Tode des Tieres eingetretenen Verletzung, wird durch die besondere Ausbildung des verstümmelten Schwanzendes angezeigt.

Die Morphologie des letzten Schwanzwirbels ist ganz abnorm. Hinter der Neurapophyse ist der Wirbelkörper länger (16 mm statt ungefähr 5 mm) und höher (22 mm statt

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

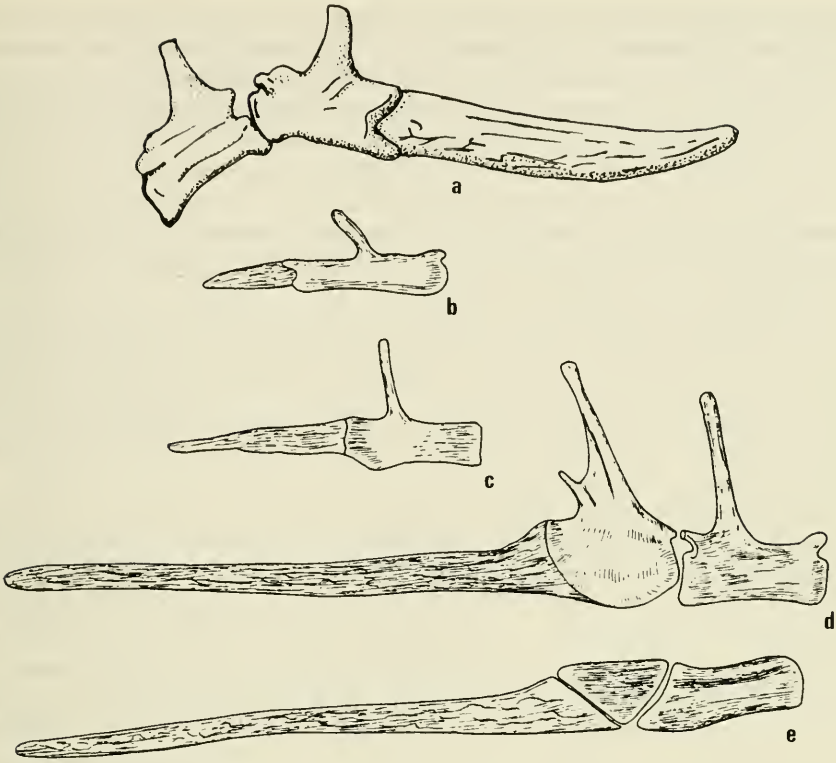


Abb. 1. Regeneration des Schwanzendes bei fossilen und rezenten Krokodiliern: letzte vorhandene Schwanzwirbel mit knorpeligen Regeneraten.
a: *Steneosaurus bollensis* (JAEGER), Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Nr. 51555, Länge des Regenerates: 123 mm.
b, c: *Caiman crocodilus*, nach KÄLIN (1937).
d, e: *Melanosuchus niger*, nach KÄLIN (1937).

15 mm) als bei den übrigen hinteren Schwanzwirbeln dieses Exemplares. Er ist stark deformiert, weist ein stark konkav eingetieftes hinteres Ende auf, das von einem V-förmigen, nach hinten offenen Wulst umrandet ist. In die so gebildete Vertiefung greift ein längliches, spitz endendes Gebilde ein, das 123 mm lang ist und eine größte Höhe von 19 mm erreicht. Die schwarz-bräunliche Substanz dieses Gebildes weist keine deutlich erkennbare innere Struktur auf; äußerlich sind nur einige unregelmäßige Längsstreifen feststellbar. Sicher handelt es sich hierbei nicht um Knochen; das Aussehen dieses Gebildes erinnert an die oben erwähnten Luftröhrenringe. Es besteht höchstwahrscheinlich aus einer knorpeligen Substanz.

Ganz ähnliche Bildungen sind von KÄLIN (1937) an regenerierten Schwanzenden bei rezenten Krokodiliern beschrieben worden. Bei einem Exemplar von *Caiman crocodilus* beschrieb KÄLIN (1937, S. 344) das Regenerat am letzten vorhandenen Schwanzwirbel „als eine stellenweise etwas verkalkte Bildung von Faserknorpel, die gegen das freie Ende konisch ausläuft". Solche Gebilde können eine beträchtliche Länge erreichen (215 mm bei einem von KÄLIN beschriebenen Exemplar von *Melanosuchus niger*). Der letzte vorhande-

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

ne Schwanzwirbel scheint immer deformiert zu sein, wie auch bei dem vorliegenden Exemplar von *Steneosaurus*. Nach KÄLIN (1937, S. 344) wurden die von ihm untersuchten Wirbel wahrscheinlich „nach erfolgtem Trauma pathogen deformiert".

