Studie zur biologischen Anatomie der Gattung Plateosaurus.

Von **Hanns Müller-Stoll**, Jena.

Mit 8 Abbildungen.

Bei der Aufstellung eines fossilen Wirbeltierskelettes darf man nicht darauf verfallen, dem schaulustigen Museumspublikum um jeden Preis eine Sensation zu bieten und die Knochen zu imposanten und schreckenerregenden Gestalten aufbauen; denn die Aufstellung eines solchen Skelettes soll der Ausdruck der tiefsten Erkenntnis von der Lebensweise des Tieres sein. Die Lebensäußerung aber, die in der Aufstellung eines Skelettes allein zum Ausdruck gebracht werden kann, ist lediglich die Art und die Form der Bewegung. Um diese zu erkennen, ist es vor allen Dingen notwendig, genau nachzuprüfen, ob in der Fundlage, d. h. in der Lage, die das Skelett im Gestein einnimmt, noch irgend eine Phase der Bewegung zu erkennen ist. Ist dies der Fall, so ist noch zu erwägen, inwieweit postmortale Einflüsse die Lage des Tieres verändert haben können. Dann ist natürlich eine anatomische Untersuchung der Skelettelemente erforderlich. Schließlich ist es auch noch ungeheuer wichtig, wenn irgend möglich, rezentes Vergleichsmaterial in die Betrachtung einzubeziehen; denn wenn über Einzelheiten Streitfragen entstehen, können diese nur durch den Vergleich mit lebenden Tieren eine eindeutige Lösung erhalten.

Im folgenden soll nun versucht werden, nach diesen Gesichtspunkten die Aufstellung einiger Saurischier aus der Gattung Plateosaurus im Geologischen Institut der Universität Tübingen durch Fr. v. Huene und in den Württembergischen Naturaliensammlungen in Stuttgart durch E. Fraas einer kritischen Betrachtung zu unterziehen.

Die hier aufgestellten Tiere wurden im sogenannten Knollenmergel, einer Abteilung des mittleren Keupers, gefunden. Die beiden in Tübingen befindlichen Exemplare von Plateosaurus quenstedti v. H., sowie der in Stuttgart aufgestellte Plateosaurus fraasianus v. H. (früher P. trossingensis E. Fr.)

stammen von der sogenannten „Rutschete" bei der oberen Mühle von Trossingen in Württemberg. Das Exemplar von Plateosaurus (Sellosaurus) gracilis v. H., das im folgenden ebenfalls erwähnt werden wird, stammt aus Pfaffenhofen und befindet sich heute auch in Stuttgart.

Die erste Abbildung zeigt schematisch die Fundlage der Plateosaurierskelette, die in Trossingen ausgegraben wurden. Hals und Schwanz sind stark gekrümmt, so daß der Kopf in die Nähe der Schwanzspitze zu liegen kommt. Das Becken liegt auf der linken Seite. Ischium und Pubis überlagern sich dachziegelartig. Das rechte Bein befindet sich rechts der Wirbelsäule. Der Oberschenkel steht senkrecht vom Körper ab; der Unterschenkel ist stark abgewinkelt, und der Fuß liegt diesem parallel nach außen. Das linke Bein liegt auf der linken Seite des Körpers. Der Oberschenkel steht parallel der Wirbelsäule nach vorn. Unterschenkel und Fuß bilden dazu einen steilen Winkel nach außen. Die Schulterblätter liegen in der beim Becken beschriebenen Weise ebenfalls auf der linken Seite. Die Vorderextremitäten sind gespreizt oder parallel und befinden sich auch auf der rechten Körperseite. Der Hinterleib steckt immer tiefer im Gestein als der Vorderkörper und der Hals.

Eine ausgedehnte Grabung, die die Württembergische Naturaliensammlung 1932 an dem Fundort ausführte, zeigte, daß die oben beschriebene Lage der Skelette im Gestein nicht eine einmalige und zufällige ist, sondern prinzipiell immer dieselbe bleibt. Seemann (1933) untersuchte diese eigenartigen Ablagerungs- und Einbettungsverhältnisse und kam zu folgenden Ergebnissen.

Die fossilführenden Mergel sind die Absätze eines in einem sonst trockenen Gebiet, durch lange Zeit hindurch nicht versiegenden Sees. Die Plateosaurier gingen hier zur Tränke und sind dabei aus Unvorsichtigkeit oder durch nachdrängende Tiere in tieferes Wasser geraten und sanken in dem weichen Schlick, der den Boden des Sees bildete, ein. Sie versuchten nun aus dem zähen Schlamm heraus zu kommen, wobei der Hinterleib immer tiefer einsank. Die Befreiungsversuche waren vergeblich und die Tiere fielen schließlich erschöpft um. Der Tod wurde durch die im See offenbar vorhandenen lebensfeindlichen Verhältnisse beschleunigt.

Da, wie aus der Fundlage hervorgeht, der schwere Hinterleib zuerst und am tiefsten in den zähen Untergrund einsank, verloren

die Hinterextremitäten sofort ihre Bewegungsfreiheit. Es ist daher ganz erklärlich, wenn in der Stellung der Beine eine Bewegungsphase fixiert ist.

Auf Abbildung 2 sind schematisch die vier Phasen des Kriech-Schreitens für die Hinterextremitäten dargestellt, wie es von allen lebenden bodenbewohnenden Echsen bekannt ist.

Phase a:	Rechtes Bein ist in Schubstellung.
	Linkes Bein ist in Anfangsstellung.
Bewegung:	Rechtes Bein schiebt den Körper nach vorn rechts.
	Linkes Bein wird in Schubstellung gedreht.
Phase b:	Rechtes Bein ist in Endstellung.
	Linkes Bein ist in Schubstellung.
Bewegung:	Rechtes Bein wird in Anfangsstellung gebracht.
Phase c:	Rechtes Bein ist in Anfangsstellung.
	Linkes Bein ist in Schubstellung.
Bewegung:	Linkes Bein schiebt den Körper nach vorn links.
	Rechtes Bein wird in Schubstellung gedreht.
Phase d:	Rechtes Bein ist in Schubstellung.
	Linkes Bein ist in Endstellung.
Bewegung:	Linkes Bein wird in Anfangsstellung gebracht.

Es steht wohl außer Frage, daß die bei der Fundlage (Abbildung 1) beschriebene Stellung der Beine genau der Phase a (Abbildung 2) entspricht, und es dürfte daraus mit Recht der Schluß gezogen werden, daß die Tiere in der oben beschriebenen Weise in den See krochen oder gedrängt wurden. Für die Plateosaurier käme demnach als normale Gangart nur ein mehr oder weniger langsames Kriech-Schreiten auf vier Beinen in Frage.

In der Fundlage der Vorderextremitäten (Abbildung 1) ist im Gegensatz zu den Beinen keine Phase der normalen Gangart fixiert; denn wenn dies der Fall wäre, müßten die Arme auf verschiedenen Seiten der Wirbelsäule sein und der Oberarm und Unterarm würden aufeinander oder nahe parallel beieinander liegen, da bei normaler Bewegungsart die Vorderextremitäten im Ellbogengelenk ziemlich gebeugt und Unterarm und Hand mehr oder weniger stark einwärts gedreht sind. Um aber in diese Einbettungslage zu kommen, war es notwendig, daß die Arme ganz ausgestreckt waren, als das Tier umsank. Dies ist auch gut erklärlich, wenn man sich vorstellt, daß die Saurier beim Einsinken in den Schlamm den Kopf möglichst lange aus dem Wasser zu