Der Vergleich mit den rezenten, von KÄLIN beschriebenen und abgebildeten Beispielen (Abb. 1) zeigt, daß Regenerationsvorgänge bei dem Mesosuchier *Steneosaurus* denjenigen moderner Eusuchier sehr ähnlich waren. Bei den Krokodiliern gibt es keine echte Autotomie des Schwanzes, wie sie von Eidechsen bekannt ist, d.h., die Krokodilier besitzen keine autotomierbaren Wirbel, die im Falle von Gefahr einen leichteren Bruch des Schwanzes ermöglichen. Deshalb sind Frakturen mit Verlust des Schwanzendes bei Krokodiliern immer wirkliche traumatische Amputationen.

In der paläopathologischen Literatur tritt nach TASNÁDI-KUBACSKA (1962, S. 163) „die Fraktur der Schwanzwirbel ziemlich häufig auf". Amputation und folgende partielle Regeneration des Schwanzendes sind aber in den klassischen Handbüchern der Paläopathologie (MOODIE, 1923; PALES, 1930; TASNÁDI-KUBACSKA, 1962) nicht erwähnt. Der beschriebene Fall scheint demnach der erste dieser Art zu sein, der von einem fossilen Wirbeltier bekannt gemacht wird.

Verletzungen des Schwanzes sind bei heutigen Krokodiliern häufig. COTT (1961) hat die Verletzungen bei Populationen von *Crocodylus niloticus* aus 7 Gebieten in Ostafrika untersucht: 70,1% der Verletzungen waren Schwanzverletzungen. Amputationen des Schwanzendes waren nicht selten. In einem Fall notiert COTT (1961, S. 308): "distal half of tail missing; wound healed with regenerated cornification". Nach diesem Autor könnte Kannibalismus die Ursache von vielen Schwanzverletzungen sein (z.B. wurde der Schwanz eines Krokodils im Magen eines anderen Individuums gefunden: COTT, 1961, S. 296). Es ist bekannt, daß junge Krokodile oft von Erwachsenen derselben Art gefressen werden (VILLIERS, 1958; COTT, 1961). Doch können auch Verletzungen durch andere räuberische Tiere nicht ausgeschlossen werden.

Eine andere mögliche Ursache für die Amputation des Schwanzendes ist der Kampf zwischen Männchen derselben Art. Solche Kommentkämpfe sind bei rezenten Krokodiliern weit verbreitet. Verletzungen am Kiefer verschiedener fossiler Krokodilier wurden deshalb als Folge intraspezifischer Kämpfe männlicher Tiere gedeutet (BUFFETAUT, 1983).

Bei vorliegendem Exemplar ist es natürlich sehr schwierig, Angaben über die Ursache der Amputation des Schwanzendes zu machen. Auch ist es kaum möglich, festzustellen, zu welchem Zeitpunkt im Leben dieses *Steneosaurus*-Exemplares die Verletzung stattgefunden hat. Sicher ist nur, daß das verletzte Tier die Amputation überlebt hat. Die Verheilung der Wunde und die Regeneration des amputierten Schwanzes durch Bildung eines ziemlich langen, knorpeligen Regenerates müssen längere Zeit beansprucht haben. Wie lange allerdings, kann nicht mehr festgestellt werden, da Daten über die Dauer des Regenerationsvorganges bei rezenten Krokodiliern fehlen.

Die Amputation des Schwanzendes führte bei dem untersuchten *Steneosaurus* nicht zum Tode. Doch scheint eine solche Verletzung für das Tier einen beträchtlichen Nachteil gehabt zu haben. Denn bei allen schwimmenden Krokodiliern spielt der Schwanz bei der Lokomotion eine große Rolle. Nach KREBS (1962, 1967) deutet die Lage der Zygapophysen der mittleren Schwanzwirbel von *Steneosaurus* darauf hin, daß die Wirbelsäule in diesem Abschnitt in lateraler Richtung nur wenig beweglich war; hauptsächlich erfolgten dorsoventrale Biegungen. Dem Schwanzende kam beim Schwimmen jedoch erhöhte Bedeutung zu, denn „beim horizontalen Schwimmen dürfte das Schwanzende durch rasche seitliche Ausschläge das Tier vorgetrieben haben" (KREBS, 1962, S. 21). Verglichen mit Exemplaren, die einen vollständig erhaltenen Schwanz besitzen, macht beim vorlie-

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

genden Skelett der verlorene Schwanzteil fast ein Drittel der Gesamtlänge des Schwanzes aus. Der Schwanz war also in seiner Länge stark verkürzt; der Längenverlust wurde durch Regeneration nur sehr unvollkommen kompensiert. Deshalb ist anzunehmen, daß die lokomotorischen Leistungen des Tieres stark vermindert waren.

Literatur

BUFFETAUT, E. (1983): Wounds on the jaw of an Eocene mesosuchian crocodilian as possible evidence for the antiquity of crocodilian intraspecific fighting behaviour. – Paläont. Z., **57**, 1/2: 143—145; Stuttgart.