Abb. 1

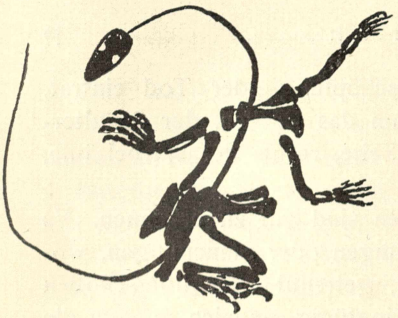


Abb. 2

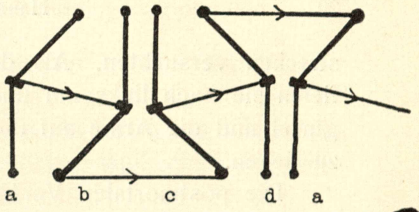


Abb. 3

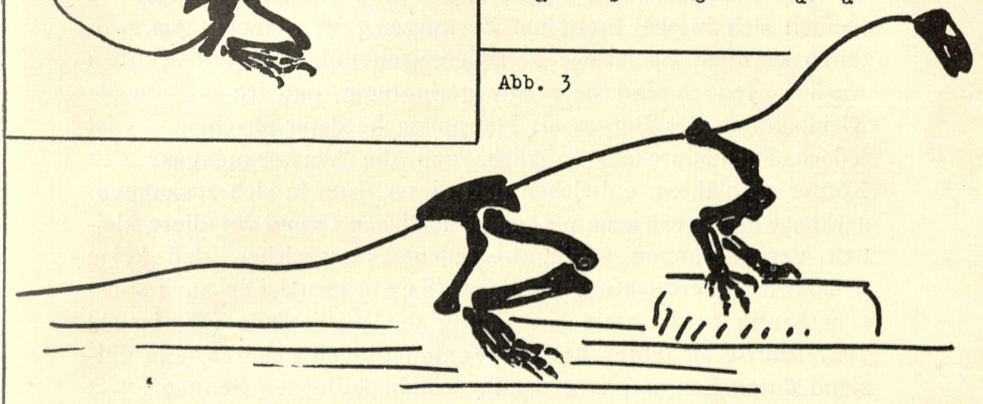


Abb. 5

Abb. 4

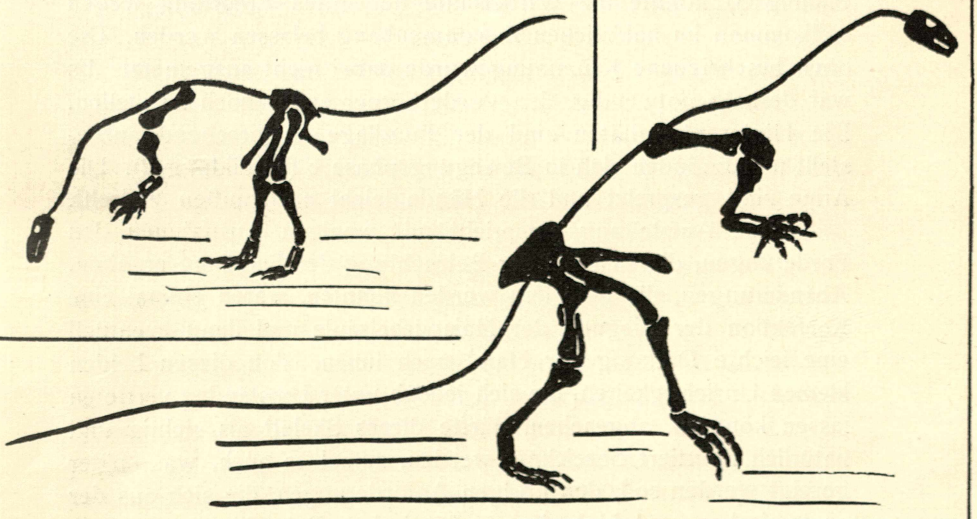


Abb. 6

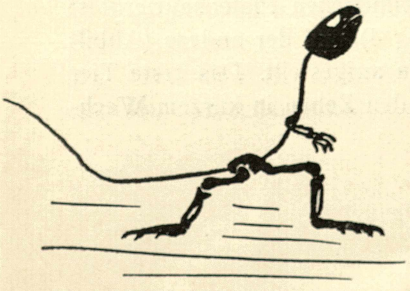
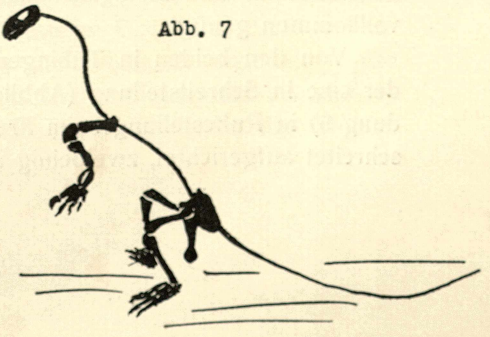


Abb. 7



strecken versuchten. Als dann Erschöpfung oder Tod eintrat, fielen sie nach links um und so kam das Becken, der Schultergürtel und die Arme auf die linke Seite, rechts der Wirbelsäule, zu liegen.

Die postmortalen Veränderungen sind gut zu erkennen. Es handelt sich hierbei meist um Zerrungen oder Stauchungen, wodurch einzelne Skeletteile zerrissen, getrennt oder überschoben wurden. Jedoch sind sie relativ geringfügig, und ich möchte die Kleintektonik des Berges als Hauptursache dafür ansehen. Es ist jedoch auch durchaus möglich, daß die Verwesungsgase den Körper aufblähten, entwichen und dieser dann in sich zusammensackte, was Seemann als hauptsächlichen Grund für diese kleinen Veränderungen annimmt. Jedenfalls ist sicher, daß keine postmortale Verfrachtung stattfand (Seemann). Die auch sonst sehr häufig beobachtete Krümmung der Wirbelsäule (Weigelt 1927) dürfte zu dieser Art der Veränderungen gehören. Sie entstand durch Schrumpfung der ihr entlanglaufenden Sehnen.

Bei der Aufstellung des Stuttgarter Plateosaurierskelettes (Abbildung 3) konnte die Wirbelsäule der guten Erhaltung wegen vollkommen im natürlichen Zusammenhang belassen werden. Die oben beschriebene Krümmung wurde dabei nicht ausgemerzt. Es war deshalb notwendig, den Vorderkörper etwas hoch zu stellen. Die Hinterextremitäten sind der Fundlage entsprechend aufgestellt und befinden sich in Bewegungsphase c (Abbildung 2). Die Arme sind gespreizt und die Hände leicht nach außen gedreht.

Diese Aufstellung entspricht mit wenigen Ausnahmen den Forderungen, die sich bei der Betrachtung der Fundlage ergaben. Abänderungen, die getroffen werden könnten, wären einmal eine Korrektion der Biegung der Halswirbelsäule und dann eventuell eine leichte Drehung der Hand nach innen. Von diesen beiden kleinen Unrichtigkeiten, die sich jedoch unter Umständen vertreten lassen könnten, abgesehen, dürfte dieses Skelett als richtig und natürlich montiert bezeichnet werden, zumal es auch, was später gezeigt werden soll, den übrigen Anforderungen, die sich aus der anatomischen und biologisch-anatomischen Betrachtung ergeben, vollkommen genügt.

Von den beiden in Tübingen befindlichen Plateosauriern ist der eine in Schreitstellung (Abbildung 4) und der andere (Abbildung 5) in Ruhestellung beim Fressen aufgestellt. Das erste Tier schreitet aufgerichtet, zweibeinig auf den Zehen in kurzem Wech-

seltritt. Die Hinterextremitäten sind senkrecht unter den Körper gestellt. Die Wirbelsäule ragt vom Becken an mäßig steil in die Höhe und der Schwanz geht aus einer sanften Biegung allmählich in eine Gerade über. Die Vorderextremitäten sind leicht abgewinkelt und die Hände stehen nach innen.

Das zweite (Abbildung 5) ist dementsprechend beim Fressen dargestellt. Die Stellung der Beine ist annähernd dieselbe. Der Körper im ganzen ist im Becken nach vorn gekippt und der Hals strebt in scharfem Bogen der Erde zu, so daß die Schnauzenspitze den Boden erreicht. Die Arme sind ähnlich dem ersten Exemplar angebracht.

Es ist ganz klar zu erkennen, daß die Grundvorstellung einer digitigraden Bipedie die ganze Aufstellung beherrscht (v. Huene).

Im folgenden soll nun im einzelnen untersucht werden, inwieweit diese Anschauungen zu recht bestehen.

Zunächst wäre nachzuprüfen, wie im speziellen Fall die anatomischen Merkmale für eine ausschließliche digitigrade Bipedie sein müßten.

Das auffälligste Kennzeichen des Fußes bei digitigraden oder bipeden Tieren ist die Verlängerung des Hebelarmes für den Ansatz der Achillessehne. Dies geschieht entweder durch die Ausbildung eines Sprunggelenkes oder durch Verlängerung und Verschmelzung der Metatarsien. Das erste findet durch Vergrößerung von Astragalus und Calcaneus statt und führt zur Herausbildung einer Ferse, oder Astragalus und Calcaneus werden verlängert (Rana, Chirogaleus) bzw. Calcaneus und Naviculare (Tarsius, Microcebus, Galago). Die Verlängerung und Verschmelzung der Metatarsien, wie es bei den Vögeln (Cursores!) zu finden ist, tritt bei den Paar- und Unpaarzehern zusammen mit der Ausbildung eines Sprunggelenkes auf (zu dieser Art des Beinbaues gehören auch Macropus und Dipus, die sich zeitweise in kurzem bipeden Gleichtritt fortbewegen). Bei Tieren, die durch ihr großes Körpergewicht gezwungen werden, auf der Fußspitze zu gehen, tritt eine Verkürzung und Verdickung sämtlicher Fußknochen ein (Elephas).

Neben den oben beschriebenen Merkmalen ist ein weiteres das senkrecht unter den Körper gestellte Bein. Dazu ist aber unbedingt erforderlich, daß einmal der proximale Gelenkkopf des Femurs seitlich auf einem Hals aufsitzt, und dann das Vorhandensein eines Großen Trochanters als Ansatzfläche für die Glutäen und den Musculus piriformis.

Da von den genannten Merkmalen bei den Plateosauriern keines zu finden ist, dürfte eine ausgesprochene digitigrade Bipedie für diese Tiere abzulehnen sein.

Schließlich könnte das Vorhandensein von Abdominalrippen bei Plateosaurus noch gegen eine dauernde Aufrichtung sprechen; denn diese Erscheinung dürfte primär als Schutz der Eingeweide beim Kriechen auf dem Bauch entstanden sein.

Es könnten nun aber doch Zweifel entstehen, ob das bei der obigen Betrachtung für richtig befundene Schreit-Kriechen die einzige Fortbewegungsmöglichkeit der Plateosaurier war; denn das Verhältnis der Arme zu den Beinen ist ungefähr wie 1 zu 2. Angesichts dieser Tatsache ist man sehr leicht geneigt, doch an Macropus oder ähnliche Tiere zu denken. Ein Vergleich mit diesem Tier ist aber, wie oben dargelegt, wegen des ganz andersartigen Baues der Hinterextremitäten nicht statthaft. Unter den heute lebenden Reptilien jedoch gibt es einige Arten, die ähnliche Gliedmaßenproportionen aufweisen. Sie bewegen sich im allgemeinen vierbeinig und richten sich bisweilen auf, um eine kurze Strecke zweibeinig zurückzulegen. Beim Schreiten ist der Fuß mit der ganzen Fläche aufgesetzt. Ich möchte deshalb diese Bewegungsform als plantigrade Semibipedie bezeichnen.

Von den genannten Tieren sind vier ausgewählt worden, die mit Plateosaurus verglichen werden sollen. Es sind aus der Familie der Agamidae:

1. Amphibolurus barbatus Cuv.
2. Physignatus lesueuri Gray.
3. Chlamydosaurus kingi Gray.

Familie der Iguanidae:

4. Basiliscus vittatus Wgm.

Zunächst soll der Lebensraum und die beobachtete Bewegungsform dieser Tiere beschrieben werden.

Amphibolurus barbatus kommt nur in Australien vor und ist dort weit verbreitet. Er ist sehr wärmebedürftig und lebt in dürrem steinigen Gelände. Im allgemeinen läuft er mehr oder weniger schnell vierbeinig und soll auch kurze Sprünge nach Art der Frösche ausführen können. Bisweilen geht er auch auf den Hinterbeinen allein, und zwar so, daß die Oberschenkel nach auswärts und wenig schräg nach unten gerichtet sind. Die Füße sind dabei mit der ganzen Fläche aufgesetzt und ebenfalls nach außen gerichtet. Die hier beschriebene Beinhaltung beim bipeden Lauf

ist bei allen anderen Tieren dieser Bewegungsform beobachtet worden (Abbildung 6).

Physignatus lesueuri ist ebenfalls über ganz Australien verbreitet. Er lebt fast ausschließlich im Wald in der Nähe von Gewässern. Er bewegt sich gewöhnlich vierbeinig, soll zu weiten Sprüngen befähigt sein und kann auch kürzere Strecken, namentlich bei der Flucht, auf den Hinterbeinen zurücklegen.