COTT, H. B. (1961): Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. – Trans. zool. Soc. London, **29**, 4: 211—356; London.

KÄLIN, J. A. (1937): Über Skeletanomalien bei Crocodiliden. — Z. Morph. Ökol. Tiere, **32**: 327—347; Berlin.

KREBS, B. (1962): Ein *Steneosaurus*-Rest aus dem Oberen Jura von Dielsdorf, Kt. Zürich, Schweiz. — Schweiz. Paläont. Abh., **79**: 1—28; Basel.

— (1967): Zwei Steneosaurus-Wirbel aus den Birmensdorfer Schichten (Ober-Oxford) vom „Weissen Graben" bei Möntal (Kt. Aargau). — Eclog. geol. Helv., **60**/2: 689–695; Basel.

MOODIE, R. L. (1923): Paleopathology. 567 S.; Urbana (University of Illinois Press).

PALES, L. (1930): Paléopathologie et pathologie comparative. 352 S.; Paris (Masson).

TASNÁDI-KUBACSKA, A. (1962): Paläopathologie. Pathologie der vorzeitlichen Tiere. 269 S.; Jena (VEB Gustav Fischer Verlag).

VILLIERS, A. (1958): Tortues et crocodiles de l'Afrique noire francaise. — Inst. Fr. Afrique noire, Initiations africaines, **15**: 354 S.; Dakar.

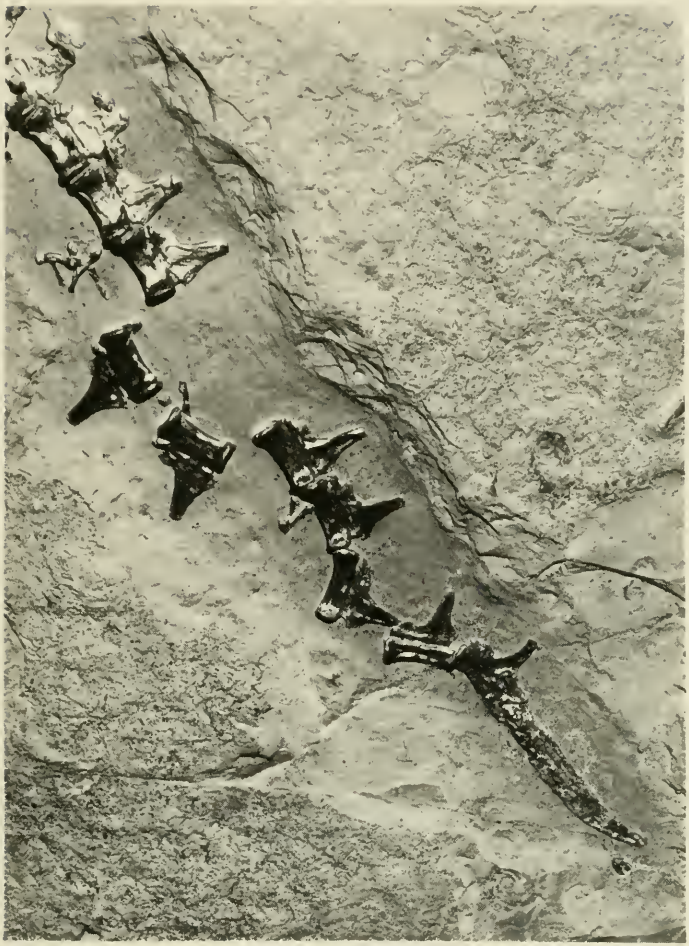
WESTPHAL, F. (1962): Die Krokodilier des deutschen und englischen oberen Lias. — Palaeontographica, A, **118**: 23—118; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. ERIC BUFFETAUT, U. A. 720 du C.N.R.S., Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, 4 place Jussieu, F-75230 Paris Cedex 05, Frankreich.

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

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



Tafel 2

Steneosaurus bollensis, SMNS Inv.-Nr. 51555. Letzte vorhandene Schwanzwirbel, mit regeneriertem knorpeligem Schwanzende. Länge des Regenerates: 123 mm.
Foto: H. LUMPE.

Tafel 1

Steneosaurus bollensis (JAEGER), Skelett mit regeneriertem Schwanzende (rechts).
Lias Epsilon, Ohmden (Baden-Württemberg).
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Inv.-Nr. 51555.
Länge des Skeletts: 307 cm.
Foto: H. LUMPE.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B [Paläontologie]

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: 113_B

Autor(en)/Author(s): Buffetaut Eric

Artikel/Article: ein Steneosaurus (Crocodylia, Mesosuchia) mit regeneriertem Schwanzende aus dem Lias Epsilon (Toarcium) von Schwaben 1-7