Chlamydosaurus kingi kommt in Queensland, Nord- und Nordwestaustralien vor. Er lebt auf Bäumen am Waldrand und im freien Gelände. Dort läuft er normalerweise sehr langsam vierbeinig mit dem Körper nahe am Boden. Wird er erregt oder verfolgt, so versucht er in schnellem bipeden Lauf den Waldrand zu erreichen.

Basiliscus vittatus hat seine Hauptverbreitung in Guatemala und Mexiko. Er lebt ausschließlich in gewässerreichen Wäldern. Im Gebüsch und auf freien Plätzen geht er sehr langsam auf allen vier Beinen, während er bei schneller Fortbewegung nur auf den Hinterbeinen läuft.

Die Tiere führen den bipeden Lauf in kurzem Wechseltritt aus. Sie können in dieser Gangart jedoch nur kurze Strecken zurücklegen, höchstens 20—30 m. Die drei zuletzt beschriebenen Arten sind mehr oder weniger gute Kletterer.

Diese vier Reptilien haben, wie bereits erwähnt, in ihren Gliedmaßenproportionen eine auffallende Ähnlichkeit mit denen der Plateosaurier. Um diese Körperproportionen miteinander vergleichen zu können, sind sie auf 4 cm Rumpflänge umgerechnet worden.

Auf Abbildung 8* ist die Reihenfolge der Tiere:

1. Amphibolurus barbatus Cuv.

---

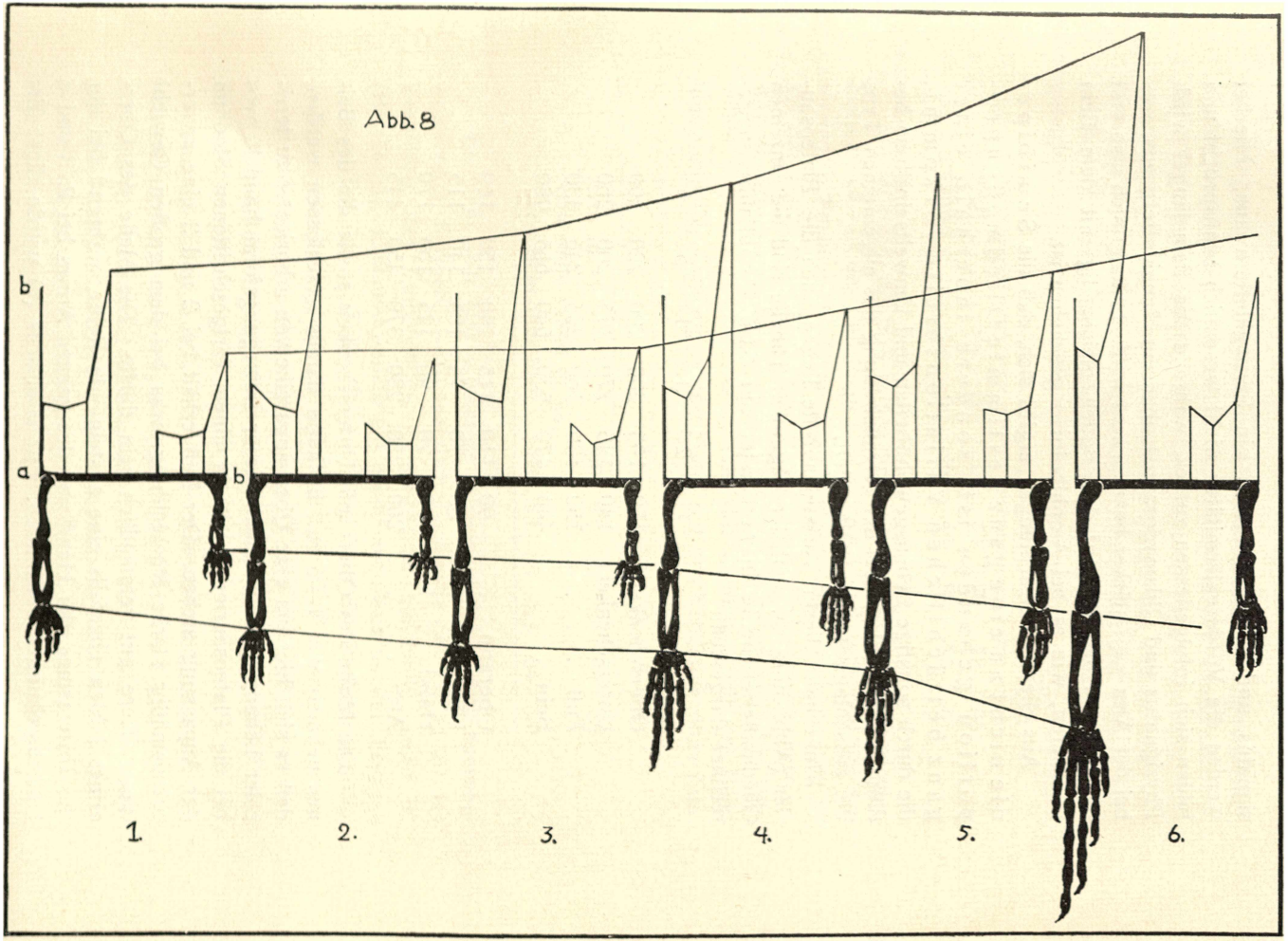
* Im unteren Teil der Bilder 1—6 sind in anschaulicher Weise die Arm- und Beinproportionen im Vergleich zur Rumpflänge, die jeweils durch den horizontalen Strich wiedergegeben ist, schematisch dargestellt. Im oberen Teil der Abbildungen werden durch die vertikalen Striche Körpermaße dargestellt, und zwar sind jeweils der Beindarstellung die Beinmaße und der Armdarstellung die Armmaße zugeordnet. Der erste Strich gibt in seiner ganzen Länge (4 cm) die sogenannte Rumpflänge wieder, in seinem unteren Abschnitt die Länge des Oberschenkels. Der zweite Strich stellt die Länge des Unterschenkels dar, der dritte die des Fußes und der vierte die des ganzen Beines. Für den dem Arm zugeordneten Index gilt das Entsprechende: Strich 1: Oberarm; Strich 2: Unterarm; Strich 3: Hand; Strich 4: ganzer Arm.

2. Plateosaurus fraasianus v. H. (trossingensis E. Fr.).
3. Plateosaurus (Sellosaurus) gracilis v. H.
4. Physignatus lesueuri Gray.
5. Chlamydosaurus kingi Gray.
6. Basiliscus vittatus Wgm.

Die Schemata im oberen Teil der Abbildungen sind die sogenannten „bildlichen Indices" nach Böker. (Böker 1927.)

Die Figuren sind nach der Länge des Beines angeordnet. Dabei kam Amphibolurus, das Tier mit extrem terricoler Lebensweise, an den Anfang, und Basiliscus, das Tier mit extrem arboricoler Lebensweise an das Ende. Es ist nun sehr auffällig, daß die Beinlängen in stetiger Kurve ansteigen, und zwar von dem Tier mit terricolen zu dem Tier mit arboricolen Gewohnheiten. Diese Verkürzung der Extremitäten bei Amphibolurus und bei den Echsen, die mehr oder weniger auf dem Boden leben, kann nur als Anpassung an den neuen Lebensraum nach dem Übergang vom Wald in das freie Gelände gedeutet werden. Eine Unstetigkeit in der Kurve bildet lediglich die Beinlänge von Chlamydosaurus. Diese liegt jedoch nur in der Kürze des Fußes begründet, die ihre Ursache darin hat, daß das Tier zum großen Teil im freien Gelände lebt und dort seine Nahrung sucht. Der Fuß zeigt also schon eine Anpassung an das Leben auf dem mehr oder weniger harten Boden; denn es ist wohl anzunehmen, daß bei einem sekundären Übergang von arboricoler zu terricoler Lebensweise und umgekehrt die Anpassungserscheinungen zuerst an den Extremitätenenden auftreten, wobei zumal beim ersteren das Körpergewicht eine wesentliche Rolle spielt. Bei Basiliscus ist eine starke Anpassung an das Leben auf den Bäumen, wo er sich hauptsächlich von Ast zu Ast springend fortbewegt, zu sehen. Das ganze Bein, aber insbesondere der Fuß und der vierte Zeh ist verlängert, d. h. der Fuß ist als Klammerorgan ausgebildet. Physignatus nimmt eine Mittelstellung zwischen Amphibolurus und Basiliscus ein. Extreme Anpassungserscheinungen sind bei ihm nicht zu beobachten.

Die Kurve der Armlängen steigt ebenfalls von Amphibolurus zu Basiliscus an, wobei unter den rezenten Tieren Basiliscus die Ausnahme macht. Diese Merkwürdigkeit liegt wiederum in der Lebensweise begründet; Basiliscus führt im Gegensatz zu Phy-



Die Strecke a—b ist für die Auswertung mit 4 cm einzusetzen.

signatus und Chlamydosaurus ein Sprungklettern aus. Hierbei werden die Vorderextremitäten nicht wesentlich beansprucht und bilden sich infolgedessen zurück, während das Bein länger wird. Physignatus und Chlamydosaurus üben ein Hangklettern aus, wobei der Arm weit stärker beansprucht wird. Er kann sich also erst nach dem Übergang auf den Boden gleichzeitig mit dem Bein reduzieren, wie es bei Amphibolurus geschehen ist.

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich, daß die Semibipedie nicht an eine ganz bestimmte Gliedmaßenproportion gebunden ist, sondern innerhalb einer ganz beträchtlichen Variationsbreite vorkommt, die durch sonstige Lebensgewohnheiten und Umweltseinflüsse bedingt ist, obwohl sie bei der Herausbildung des allgemeinen Typs die ausschlaggebende Rolle spielt.

Innerhalb dieser Variationsbreite liegen auch die Plateosaurier (Abbildung 8). Auf der folgenden Tabelle sind die einzelnen Gliedmaßenelemente in Millimeter auf 4 cm Rumpflänge umgerechnet dargestellt.

	1	2	3	4	5	6
Oberschenkel .	150	195	200	200	220	290
Unterschenkel .	140	145	170	175	200	260
Fuß	150	130	160	265	245	430
Bein	440	470	530	640	665	980
Oberarm . .	90	110	115	140	150	160
Unterarm . .	80	70	75	105	140	115
Hand . . .	90	70	90	125	160	170
Arm	260	250	280	370	450	445

Die Maße des Ober- und Unterschenkels sowie die des Beines nehmen von 1—6 zu. Es kann daraus geschlossen werden, daß es sich hier um eine Übergangsreihe von arboricoler zu terricoler Lebensweise innerhalb dieser Bewegungsform handelt, wobei die Plateosaurier bereits in einem fortgeschrittenen Stadium der Anpassung stehen. Der Fuß erhält bei 2 und 3 eine unverhältnismäßig starke Rückbildung, was bei dem großen Gewicht dieser Tiere gut verständlich sein dürfte. Die Maße des Oberarmes bilden ebenfalls eine ansteigende Reihe, während bei der des Unterarmes, der Hand und des ganzen Armes bei 2, 3 und 6 Unterbrechungen stattfinden. Für Basiliscus (6) wurde diese Er-

scheinung schon oben erläutert. Als Ursache für die ungewöhnlich starke Verkürzung, namentlich der Hand bei den Plateosauriern, dürfte wiederum das Gewicht der Tiere in Frage kommen. Um zu zeigen, wie sich nun die relative Länge des Fußes bzw. der Hand in bezug auf die Länge von Oberschenkel und Unterschenkel bzw. Oberarm und Unterarm ändert, ist folgende Tabelle angelegt:

	1	2	3	4	5	6
Fuß . . . %	52	38	43	70	58	95
Hand . . %	52	39	47	51	55	61

Es tritt hier deutlich in Erscheinung, daß bei den arboricolen Formen (4—6) der Fuß länger ist als die Hand, während bei den terricolen Formen (1—3) die Hand länger oder gerade so lang ist als der Fuß. Bei Chlamydosaurus (5) ist wieder die bereits erwähnte Anpassung an das terricole Leben zu bemerken. Ein ähnliches Ergebnis zeigt der Vergleich der Armlänge mit der Beinlänge und der Armlänge ohne Hand mit der Beinlänge ohne Fuß:

	1	2	3	4	5	6
Arm in % von Bein .	58	53	53	58	68	45
Arm ohne Hand in % von Bein ohne Fuß .	58	53	51	65	69	59

Es stellt sich hier wiederum heraus, daß bei den baumbewohnenden Formen (4—6) lediglich die Größe des Fußes für das Verhältnis der Extremitäten untereinander ausschlaggebend ist (Basiliscus). Chlamydosaurus (5) macht auch hier wieder die Ausnahme. Bei den terricolen Formen (1—3) ist die Rückbildung des Fußes so weit fortgeschritten, daß sich der Fuß zum Bein genau so verhält wie die Hand zum Arm (1 und 2). Bei Plateosaurus gracilis (3) ist sogar eine Rückbildung des Fußes über dieses Verhältnis hinaus zu bemerken.

Aus diesen ganzen Verhältnissen geht eindeutig hervor, daß sich bei der Gruppe der semibipeden Reptilien der Übergang von arboricoler zu terricoler Lebensweise in grundlegenden Änderungen der Extremitätenproportionen bemerkbar macht, und zwar erstlich durch eine Rückbildung des Fußes, der dann sekundär eine Rückbildung der gesamten Extremitätenknochen folgt.

Der Schluß, der nun für die Bewegungsform der Plateosaurier aus den bisherigen Ergebnissen zu ziehen wäre, ist folgender:

Die Plateosaurier gehören zu den terricolen Formen der plantigraden semibipeden Bewegungsgruppe, d. h. bei langsamer Gangart bewegten sich die Tiere mit dem Körper nahe am oder auf dem Boden in Form eines vierbeinigen Schreit-Kriechens fort, wobei der Oberschenkel horizontal oder schräg abwärts, der Unterschenkel mehr oder weniger steil gestellt war. Der Fuß wurde aus der Anfangsstellung (Abbildung 2) mit der Richtung schräg nach vorn über die Schubstellung, mit der Richtung senkrecht zum Körper nach auswärts zur Endstellung schräg nach hinten gedreht. Sie konnten sich jedoch auch aufrichten, um auf den Hinterbeinen allein mehr oder weniger lange Strecken in kurzem Wechseltritt zurückzulegen. Hierbei war die Bein- und Fußstellung grundsätzlich dieselbe wie beim vierbeinigen Schreit-Kriechen (Abbildung 6).

Änderungen, die nun gemäß diesem Ergebnis für die verschiedenen Aufstellungen in Stuttgart und Tübingen vorzuschlagen wären, sind folgende:

1. Das Exemplar von Plateosaurus fraasianus (Abbildung 3) könnte lediglich in der auf Seite 20 angedeuteten Weise verändert werden.
2. Das Exemplar von Plateosaurus gracilis (Abbildung 7) kann in seiner alten Aufstellung belassen werden, da sie allen Forderungen, die sich aus der obigen Betrachtung ergeben haben, vollauf genügt.
3. Das erste Tübinger Exemplar von Plateosaurus quenstedti (Abbildung 4) müßte, um ein semibipedes Schreiten oder Rennen darzustellen, in die auf Abbildung 6 gezeigte Haltung gebracht werden.
4. Das zweite Tübinger Exemplar von Plateosaurus quenstedti (Abbildung 5) müßte, um eine Freß- oder Ruhestellung anzudeuten, mit aufgestützten Vorderbeinen auf die Erde gelegt werden.

Abschließend soll nun, soweit es diese Resultate gestatten, noch etwas über die Phylogenie der semibipeden Saurier gesagt werden, obwohl diese Frage erst in einer späteren Arbeit, in der sämtliche bipeden Saurier behandelt werden sollen, eine Lösung vom anatomisch-biologischen Standpunkte aus erhalten kann.

Der Vergleich mit lebenden Tieren zeigte, daß die plantigrade Semibipedie keine endgültige, d. h. die dem anatomischen Bau des Körpers nach ausschließlich mögliche Bewegungsform ist, sondern nur der Ausdruck eines Wechsels des Lebensraumes, also lediglich eine Übergangsform. Es ist nun die Frage, in welcher Richtung der Übergang vor sich geht. Da aber ohne Zweifel diese Bewegungsform während der arboricolen Lebensweise erworben ist, kann der Übergang nur zur terricolen Lebensweise führen. Aus dieser Überlegung folgt, daß die Plateosaurier, da sie dieser Bewegungsgruppe angehören, mit großer Wahrscheinlichkeit von arboricolen Stammformen herzuleiten sind.

Ob und inwieweit diese Art der Problemstellung möglich, ja notwendig ist, soll ebenfalls in der bereits angezeigten Arbeit ausführlich dargelegt werden.

Ergebnis.

1. Bei dem „Saurierfriedhof" in Trossingen (Seemann 1933) handelt es sich um eine Thanatocoenose. Eine postmortale Verfrachtung der Tiere hat nicht stattgefunden.
2. Bei der Einbettung der Tiere ist eine Bewegungsphase der Hinterextremitäten fixiert worden.
3. Diese Bewegungsphase muß der Bewegungsform des Schreit-Kriechens, zu der sämtliche rezenten, bodenbewohnenden Echsen gehören, zugerechnet werden. Die Plateosaurier bewegten sich normalerweise in dieser Gangart. Die Fundlage schließt einen digitigraden bipeden Gang aus. Das Hinterbein kann nicht senkrecht unter dem Körper gestanden haben.
4. Wesentliche postmortale Veränderungen sind nur in der Krümmung der Wirbelsäule zu sehen. Diese muß bei der Aufstellung der Skelette korrigiert werden.
5. Der Bau des Fußgelenkes spricht für einen plantigraden Gang, wobei der Fuß nach außen gerichtet war. Eine digitigrade Fortbewegung wird dadurch ausgeschlossen.
6. Aus dem Bau des proximalen Femurgelenkes ist zu ersehen, daß der Oberschenkel horizontal oder wenig schräg nach unten gestanden haben muß, und zwar sowohl bei quadrupeder als auch bei bipeder Fortbewegung.
7. Der Vergleich mit rezenten, plantigraden, semibipeden Echsen zeigt, daß die Plateosaurier zu dieser Gruppe der Bewegungsform gehörten.

8. Es kommen bei den Plateosauriern zwei Fortbewegungsarten vor:
   a) Das quadrupede, plantigrade Kriech-Schreiten.
   b) Der bipede, plantigrade, kurze Wechseltritt.
9. Die Plateosaurier stehen in einer Reihe der fortschreitenden Anpassung von arboricolen, plantigraden, semibipeden Echsen zu terricolen, plantigraden, semibipeden Echsen.
10. Innerhalb dieser Reihe gehören sie zu Formen, die schon weitgehend an terricole Lebensweise angepaßt sind.
11. Es wird vorgeschlagen, Plateosaurierskelette nach Maßgabe dieser Ergebnisse aufzustellen.
12. Es ist wahrscheinlich, daß die Plateosaurier phylogenetisch von arboricolen Formen abzuleiten sind.

Literatur.

Böker, H.: Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie. Journal für Ornithologie LXXV, Heft 2, 1927.

Fraas, E.: Die neuesten Dinosaurierfunde in der schwäbischen Trias. Die Naturwissenschaften, 1. Jahrg. 1913.

Hennig, E.: Lebensverhältnisse der Dinosaurier. Isis, Jahrg. 1912.

Huene, Fr. v.: Die Dinosaurier der europäischen Triasformation. Geol. und Pal. Abh., Suppl. Bd. I, 1907/1908.

— Beiträge zur Kenntnis einiger Saurischier der schwäbischen Trias. Neues Jahrb. f. Min. usw., Jahrg. 1915, Bd. 1.

— Exkursion nach Trossingen. Pal. Zeitschr. Bd. V, Heft 3, 1923.

— Vollständige Osteologie eines Plateosaurieden aus dem schwäbischen Keuper. Geol. und Pal. Abh., N. F. Bd. 15, Heft 2, 1926.

— Lebensbild des Saurischier-Vorkommens im obersten Keuper von Trossingen in Württemberg. Palaeobiol., Bd. 1, 1928.

— Die fossile Reptilordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. Monogr. z. Geol. und Pal., Serie I, Heft 4, 1932.

Jäkel, O.: Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. Pal. Zeitschr., Bd. I, Heft 1, 1913.

Seemann, R.: Das Saurischierlager in den Keupermergeln bei Trossingen. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württ., Bd. 89, 1933.

Weigelt, J.: Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. 1927.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg

Jahr/Year: 1935-1941

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Müller-Stoll Hanns

Artikel/Article: Studie zur biologfischen Anatomie der Gattung: Plateosaurus 16-30